



3868.9

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY  
OF THE  
MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

6692.

Exchange.

February 2 - September 27, 1907.









Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

## Zweiundvierzigster Band.

Neue Folge, Fünfunddreissigster Band.

Mit 43 Tafeln und 112 Abbildungen im Texte.



Jena,

Verlag von Gustav Fischer.  
1907.

996  
11/11/11

---

Alle Rechte vorbehalten.

---

# Inhalt.

	Seite
GUTHKE, ERNST, Embryologische Studien über die Ganglien und Nerven des Kopfes von <i>Torpedo ocellata</i> . Mit Tafel I—III und 7 Figuren im Text. . . . .	1
KÜKENTHAL, W., <i>Alcyonium brioniense</i> n. sp. Ein neues <i>Alcyonium</i> des Mittelmeeres. Mit Tafel IV und 12 Figuren im Text. . . . .	61
DAIBER, MARIE, Zur Frage nach der Entstehung und Regenerationsfähigkeit der Milz. Mit Tafel V—VIII. . . . .	73
THEILER, ALFRED, Zur Anatomie und Histologie des Herzens von <i>Arca</i> . Mit Tafel IX und X und 5 Figuren im Text. . . . .	115
ZWEIGER, HERBERT, Die Spermatogenese von <i>Forficula auricularia</i> L. Mit Tafel XI—XIV. . . . .	143
GERHARDT, ULRICH, Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. II. Ueber Wulstbildungen am Introitus vaginae der Ursiden. Mit 5 Figuren im Text. . . . .	173
SOMMER, ALFRED, Das Muskelsystem des Gorilla. Mit Tafel XV—XVIII. . . . .	181
DE ROOY, PETRONELLA JOHANNA, Die Entwicklung des Herzens, des Blutes und der großen Gefäße bei <i>Megalobatrachus maximus</i> SCHLEGEL. Mit Tafel XIX—XXIV. . . . .	309
REINHART, HUGO, Ueber den feineren Bau einiger Nephthyiden. Mit Tafel XXV. . . . .	347
FUCHS, KARL, Die Topographie des Blutgefäßsystems der Chätopoden. Mit Tafel XXVI—XXVIII und 11 Figuren im Text. . . . .	375
KRUG, HERMANN, Beiträge zur Anatomie der Gattung <i>Iulus</i> . Mit Tafel XXIX—XXXI und 8 Figuren im Text. . . . .	485
LINCK, G., Jahresbericht der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1905. . . . .	523
STINTZING, RODERICH, Jahresbericht der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1906. . . . .	525

	Seite
DEPENDORF, Zur Frage der sogenannten Konkreszenztheorie. Mit 19 Figuren im Text . . . . .	539
BONNEVIE, KRISTINE, Untersuchungen über Keimzellen. II. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen. Mit Tafel XXXII—XXXV . . . . .	567
STROHL, JOHANNES, Jugendstadien und „Vegetationspunkt“ von <i>Antennularia antennina</i> JOHNST. Mit Tafel XXXVI und XXXVII . . . . .	599
HASE, ALBRECHT, Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer. Mit Tafel XXXVIII—XL und 26 Figuren im Text . .	607
WILKE, GOTTFRIED, Die Spermatogenese von <i>Hydrometra lacustris</i> L. Mit Tafel XLI—XLIII und 19 Figuren im Text . . . . .	669

6692

# JENAIISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER  
MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT  
ZU JENA

---

ZWEIUNDVIERZIGSTER BAND  
NEUE FOLGE, FÜNFUNDREISSIGSTER BAND  
ERSTES HEFT

MIT 18 TAFELN UND 29 ABBILDUNGEN IM TEXT

---

Inhalt:

- GUTHKE, ERNST, Embryologische Studien über die Ganglien und Nerven des Kopfes von *Torpedo ocellata*. Hierzu Tafel I—III und 7 Figuren im Text.
- KÜKENTHAL, W., *Alcyonium brioniense* n. sp. Ein neues *Alcyonium* des Mittelmeeres. Hierzu Tafel IV und 12 Figuren im Text.
- DAIBER, MARIE, Zur Frage nach der Entstehung und Regenerationsfähigkeit der Milz. Hierzu Tafel V—VIII.
- THEILER, ALFRED, Zur Anatomie und Histologie des Herzens von *Arca*. Hierzu Tafel IX und X und 5 Figuren im Text.
- ZWEIGER, HERBERT, Die Spermatogenese von *Forficula auricularia* L. Hierzu Tafel XI—XIV.
- GERHARDT, ULRICH, Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. II. Ueber Wulstbildungen am Introitus vaginae der Ursiden. Mit 5 Figuren im Text.
- SOMMER, ALFRED, Das Muskelsystem des Gorilla. Hierzu Tafel XV—XVIII.

PREIS: 28 MARK



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1906

---

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung  
Ausgegeben am 12. Dezember 1906

**Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition** auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898—1899. Im Auftrage des Reichsamtes des Innern herausgeg. von **Carl Chun**, Professor d. Zoologie in Leipzig, Leiter der Expedition

*Bisher erschienen:*

**Bd. I.**

**Dr. Gerhard Schott**, Ozeanographie und maritime Meteorologie. Im Auftrage des Reichs-Marineamts bearbeitet. Mit einem Atlas von 40 Tafeln (Karten, Profilen, Maschinenzeichnungen u. s. w.), 26 Tafeln (Temperatur-Diagrammen) und 35 Figuren im Text. Preis für Text und Atlas 120 Mark.

**Bd II, 1. Teil, Lief I.**

**H. Schenck**, I. Vergleichende Darstellung der Pflanzengeographie der subantarktischen Inseln, insbesondere über Flora und Vegetation von Kerguelen. Mit Einfügung hinterlassener Schriften A. F. W. Schimpers. Mit 11 Tafeln und 33 Abbildungen im Text. II. Ueber Flora und Vegetation von St. Paul und Neu-Amsterdam. Mit Einfügung hinterlassener Berichte A. F. W. Schimpers. Mit 5 Tafeln und 14 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 50 M., Vorzugspreis: 40 M.

**Bd. III.**

**Prof. Dr. Ernst Vanhöffen**, Die acraspeden Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel I—VIII. — Die craspedoten Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. I. Trachymedusen. Mit Tafel IX—XII. Einzelpreis: 32,— M., Vorzugspreis für Abnehmer des ganzen Werkes 25,— M.

**Dr. phil. L. S. Schultze**, Die Antipatharien der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel XIII u. XIV und 4 Abbild. im Text. Einzelpreis: 5,— M., Vorzugspreis: 4,— M.

**Dr. phil. Paul Schacht**, Beiträge zur Kenntniss der auf den Seychellen lebenden Elefanten-Schildkröten. Mit Tafel XV—XXI. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 13,— M.

**Dr. W. Michaelsen**, Die Oligochäten der deutschen Tiefsee-Expedition nebst Erörterung der Terriolenfauna oceanischer Inseln, insbesondere der Inseln des subantarktischen Meeres. Mit Tafel XXII und 1 geographischen Skizze. Einzelpreis: 4,— M., Vorzugspreis: 3,50 M.

**Joh. Thiele**, *Proneomenia Valdiviae* n. sp. Mit Tafel XXIII. Einzelpreis: 3,— M., Vorzugspreis: 2,50 M.

**K. Möbius**, Die Pantopoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Mit Tafel XXIV—XXX. Einzelpreis: 16,— M., Vorzugspreis: 12,50 M.

**Günther Enderlein**, Die Landarthropoden der von der Tiefsee-Expedition besuchten antarktischen Inseln. I. Die Insekten und Arachnoiden der Kerguelen. II. Die Landarthropoden der antarktischen Inseln St. Paul und Neu-Amsterdam. Mit 10 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 17 M., Vorzugspreis: 15 M.

**Bd. IV.**

**Prof. Fr. E. Schulze**, Hexactinellidae. Mit einem Atlas von 52 Tafeln. Preis: 120 Mark.

**Bd. V, Lief. 1—3.**

**Johannes Wagner**, Anatomie des *Palaeopneustes niasicus*. Mit 8 Tafeln und 8 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 20,— M., Vorzugspreis: 17 Mark.

**Dr. Ludwig Böderlein**, Die Echinoiden der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 42 Tafeln und 46 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 100 M., Vorzugspreis: 82,50 M.

**Walther Schurig**, Anatomie der Echinothuriiden. Mit 4 Tafeln und 22 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 12 M., Vorzugspreis: 10 M.

**Bd. VI.**

**Franz Doflein**, *Brachyura*. Mit 58 Tafeln, 1 Texttafel und 68 Figuren und Karten im Text. Preis: 120 Mark.

**Bd. VII.**

**v. Martens und Thiele**, Die beschalteten Gastropoden der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. A. Systematisch-geographischer Teil. Von Prof. v. Martens. B. Anatomisch-systematische Untersuchungen einiger Gastropoden. Von Joh. Thiele. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 32 M., Vorzugspreis: 26 M.

# Embryologische Studien über die Ganglien und Nerven des Kopfes von *Torpedo ocellata*.

Von

Dr. Ernst Guthke.

Hierzu Tafel I—III und 7 Figuren im Text.

---

## Einleitung.

Den Ausgangspunkt meiner Arbeit bildete die Untersuchung, welche von KLINKHARDT vor einem Jahre im hiesigen zoologischen Institute über die Entwicklung der Kopfganglien bei Selachiern, hauptsächlich an *Spinax*, angestellt worden war. Auf Rat meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. H. E. ZIEGLER, wollte ich die Angaben über *Torpedo*, welche dort nur anhangsweise gemacht wurden, weiter ausführen und das genauere Verhalten der Ganglien in mehreren Stadien untersuchen. Meine Untersuchung stellt demnach eine Parallelarbeit und Fortsetzung obiger Arbeit dar, wobei ich KLINKHARDT in vielen Punkten bestätigen konnte, indem ich ähnliche Untersuchungen an einem Selachier einer anderen Familie durchführte. Nur durch solche Vergleichung verschiedener Arten kann allmählich die Grundlage für theoretische Schlüsse gewonnen werden.

Die Ganglien sah ich von vornherein als vorhanden an, und habe ich mich also mit der Entwicklung der Ganglienleiste nicht näher beschäftigt. Bei der Durchsicht der sehr umfangreichen Literatur zeigte sich nämlich, daß die meisten Autoren vor allem die frühen Stadien, also die Bildung der Ganglienleiste, berücksichtigt haben, während sich mit den späteren Stadien nur verhältnismäßig wenige Forscher befaßten. Ebenso fiel mir auf, daß in der Literatur keine ausreichende Darstellung der Ganglienanlagen in Form von Rekonstruktionsfiguren vorhanden ist. Ich habe nun versucht diese Lücke durch Profilbilder, die ich mit Hilfe der graphischen Rekonstruktionsmethode angefertigt habe, nach Möglichkeit auszufüllen. Von den Autoren ist FRORIEP fast der einzige Forscher, der sich der erwähnten Methode bedient

hat; jedoch auch er gibt keine Totalbilder, sondern hat nur einzelne Teile rekonstruiert. Immerhin sind mir seine Arbeiten von großem Nutzen gewesen, und ich konnte seine Befunde auch der Hauptsache nach bestätigen. Seine Rekonstruktionsfiguren habe ich in meine Arbeit als Textfiguren aufgenommen, da meine Figuren in Verbindung mit den FROBIERSchen Bildern eine kontinuierliche Reihe darstellen.

Die von mir anfangs gehegte Absicht, die Bildung der Nerven, besonders die Entstehung des Trochlearis, einer genaueren Untersuchung zu unterziehen, vermochte ich zu meinen Bedauern nicht auszuführen, da mir dazu noch Zwischenstufen nötig gewesen wären, welche ich nicht erlangen konnte.

### Material und Methode.

Zu meinen Untersuchungen wurden mir im zoologischen Institut eine Anzahl in Sublimat konservierter Embryonen von *Torpedo ocellata* zur Verfügung gestellt, welche zu diesem Zwecke von der zoologischen Station aus Neapel bezogen worden waren. Außerdem hatte mir Herr Professor H. E. ZIEGLER einige von ihm geschnittene Serien von *Torpedo ocellata* zur Untersuchung überlassen.

Nachdem ich durch den bewährten Zeichner Herrn GILTSCH Oberflächenbilder hatte anfertigen lassen, schnitt ich die Embryonen in einer Dicke von 5 oder 10  $\mu$  und färbte sie mit Hämatoxylin und Eosin. Von drei Stadien wurden mittelst der graphischen Rekonstruktionsmethode Uebersichtsbilder hergestellt. Auf die Richtungsebenen glaubte ich verzichten zu können, da mir einerseits durch die Oberflächenbilder die äußeren Umgrenzungen gegeben waren und andererseits die Anlegung von Richtungslinien mit großen Schwierigkeiten verknüpft gewesen wäre. Was die Ausführung der Rekonstruktion anbelangt, so schloß ich mich der von KLINKHARDT gebrauchten Methode an<sup>1)</sup>, indem ich jeden vierten Schnitt mit dem Zeichenprisma bei 50-facher Vergrößerung zeichnete und die Masse auf Millimeterpapier übertrug; und zwar bei 5  $\mu$  Schnittdicke im Abstand von 1 mm, in solcher von 10  $\mu$

1) „Projektive Konstruktion nach W. HIS“, beschrieben in H. E. ZIEGLER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, Jena 1902, p. 6.

im Abstand von 2 mm. Dies geschah in der Weise, daß ich durch die Mitte eines jeden Schnittbildes die Medianlinie zog und auf diese die größte Ausdehnung der zu rekonstruierenden Teile projizierte. Die Entfernung dieser so erhaltenen Punkte vom Ektoderm über dem Medullarrohr wurden mittelst eines Zirkels dann auf das Millimeterpapier übertragen. Allerdings bin ich mir vollkommen bewußt, daß meine Figuren nicht frei von kleinen Fehlern sind, aber ich habe mich durch wiederholte Messungen und vielfache Vergleichung bemüht, dieselben so richtig wie möglich zu machen. Man kann durch graphische Rekonstruktion kaum die Genauigkeit erreichen, welche bei Plattenmodellen<sup>1)</sup> möglich wäre. Jedenfalls ist aus den Rekonstruktionsfiguren die Form und die gegenseitige Lage der Organe zu ersehen. Die Schnittrichtung habe ich durch am Rande der Figuren eingetragene Linien angegeben.

Die Lage der Schnittbilder, welche mit dem ZEISS'schen Zeichenprisma genau nach der Natur gezeichnet wurden, ist ebenfalls durch Striche am Rande der Figuren bezeichnet.

### Terminologie.

Vor der Beschreibung meiner Befunde möchte ich in betreff der von mir angewandten Terminologie sagen, daß ich dieselbe Bezeichnung wie KLINKHARDT verwende. Die Kiemenspalten bezeichne ich der Reihe nach als erste bis sechste, wobei die erste das Spritzloch darstellt. Von den vor jeder Kiemenspalte gelegenen Kiemerbögen bezeichne ich den ersten als Mandibularbogen, den zweiten als Hyoidbogen, den dritten als Glossopharyngeusbogen und die anderen als ersten bis dritten Vagusbogen.

Die am Kopfe der Embryonen befindlichen Ektodermverdickungen bezeichne ich als Ektodermfelder und unterscheide der Lage nach ein Ciliar-, Supraorbital-, Infraorbital- und Kiemensfeld, deren nähere Beschreibung ich bei den einzelnen Stadien geben werde. Zur Orientierung am Embryo gebrauche ich folgende Ausdrücke: rostral ist alles das, was nach dem Vorderende des Kopfes zu liegt; kaudal, was nach dem Schwanzende hin gelegen

1) Plattenmodelle konnte ich nicht ausführen, da die neueren Hilfsmittel dazu (Projektionsapparat etc.) im zoologischen Institut noch nicht vorhanden sind.

ist; dorsal das dem Rücken und ventral das der Bauchwand und dem Nabelstrang Zugekehrte.

Gleich KLINKHARDT nenne ich die Seitenlinien am Kopfe „Sinneslinien“, da denselben zweifellos eine Sinnesfunktion zugestanden werden muß. Seitenlinie im engeren Sinne heißt die kaudalwärts von den Kiemenspalten an der Seite des Rumpfes verlaufende Sinneslinie.

### Beschreibung der Stadien.

Ehe ich zur Beschreibung meiner Stadien übergehe, möchte ich bemerken, daß die Längenmaße der von mir beschriebenen und rekonstruierten Embryonen nach der Konservierung festgestellt worden sind.

In betreff des von mir bei meinen Rekonstruktionsfiguren angewandten Farbtones ist folgendes zu sagen: Das Nervenrohr ist überall gelb gehalten, die Ganglienanlagen zeigen rote Farbe, je nach der Lage in verschiedenem Tone; die tiefer gelegenen sind heller gehalten. Das Ektoderm ist grün dargestellt; bei den Ektodermverdickungen entspricht die Stärke des Farbtones dem Grade der Verdickung. Die Verbindungen zwischen Ganglien und Ektoderm zeigen verschiedene dunkle Schraffierung. Die Farbenbezeichnung ist demnach dieselbe wie in den Figuren von KLINKHARDT.

Die Lage der Schnitte, welche abgebildet wurden, ist in den Rekonstruktionsfiguren angegeben, und jeweils die Nummer der Figur beigeschrieben.

#### Stadium I.

Das erste von mir rekonstruierte Stadium hat eine Körperlänge von 8 mm, besitzt vier offene Kiemenspalten und gehört demnach dem Stadium K (nach BALFOUR und ZIEGLER) an.

Dieses Stadium steht sehr nahe an demjenigen, welches KLINKHARDT rekonstruiert hat und welches von ihm als Stadium I—K bezeichnet wurde. Da sich KLINKHARDT aber hauptsächlich mit *Spinax* beschäftigt und diesen Embryo von *Torpedo ocellata* nur anhangsweise beschrieben hat, so wollte ich mich nicht auf diese Rekonstruktion von KLINKHARDT verlassen, sondern führte eine neue und vollständigere Rekonstruktion aus. Ich benutzte dazu dieselbe Schnittserie, welche KLINKHARDT gehabt hatte.

In der folgenden Beschreibung werde ich dieses letztere Stadium in den Vordergrund stellen und das von mir zuerst rekonstruierte (Textfig. 2), sowie das von FRORIEP gezeichnete gleichaltrige Stadium (Textfig. 3) zur Kontrolle beiziehen. Nur an Stellen, welche eine Abweichung von dem beschriebenen Stadium zeigen, werde ich auf die beiden anderen Stadien zurückkommen.

Dieser Embryo, den ich der Liebeshwürdigkeit des Herrn Professor ZIEGLER verdanke, hat eine Leibeslänge von 6,5 mm. Ein Embryo derselben Länge und Entwicklungsstufe ist in Textfigur 1 abgebildet. Das Gehirn ist bereits ganz geschlossen; von den Kiemenspalten sind drei vollkommen durchgebrochen, während zwei weitere den Durchbruch vorbereiten. An den ersten beiden Kiemensbögen ist je ein Zäpfchen hervorgewachsen, woraus sich in späteren Stadien die ersten Kiemenfäden bilden. Demnach gehört dieser Embryo dem Stadium I—K (nach BALFOUR und ZIEGLER) an<sup>1)</sup>. Die Riechgrube zeigt sich als flache Einsenkung, in der das Ektoderm wenig verdickt ist. An den Augenblasen ist die Linsenbildung durch eine schwache Verdickung des Ektoderms vorbereitet. Das Ohrbläschen ist noch nicht geschlossen, sondern bildet eine tiefe offene Grube, deren obere Ränder sich vorwölben und so den Zusammenschluß vorbereiten. Kaudalwärts läuft das Ohrbläschen in eine kurze Ektodermverdickung aus.



Fig. 1. Embryo von *Torpedo ocellata*, Stadium I—K. Nach einer von Prof. ZIEGLER aufgenommenen Photographie.

Ich beschreibe zuerst die Ektodermverdickungen dieses Stadiums, nachher die Ganglienanlagen. Die erste Verdickung des Ektoderms, welche uns bei der Durchsicht der Schnittserie von vornher entgegentritt, liegt dorsal von dem Auge. Sie stellt das

1) Totalbild dieses Embryo bei H. E. ZIEGLER u. F. ZIEGLER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*, Fig. 25.

von KLINKHARDT beobachtete Ciliarfeld dar, ist scharf begrenzt und von den anderen Ektodermverdickungen in diesem Stadium vollkommen isoliert. Im Querschnittsbilde sieht man, daß sie in einer schwachen Einbuchtung liegt, zwei bis drei Reihen Kerne enthält und ziemlich plötzlich in das einschichtige Ektoderm übergeht (Fig. 6). Sie berührt das Auge nicht und hört kaudalwärts kurz vor Beginn der Kopfhöhlen auf; Mitosen sind darin häufig. Auf die Verbindung mit dem Ciliarganglion komme ich später bei der Besprechung der Ganglien noch genauer zurück.

Ueber der Einknickung, welche später die Trennung zwischen Kopf und Kiementeil bildet, folgt wieder verdicktes Ektoderm. Diese Verdickung ist jedoch bedeutend ausgebreiteter als die vorige und endet dorsalwärts in allmählichem Uebergang teils in das gewöhnliche Ektoderm, teils in das Supraorbitalfeld. Verfolgt man diese Verdickung ventralwärts, so beobachtet man, daß sie sich in die über der Augenblase gelegene Linsenanlage, sowie die der Nasengruben fortsetzt, um vorn allmählich in das einfache Hautblatt überzugehen (Textfig. 4). Besonders stark ausgebildet ist sie an den Rändern der vorhin genannten Einsenkung. Sie setzt sich auf den Mandibularbogen kontinuierlich fort, ohne sich jedoch am kaudalen Ende der Mandibularbögen in der Medianlinie mit der der anderen Seite zu verbinden; in der Umgebung des Spritzloches geht sie kontinuierlich in das Kiemenfeld über.

Das Supraorbitalfeld, welches bei späteren Stadien so deutlich hervortritt, ist hier noch sehr wenig entwickelt. Nur das verdickte Ektodermgebiet zwischen dem Trigeminus- und Acustico-faciale-Ganglion kann mit diesem Namen bezeichnet werden.

Wie wir gesehen haben, bildet die Fortsetzung der zuletzt beschriebenen Felder das Kiemenfeld. Dasselbe zieht, dorsalwärts ungefähr mit der ventralen Seite der Chorda abschließend, kaudalwärts am Ohrbläschen vorbei über das ganze Gebiet der Kiemenspalten, um hinter demselben alsbald in das einfache Ektoderm überzugehen. An den Kiemenspalten selbst ist das Ektoderm besonders stark verdickt. Auf einem Querschnittsbilde (Fig. 12) sieht man nämlich, daß der abgetrennt erscheinende Teil vollkommen von verdicktem Ektoderm umgeben ist und zwar hauptsächlich der der Kiemenspalte zugekehrte Teil. Die Verdickung des Stammteiles ist mehr an die Umschlagsstelle der Kiemenspalte gerückt, so daß sie der stärksten Verdickung des abgelöst erscheinenden Teiles gerade gegenüber liegt. Ventralwärts breitet

sich das Kiemenfeld auf den Kiemenbögen aus, immer schwächer werdend, bis die Verdickung am ventralen Ende der Bögen allmählich aufhört und in das gewöhnliche Ektoderm übergeht. An der vierten und fünften noch nicht durchgebrochenen Kiemenspalte läßt sich erkennen, daß hier die Verdickung eine einheitliche ist und erst durch den Durchbruch geteilt wird.

Histologisch ist von den Verdickungen zu bemerken, daß die Anordnung der Kerne eine ganz unregelmäßige ist, besonders an den stark ausgeprägten Verdickungen. Nur an der Innenseite ist meist eine ziemlich regelmäßige einschichtige Lage von Kernen zu erkennen, während nach außen hin die Abgrenzung und die Lage der Kerne eine ganz unregelmäßige ist. Auch die Form der Kerne ist keine einheitliche, nur an den Uebergangsstellen der Verdickungen in das einfache Hautblatt sind die Kerne von länglicher Form.

Ich komme nun zu den Ganglienanlagen desselben Stadiums. Das Ciliarganglion liegt dorsal von dem Auge und reicht mit seinem ventralen Ende ungefähr bis in die Mitte zwischen Auge und Ciliarfeld. In seinem Verlaufe verbindet es sich mit dem Ciliarfeld, was aus meiner Figur No. 7 zu ersehen ist. (Diese Verbindung ist aber in diesem Stadium nur auf zwei Schnitten zu sehen, dafür um so deutlicher bei dem von mir zuerst rekonstruierten Embryo [Textfig. 2]). In dieser Verbindung zeigt es sich, daß das Ganglion sich nicht allein an das Ektoderm anlegt, daß vielmehr von dem letzteren auch Kerne an das Ganglion abgegeben werden. Es ist mithin eine wirkliche Verbindung nach Art einer Plakode vorhanden.

Das Ciliarganglion ist durch einen etwas dünneren Stiel mit dem Trigeminalganglion verbunden (Fig. 8). Dieses bildet einen starken Zellenkomplex, der sich mit seiner ganzen Breite an das Medullarrohr anlegt, ohne sich mit demselben zu verbinden. Von dem oberen Teile des Trigeminalganglions, welcher gewissermaßen auch den Ursprung des Ciliarastes enthält, geht ein langer Zellenstrang rostralwärts, der allmählich aufsteigt und sich an

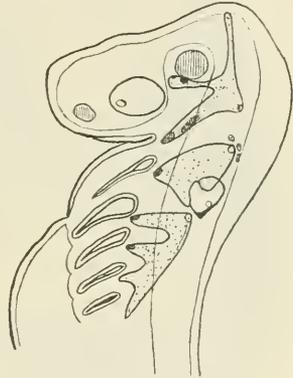


Fig. 2. Kopf eines Embryo von *Torpedo ocellata*, Stadium K (nach BALFOUR-ZIEGLER). Rekonstruktionsbild des Ciliarfeldes (cf. p. 4). Das Ektoderm ist durch Schraffierung und die Ganglien sind durch Punktierung gekennzeichnet.

das Medullarrohr anlegt, wie Fig. 15 zeigt (Portio trigemini vom Ramus ophthalmicus superficialis). KLINKHARDT hat diesen Ast nicht abgebildet, aber DOHRN und FRORIEP haben ihn ganz richtig gesehen. Er stellt offenbar einen Rest der ursprünglichen Ganglien-

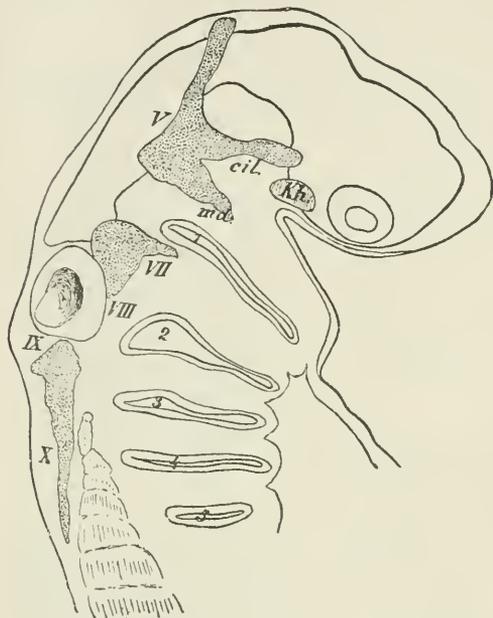


Fig. 3. Kopf von *Torpedo ocellata* von 6 mm Länge. Figur von FRORIEP. Pauskombination aus 14 Sagittalschnitten.

leiste dar. Bis zum folgenden Stadium löst er sich in einzelne Zellgruppen auf, auf welche ich bei Beschreibung meines zweiten Stadiums zurückkommen muß.

Das Trigeminalganglion setzt sich als starker Ast in den Mandibularbogen fort (Fig. 1) und legt sich an das Ektoderm an. Es verbindet sich nämlich an zwei Stellen mit dem Ektoderm, sowohl in seinem Verlaufe (Fig. 9 und Textfig. 4), als auch an seinem Ende (Fig. 10)<sup>1)</sup>. Fig. 9 liegt 2 Schnitte vor Textfig. 4; Fig. 10

liegt 6 Schnitte hinter Textfig. 4)<sup>2)</sup>. Die erstere Verbindung ist besonders stark und ausgedehnt; die zweite hingegen ist kürzer und schwächer und liegt ventral von der ersteren; sie beginnt nahe an dem Endpunkte des Ramus mandibularis und geht bis zum Ende. In beiden Verbindungen hat man den Ein-

1) Auf einer Seite besteht noch eine dritte Verbindung, welche etwas mehr dorsal als die in Fig. 9, 10 und Textfig. 4 dargestellten liegt, aber nur sehr klein und nur auf einer Seite sichtbar ist, daher von mir für bedeutungslos gehalten wurde.

2) Auf der Figur von KLINKHARDT (Taf. I, Fig. 4) ist durch ein Versehen die Lage dieses Schnittes unrichtig eingezeichnet. Im Text ist die Lage des Schnittes richtig angegeben; der Schnitt zeigt die „kaudale Verbindung“, d. h. die Verbindung am Ramus mandibularis.

druck, daß Kerne vom Ektoderm an die Ganglienmasse abgegeben werden, so daß in beiden Fällen echte Verbindungen mit dem Hautblatt vorliegen.

Das Trigenimusganglion bildet also in diesem Stadium einen vierteiligen Stern, wobei der eine Ast der rostralwärts gerichtete Zweig ist, der zweite zum Ciliarganglion geht, der dritte den Ramus mandibularis und der letzte die Wurzel am Medullarrohr bildet (Fig. 1, Textfig. 2 und 3).

In histologischer Beziehung ist zu erwähnen, daß die Kerne im allgemeinen in der Längsrichtung angeordnet sind. Eine faserige Beschaffenheit der Ganglienmasse ist in diesem Stadium noch nicht vorhanden. In dem von mir zuerst rekonstruierten Embryo (Textfig. 2) dagegen beginnt dieselbe allmählich bemerkbar zu werden.

Das Ganglion acustico-faciale beginnt mit einer schmalen Wurzel, die sich jedoch bald verbreitert. Aber auch dies Ganglion legt sich mit seiner Wurzel nur an das Medullarrohr an, geht jedoch mit letzterem noch keine Verbindung ein; dies zeigt sich schon aus der Lage der Kerne, indem dieselben zum Medullarrohr nicht senkrecht stehen, sondern mit demselben an der Berührungsstelle parallel verlaufen. Außer dieser Wurzel bemerkt

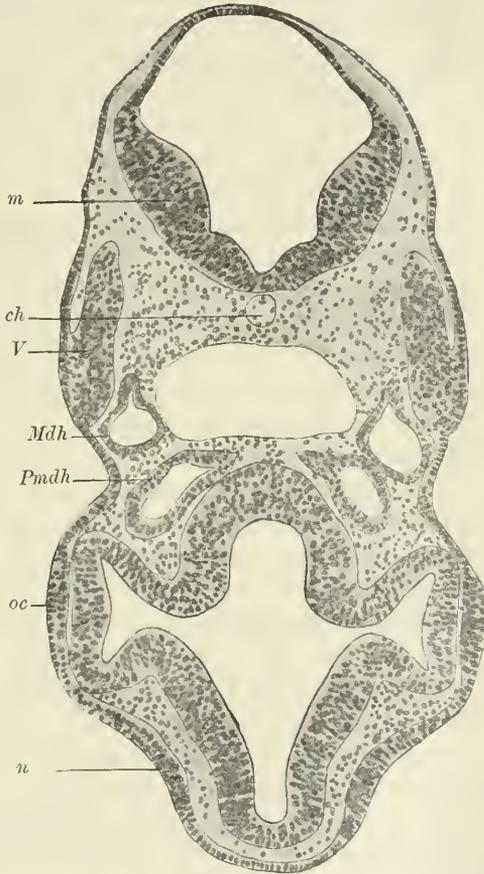


Fig. 4. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von *Torpedo ocellata* (nach KLINCKHARDT). Zur Lage des Schnittes vergl. Tafel I, Fig. 1  $T_3-T_3$ . *m* Medullarrohr, *ch* Chorda, *V* Ganglion trigemini, *Mdh* Mandibularhöhle, *Pmdh* Praemandibularhöhle, *oc* Linsenanlage, *n* Nase.

man vor und hinter derselben einen bzw. zwei kleinere Zellhaufen, die sich dorsalwärts an das Ektoderm anlegen und hinter dem Ohrbläschen kaudalwärts gerichtet sind (Fig. 1 und Textfig. 2). Anfangs war mir die Bedeutung dieser Zellhaufen nicht verständlich, jedoch bei der Durchsicht jüngerer Stadien fand ich, daß diese Zellhaufen der Rest der Ganglienleiste sind, welche dorsal um das Ohrbläschen herumlaufend, die Verbindung mit dem Glosso-pharyngeus-Ganglion darstellte.

Das Ganglion zieht von seiner Ursprungsstelle ventralwärts in den Hyoidbogen und geht mit dem Ektoderm zwei Verbindungen ein, nämlich einen ventralen und einen dorsalen Kontakt. Die ventrale Verbindung liegt ungefähr an dem dorso-kaudalen Rande der ersten Kiemenspalte. Obgleich diese Verbindung noch nicht stark ausgeprägt ist, so kann man doch schon feststellen, daß hier das verdickte Ektoderm Kerne an die Ganglienmasse abgibt. Die dorsale Verbindung, welche KLINKHARDT bereits gesehen hat, liegt rostral vom ventralen Rande des Ohrbläschens. Sie wird durch eine Anlegung des Ganglions an das Ektoderm gebildet und ist nur auf zwei Schnitten zu sehen. — Zum Ohrbläschen verhält sich das Ganglion so, daß es sich am ventralen Rande desselben in zwei Arme teilt. Der eine von diesen zieht an den ventralen Rand des Ohrbläschens hin, dieses kaudalwärts bis zum unteren Drittel begleitend, und verschmilzt allmählich mit dem Ektoderm des Ohrbläschens. Der zweite Ast geht an den rostralen Rand, bedeckt das Ohrbläschen zum Teil an der Außenseite und vereinigt sich mit dem Epithel desselben vollkommen, so daß eine Scheidung zwischen Ganglienmasse und den Zellen des Ohrbläschens nicht festzustellen ist. Auf einzelnen Schnitten bekommt man den Eindruck, daß dem Ganglion Kerne vom Ohrbläschen zugeführt werden (Fig. 14).

Unmittelbar hinter dem Ohrbläschen findet man an dem Medullarrohr eine neue Wurzel, welche die Anlage des Glosso-pharyngeus-Ganglions darstellt. Sie ist im Vergleiche zu den vorhergehenden Wurzeln verhältnismäßig schwach und geht gleich diesen ebenfalls nur eine scheinbare Verbindung mit dem Medullarrohr ein, indem sich die Wurzel an letzteres anlegt, sich mit ihm aber noch nicht verbindet. Das Ganglion wendet sich bald ventralwärts und entsendet einen starken Ast in den Glosso-pharyngeusbogen. Dieser Ast, der Ramus ventralis, geht an die zweite Kiemenspalte und verschmilzt hier mit der am dorso-kaudalen Rande gelegenen Verdickung des Ektoderms (Fig. 12

und 12a). Eine laterale Verbindung ist in diesem Stadium noch nicht deutlich ausgebildet.

Hierauf wird die Ganglienleiste am Medullarrohr sehr schmal und in Höhe der dritten Kiemenspalte geht sie in die Vaguswurzel über. Der Vagus liegt dem Medullarrohr mit einer langen kaudalwärts an Stärke immer mehr abnehmenden Wurzel an, die bis in die Höhe der vierten noch nicht durchbrochenen Kiemenspalte reicht, aber noch keine Verbindung mit dem Medullarrohr besitzt. Er entsendet zunächst einen Ast in den ersten Vagusbogen, der, auf dem Querschnittsbilde betrachtet, unmittelbar am Ektoderm entlang läuft, sich an dieses anlegend, mit ihm jedoch keine Verbindung eingeht. Er verschmilzt mit der am dorso-kaudalen Rande der dritten Kiemenspalte befindlichen Ektodermverdickung. Der Vagus wendet sich jetzt mehr kaudo-ventralwärts und gibt in den zweiten Vagusbogen ebenfalls einen, aber schon bedeutend schwächeren Zweig ab. Er zieht weiter bis an das dorsale Ende der vierten noch nicht durchbrochenen Kiemenspalte, geht aber mit dieser noch keine Epibranchialverbindung ein. Hinter der fünften, in diesem Stadium nur angedeuteten Kiemenspalte endet der Vagus als verhältnismäßig starker Ast, indem sein Endteil immer dünner wird, bis er überhaupt nicht mehr vom Mesenchym zu unterscheiden ist. Auch im ersten und zweiten Vagusbogen ist es sehr schwer, das untere Ende des Vagusastes vom Mesenchym abzugrenzen.

Die Fortsetzung der Vaguswurzel in der Richtung der Ganglienleiste bildet mit einer scheinbaren Unterbrechung eine Anzahl zusammenhängender Wurzeln, welche als Anfangsteile von Spinalganglien aufzufassen sind. Eine genauere Untersuchung dieser Spinalganglien war jedoch nicht möglich, da in diesem Stadium das Gewebe in der Vagusgegend zu locker wurde und somit die Ganglienmasse von dem Mesenchym nur sehr schwer oder gar nicht zu unterscheiden war.

Das Glossopharyngeus- und das Vagusganglion liegen lateral (außen) von den Ursegmenten (Myotomen), die folgende Ganglienleiste dagegen liegt medial von denselben und die Spinalganglien wachsen an der Innenseite der Ursegmente (Myotome) herab. Fig. 14 zeigt auf einem Frontalschnitt, daß die Ganglienleiste am hinteren Ende der Kiemengegend sich lateralwärts wendet und in die Vagusganglien übergeht, während die Reihe der Ursegmente (Myotome) sich geradlinig auf die Kiemengegend fortsetzt.

Beiläufig mag hinsichtlich des Mesoderms folgendes bemerkt

werden, obgleich ich auf das Problem der Mesodermsegmente des Kopfes nicht weiter eingehen will. Vor der Mandibularhöhle liegt jederseits die Prämandibularhöhle; beide Prämandibularhöhlen fließen von rechts und links zusammen (Fig. 11). Außer der Mandibularhöhle und der Prämandibularhöhle gibt es noch andere kleinere Höhlen im Mesoderm, von welchen es zweifelhaft ist, ob sie als segmentale Höhlen aufzufassen sind (Fig. 10 *lh*). Die Mandibularhöhle setzt sich durch den Kieferbogen hindurch fort und ihre Höhlung öffnet sich am unteren Ende des Kieferbogens in die Pericardialhöhle. In ganz ähnlicher Weise geht ein epithelialer Schlauch von dem Pericardium aus durch jeden Kiemenbogen, und der (allerdings minimale) Hohlraum des Schlauches hängt ebenfalls mit der Perikardialhöhle zusammen (Fig. 12a). Jeder solcher Schlauch geht oberhalb des Kiemenbogens in eine dichte mesodermale Zellenmasse über, an welcher Anfänge der Muskelbildung sich zeigen, ganz ähnlich wie an den Myotomen der Körpersegmente. Will man also ein Segment eines Kiemenbogens mit einem Körpersegment vergleichen, so entspricht die Perikardialhöhle der Peritonealhöhle und der erwähnte mesodermale Schlauch dem Verbindungsgang zwischen der Peritonealhöhle und dem Myotom, also dem Nephrotom oder der Urwirbelkommunikation (dem Mesomer von VAN WIJHE).

## Stadium II.

Der zweite von mir rekonstruierte Embryo hatte eine Gesamtlänge von 11 mm. Er ist auf Taf. I, Fig. 2 abgebildet. Der Nabelstrang ist schmal und lang geworden, und desgleichen ist der Schwanz des Embryo in die Länge gewachsen, sowie deutlich mit dorsalem und ventralem Flossensaum versehen. Die Extremitäten sind als leistenförmige Vorsprünge an den Seiten des Rumpfes sichtbar. Im Medullarrohr ist die weiße Substanz entwickelt, die großen Ganglien der Kopfregion sind durch Faserstränge mit dem Gehirn verbunden und haben faserige Beschaffenheit. Der Kieferbogen zeigt bereits eine deutliche Trennung in Ober- und Unterkiefer. Von den Kiemenpalten sind fünf durchgebrochen, während die sechste den Durchbruch vorbereitet. Kiemenfäden sind nur in Form von Fortsätzen vorhanden, deren Zahl von vorn nach hinten abnimmt, wie aus dem seitlichen Totalbilde (Fig. 2) zu ersehen ist. Die Nase ist grubenförmig; ihr Ektoderm ist am Grunde stärker entwickelt und zeigt hier mehrere

(zwei bis drei) Reihen von Zellkernen. Es nimmt nach der Peripherie hin an Dicke ab und geht allmählich in das äußere Ektoderm über. Am Auge ist die Linse bereits vom Ektoderm abgesehnt, jedoch fehlen noch Linsenfasern. Das Ektoderm ist im Bereiche der Augenblase verdickt. Das Gehörorgan ist retortenförmig und steht nur noch durch den Ductus endolymphaticus mit der Außenwelt in Verbindung.

Dies Stadium wird daher dem Stadium L (nach BALFOUR) entsprechen. Von einem etwas jüngeren Embryo hat FRORIEP den vorderen Teil des Kopfes rekonstruiert (Textfig. 5), von einem nur wenig älteren Embryo die Kiemengegend (Textfig. 6).

Betrachten wir wiederum zunächst die Verdickungen des Ektoderms, so werden wir gewahr, daß in diesem Stadium wesentliche Veränderungen im Kopfteile des Embryo erfolgt sind. Das Ciliarfeld hat in diesem Stadium bereits seine isolierte Lage aufgegeben und ist mit dem Supraorbitalfelde verschmolzen (Fig. 3). Dieses hat nämlich an Ausdehnung bedeutend zugenommen und hat sich in der Richtung des Ramus ophthalmicus superficialis (den es einschließt), rostralwärts bis an das Auge verlängert, um hier mit dem Ciliarfelde zusammenzufießen. Diese beiden Felder stellen also zwei Aeste dar, das Ciliarfeld den ventralen, das Supraorbitalfeld den dorsalen Ast, die rostralwärts vereinigt sind. Während das erstere am Ciliarganglion endet, geht das letztere in der Gegend des Ramus buccalis vom Ganglion acustico-faciale kaudalwärts in das Kiemenfeld und ventralwärts in das Infraorbitalfeld über.

Sehen wir uns nun das Infraorbitalfeld genauer an, so finden wir, daß dasselbe eine ventralwärts verlaufende Fortsetzung des Supraorbitalfeldes ist und in der Einsenkung zwischen Kopfteil und Kiemengegend, mithin im Bereiche der Mundbucht liegt. Die Verdickung des Ektoderms ist an den Rändern der Mundbucht besonders stark; bei stärkerer Vergrößerung bemerkt man, daß die Kerne in zwei und drei Reihen liegen. Am Maxillarbogen dehnt sie sich bis an das Auge aus, ohne, wie im ersten Stadium, in das Linsenepithel überzugehen. Am Mandibularbogen hingegen läuft sie, ähnlich wie im ersten Stadium, in eine immer schwächer werdende Ektodermverdickung aus, um in der Umgebung der ersten Kiemenspalte in das Kiemenfeld und am ventralen Rande allmählich in das einfache Hautblatt überzugehen.

Das Kiemenfeld zeigt sich am wenigsten verändert, denn auch in diesem Stadium bildet es die Fortsetzung des Supra- und

Infraorbitalfeldes. Es geht kaudalwärts, das Ohrbläschen an seiner ventralen Seite bedeckend, über die Kiemegegend hinweg, um hinter derselben bald in das gewöhnliche Ektoderm überzugehen. Ebenso ist das Verhalten an den Kiemenspalten selbst das gleiche wie früher, so daß auch hier am dorso-kaudalen Rande jeder Kiemenspalte die stärkste Verdickung sich befindet; vielleicht ist diese Verdickung in diesem Stadium noch verhältnismäßig stärker als im ersten. Ventralwärts breitet sich das Kiemenfeld auf den jetzt bedeutend stärker entwickelten Kiemenbögen aus.

Was die Ganglienanlagen anbelangt, so haben sich in diesem Stadium die Verhältnisse erheblich mehr geändert als bei den Ektodermverdickungen. Die Ganglien, die im vorigen Stadium eine mehr abgerundete Form hatten, zeigen hier eine eckige und zipflige Gestalt. Zunächst bemerken wir, daß der im ersten Stadium so deutliche vorderste Zellstrang neben dem Medullarrohr, welcher den vorderen Ast des Trigeminalganglions bildet (Fig. 1), hier nicht mehr derselbe geblieben ist. Seine Kontinuität hat er vollkommen eingebüßt und es sind von ihm nur einzelne Zellhaufen übrig geblieben; diese liegen neben dem Medullarrohr, stehen aber weder mit dem Medullarrohr noch mit dem Trigeminalganglion in Zusammenhang (Fig. 3 und Textfig. 5). Diese isolierten Zellhaufen zeigen uns, daß dieser Teil der Ganglienleiste zu Grunde gegangen ist und daß sie den Ueberrest derselben darstellen, aus dem sich später, wie wir beim dritten Stadium sehen werden, der Nervus trochlearis bildet. Ich werde auf die Entstehung des Trochlearis bei Besprechung meines dritten Stadiums und im zweiten Teile meiner Arbeit noch ausführlicher zu sprechen kommen.

Als nächste, uns bisher ganz neue Nervenanlage finden wir den Oculomotorius, der nach VAN WIJHE die ventrale Wurzel des ersten Kopfsegmentes darstellt. Er entspringt mit einer breiten Basis am Mittelhirn. Ein Ganglion seines proximalen Teiles, das MARSHALL beobachtet haben will, kann ich nicht finden und halte daher die Ansicht von VAN WIJHE für richtiger, daß MARSHALL die breite Basis als Ganglion angesehen hat. Obgleich an der Ursprungsstelle aus dem Medullarrohr mehrere Zellen zusammenliegen, kann ich diesen Zellhaufen als Ganglion nicht ansprechen, da die Lagerung der Zellkerne eine zu unregelmäßige ist und mehr einem mesenchymatischen Gebilde ähnelt, somit dem gewöhnlichen Typus eines Ganglions nicht entspricht. Was seinen Verlauf anbetrifft, so zieht er von seiner Ursprungsstelle gerade-

aus kaudalwärts auf die am Ciliarganglion gelegene Kopfhöhle zu, geht um diese herum und zwischen dieser und dem Ciliarganglion hindurch, um sich von hier an das Auge zu begeben; weiter ist sein Verlauf in diesem Stadium nicht feststellbar. Daß er zur Innervierung der Augenmuskulatur dient, darauf komme ich bei meinem dritten Stadium zu sprechen, da in demselben die Ausbildung der Augenmuskulatur weiter vorgeschritten ist. Eine unanfechtbare Verbindung mit dem Ciliarganglion habe ich nicht

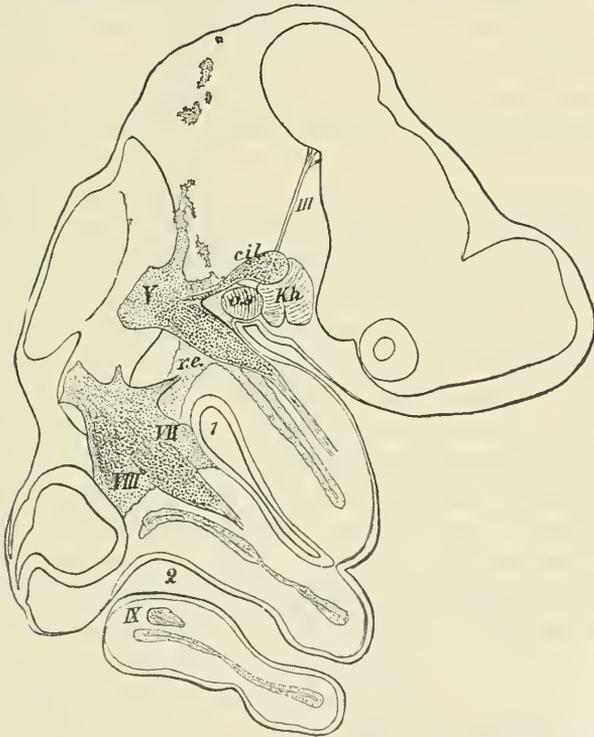


Fig. 5. *Torpedo ocellata*, 9 mm Körperlänge. Figur von FRORIEP. Pauskombination aus 14 Sagittalschnitten.

finden können, und falls eine solche bestehen sollte, wie VAN WIJHE gefunden hat, muß ich dennoch die Ansicht MARSHALLS, daß der Oculomotorius sich an der Bildung des Ciliarganglions beteiligt, als unrichtig zurückweisen. Vielmehr muß ich die Ansicht VAN WIJHES teilen, daß das Ganglion ciliare nicht in die Bahn des Oculomotorius eingeschaltet ist; ganz abgesehen davon, daß, wie wir später sehen werden, das Ganglion ciliare in den Ramus ophthalmicus profundus eingeschaltet ist und bedeutend früher

auftritt als der Oculomotorius. In diesem Stadium hat der Oculomotorius nur die Dicke von zwei nebeneinander liegenden Kernen, die durch faseriges Protoplasma miteinander verbunden sind.

Wir kommen jetzt zum Ganglion ciliare, welches in diesem Stadium seine Verbindung mit dem Ciliarfelde bis auf einen dünnen Ast, auf den ich weiter unten zurückkommen werde, aufgibt und den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht hat. Es ist, wie im ersten Stadium durch einen kaudalwärts abgehenden Zweig, den Ramus ophthalmicus profundus, mit dem Trigeminalganglion verbunden, der sich jedoch über das Ciliarganglion hinaus nach dem rostralen Rande des Auges zu fortsetzt und hier frei im Mesenchym in der Nähe des Ramus ophthalmicus superficialis endet (Fig. 3 und 17). Hieraus ist zu ersehen, daß das Ciliarganglion in den eben genannten Nerven eingeschaltet ist, was noch deutlicher bei Besprechung meines dritten Stadiums zu Tage treten wird. Außerdem ist das Ciliarganglion durch einen kurzen Zweig, der auf dem Ramus ophthalmicus profundus senkrecht steht, mit dem Ektoderm verbunden. Mit dessen Zellen verbindet sich dieser Ast so innig, daß die Teilnahme des Ektoderms an der Bildung des Nervenzweiges höchst wahrscheinlich ist; VAN WIJHE nennt diesen Ast Portio ophthalmici profundi des Ramus ophthalmicus superficialis. Dieser Zweig ist meiner Ansicht nach der Rest der Verbindung zwischen Ciliarfeld und Ciliarganglion.

Beiläufig ist zu erwähnen, daß sich in der Höhe des Ciliarganglions am Ektoderm eine Masse von Mesodermzellen zeigt (Fig. 17), welche dem Ektoderm anliegt und schräg von dorsal und rostral ventralwärts und kaudalwärts über den Ramus ophthalmicus profundus hinwegzieht, um hinter diesem bald zu enden. Die Bedeutung dieser Anhäufung von Zellen ist anfangs nicht verständlich; erst bei Vergleichung anderer Stadien macht man die Beobachtung, daß bei jüngeren Embryonen sich an Stelle dieser Verdickung eine kleine Kopfhöhle befindet, die sich mit zunehmendem Alter des Embryo schließt und so die kontinuierliche Verdickung bildet. In älteren Stadien zeigt es sich, daß diese Verdickung sich an der Bildung der Augenmuskeln beteiligt.

Beim Trigeminalganglion zeigt sich als erster Unterschied der, daß es mit einer mäßig breiten Wurzel aus dem Medullarrohr entspringt; seine Kerne sind meist in der Längsrichtung angeordnet, an den helleren Stellen durch Fasern unterbrochen. Die Verbindung mit dem Ektoderm ist in diesem Stadium bereits gelöst, denn der Ramus mandibulo-maxillaris, der im ersten

Stadium zwei deutliche Verbindungen mit dem Ektoderm zeigte, geht jetzt als starker Nerv ohne jede Verbindung mit dem Ektoderm in den Mandibularbogen. Bald nach dem Austritt aus dem Trigeminalganglion (dieser Teil des Trigeminalganglions wird von einigen Forschern als „Ganglion Gasseri“ bezeichnet) teilt er sich jedoch in den Ramus mandibularis und Ramus maxillaris. Während der erstere als hinterer Ast an die Wand der langen Mandibularhöhle angelegt, sich bis in die Gegend des ventralen Teiles der ersten Kiemenspalte verfolgen läßt, bildet der Ramus maxillaris den vorderen Arm, der im Mesenchym frei zu endigen scheint. Betrachten wir den Ramus mandibulo-maxillaris in histologischer Beziehung, so findet man, daß er von Kernen umgrenzt ist und in seinem Innern bereits eine vollkommen ausgesprochene faserige Beschaffenheit zeigt. -

Die größte Abweichung vom ersten Stadium zeigt uns das Ganglion acustico-faciale. Gerade dieses ist es, welches im ersten Stadium eine vollkommen abgerundete Form zeigte, jetzt aber einen sternartigen Bau aufweist (Fig. 3). Denn schon rostral vom Trigeminalganglion hat sich, im Supraorbitalfelde eingeschlossen, ein Fortsatz von ihm gezeigt, nämlich der Ramus ophthalmicus superficialis (Fig. 17). Im Supraorbitalfelde ist dieser Ast nur ein dünner, im Ektoderm liegender Nerv, der nur zwei peripher gelegene Kerne und wenige Fasern zeigt; aber in der Gegend des Trigemini wird er bedeutend stärker, löst sich aus dem Ektoderm und geht über dem Trigeminalganglion und kaudalwärts von demselben in das Facialis-Ganglion über. Dieses nimmt nun an Stärke immer mehr zu, bis es in seiner ganzen Breite an das Medullarrohr herantritt und sich mit ihm verbindet. Auf einigen Schnitten läßt sich eine geringe Teilung an der Wurzel erkennen, wie MARSHALL gesehen hat.

Das Ganglion giebt außer dem schon besprochenen Ramus ophthalmicus superficialis noch drei Aeste ab, nämlich den Ramus buccalis, den Ramus hyoideus und den Acusticus. Der erste von diesen, der Ramus buccalis, geht (kurz vor dem Eintritt des Ramus ophthalmicus superficialis in das Ganglion) ventral- und rostralwärts in den Mandibularbogen und ist hier (gleich dem Ramus ophthalmicus superficialis) in seinem ganzen Verlaufe mit der Epidermis verbunden, indem er an ihr gewissermaßen entlang wächst. Der in den Hyoidbogen abgehende starke Zweig ist der Ramus hyoideus, nach BALFOUR und MARSHALL so genannt, während ihn VAN WIJHE Ramus ventralis nennt; ich will den-

selben gleich KLINKHARDT jedoch der Einfachheit halber Ramus hyoideus nennen, da er in den gleichnamigen Bogen geht. Dieser Nervenast legt sich mit seiner ganzen Breite an den dorso-kaudalen Teil der ersten Kiemenspalte und bildet somit eine starke Ektodermverbindung (Fig. 18). Aus dieser Verbindung gehen in diesem Stadium der Ramus posttrematicus und der Ramus praetrematicus hervor. Während der erstere sich an dem ventralen Rande des Spritzloches in zwei Arme gabelt, bildet der Ramus praetrematicus jedoch nur einen kurzen Stumpf an der rostralen Seite der Kontaktstelle. Histologisch besteht der Ramus posttrematicus aus faserigem Protoplasma mit wenigen eingestreuten Kernen und ist von einer peripheren Schicht von Kernen begrenzt<sup>1)</sup>. Der letzte Ast, der sich kaudalwärts nach dem Ohre wendet, ist der Acusticus. Dieser verläuft zunächst parallel mit dem Ohrbläschen und vereinigt sich schließlich mit demselben kurz vor dessen tiefster Stelle an der ventralen Seite. Der Kontakt ist ein so inniger, daß es bereits hier den Anschein hat, als wenn Kerne von dem Ektoderm des Ohrbläschens an die Ganglienmasse abgegeben werden. Diese Erscheinung tritt im nächsten Stadium noch deutlicher hervor.

Um auf die vorhin angedeutete Form des Ganglions zurückzukommen, so ist dasselbe mit einem fünfstrahligen Stern zu vergleichen, in welchem die Wurzel einen Ast darstellt und die vier abgegebenen Aeste, nämlich der Ramus ophthalmicus superficialis, der Buccalis, der Hyoideus und der Acusticus, die übrigen vier Arme des Sternes bilden.

Die Anlage des Glossopharyngeus-Ganglions hat sich am wenigsten von allen Ganglien verändert; nur steht seine Wurzel gleich den vorigen durch Nervenfasern mit dem Medullarrohr in Verbindung. Seine Wurzel ist auch in diesem Stadium verhältnismäßig schwach; er geht um das ventro-kaudale Ende des Ohrbläschens herum und entsendet den Ramus ventralis (einen Ramus dorsalis konnte ich in diesem Stadium wegen Verletzung

---

1) Mit der von VAN WIJHE in seinem Werke: „Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes“ abgebildeten Fig. 37 kann ich mich nicht einverstanden erklären, da die beiden Aeste, der Ramus buccalis und facialis, zu nahe am Auge liegen. Auf meinen Querschnittserien habe ich gefunden, daß das Ganglion acustico-faciale hinter dem Spritzloch liegt, dieses aber lange nicht so nahe am Auge, wie VAN WIJHE es in seiner Figur gezeichnet hat.

der Schnittserie nicht finden) in den Glossopharyngeusbogen, der mit dem verdickten Ektoderm des dorso-kaudalen Randes der zweiten Kiemenspalte verschmilzt. Aus dieser Verbindung gehen der Ramus posttrematicus, welcher an der Vorderwand des Hyoidbogens verläuft, und der Ramus praetrematicus hervor; der letztere ist aber erst in Form eines kleinen Zäpfchens angelegt.

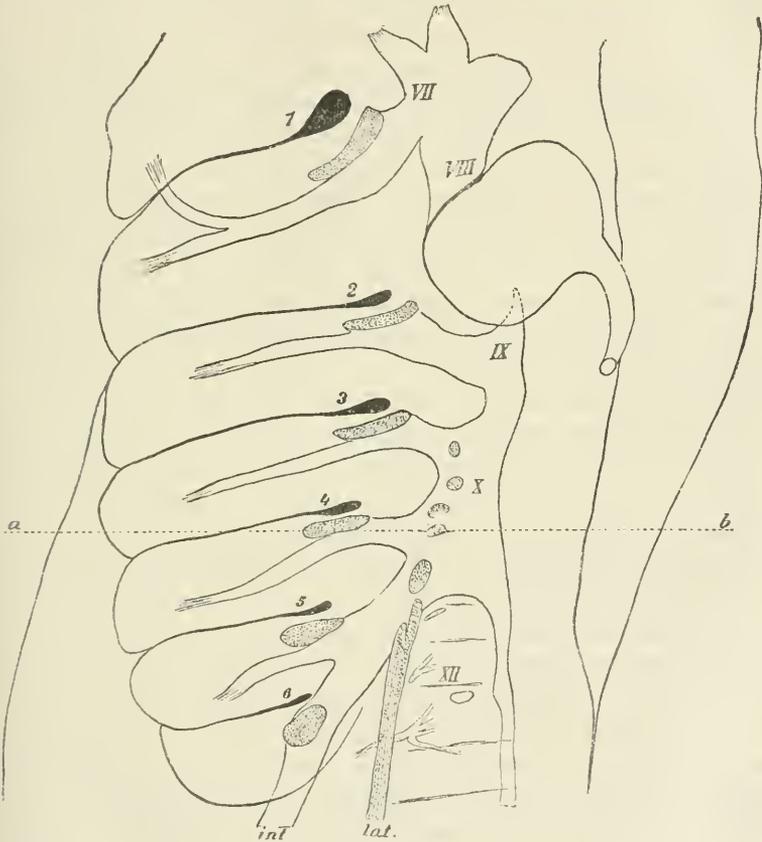


Fig. 6. *Torpedo ocellata*, 12 mm Länge. Profilbild der Kiemenregion; aus Querschnitten rekonstruiert (Figur von FRORIEP).

Der Vagus ist wie im ersten Stadium durch eine schwache Brücke mit der Wurzel des Glossopharyngeus verbunden, jedoch empfängt auch er in diesem Stadium Nervenfasern aus dem Medullarrohr, während er sich im vorigen Stadium an dasselbe nur anlegte. In seinem Bereiche liegen 4 Kiemenspalten, von denen jede durch einen Zweig von ihm versorgt wird. Die Zahl

der Wurzeln festzustellen, ist kaum möglich, da der Vagus sich in seiner ganzen Breite kontinuierlich an das Medullarrohr anlegt. Ich fasse daher die Stellen als Wurzeln auf, an welchen der Austritt von Nervenfasern aus dem Medullarrohr besonders hervortritt. Dies sind regelmäßig die Abgangsstellen der Vagusäste, und zwar an der Abzweigung des ersten, zweiten und des gemeinsamen Stammes für den dritten und vierten Ast, so daß ich von drei Wurzeln sprechen kann. Hierauf wird die Wurzel immer schwächer, verliert ihren Zusammenhang mit dem Medullarrohr, bis zwischen der fünften und sechsten Kiemenspalte eine ventrale Wurzel sich zeigt, was den Anfang der Spinalwurzeln bedeutet. Ich komme weiter unten auf dieselben nochmals zurück. — Die Aeste, welche der Vagus an die ersten drei Vagusbögen abgibt, nehmen an Stärke und Größe von vorn nach hinten ab. Während im ersten Stadium die Zweige mit der am hinteren Rande jeder Kiemenspalte gelegenen Verdickung verschmolzen waren und hier endeten, geht in diesem Stadium aus dieser Vereinigungsstelle je ein Ramus posttrematicus hervor, der am unteren Rande des betreffenden Kiemensbogens weiter läuft (Fig. 19). Der erste Vagusast hat außerdem noch einen Ramus praetrematicus in Form eines kurzen Stumpfes. Der dritte und vierte Ast treten als starker Stamm von dem Vagusganglion ab und bilden gewissermaßen seine Fortsetzung (Fig. 20). Bald jedoch tritt eine Teilung ein, indem der schwächere Zweig an die fünfte Kiemenspalte geht, während der übrig bleibende stärkere Teil, mit der sechsten noch nicht völlig durchgebrochenen Kiemenspalte eine lockere Verbindung eingehend, sich kaudalwärts wendet und in seinem weiteren Verlaufe den Ramus intestinalis darstellt (Fig. 21 u. 22).

Bei genauerer Durchsicht der Schnittserie und Vergleichung wenig älterer oder jüngerer Stadien macht man die Beobachtung, daß an der jedesmaligen Abgangsstelle eines Zweiges sich neben diesem abgegebenen Aste noch der stärkere Staminteil besonders hervorhebt. Dieser legt sich nämlich, besonders in einem etwas jüngeren Stadium, in der ganzen Vagusregion an das Ektoderm, welches an der Berührungsstelle verdickt erscheint (Fig. 19). Der Vagus erhält hier von dem Ektoderm auch Kerne, vor allem an den Abgangsstellen seiner Aeste. Diese Verbindungen des Vagus mit dem Ektoderm sind als embryonale Hautsinnesorgane aufzufassen, über deren Bedeutung bisher nichts Genaueres bekannt geworden ist. In älteren Stadien verschwinden sie wieder und an ihrer Stelle findet man dann die Seitenlinie, wie wir bei meinem

dritten Stadium sehen werden. Die Verbindung löst sich erst wieder nach Abgabe des dritten gemeinsamen Vagusastes, wo der Vagus allmählich in den Ramus intestinalis übergeht. Der vierte Vagusast war in diesem Stadium noch nicht ausgebildet, sondern hatte nur die Form eines Stumpfes. Die Verdickung geht dann noch selbständig durch mehrere Schnitte hindurch fort und bildet somit den Anfangsteil der Seitenlinie. (Ich habe diese etwas komplizierten Verhältnisse in meiner Rekonstruktionsfigur [Fig. 3] nach Möglichkeit wiederzugeben gesucht, indem der dunkelrote Längsstrich auf dem Vagusganglion diesen an das Ektoderm heranreichenden Vagusstamm bezeichnet.) Durch diesen meinen Befund stimme ich mit dem von FRORIEP erhaltenen Resultate, daß der Stammteil des Vagus sich nur an einzelnen Stellen mit dem Ektoderm verbindet (T.-Fig. 6), nicht ganz überein. Jedoch ist bei beiden Befunden das Endergebnis dasselbe, daß nämlich aus dieser Verbindung (bezw. diesen Sinnesorganen) die Seitenlinie hervorgeht, die von Zweigen des Vagus innerviert wird.

Wie ich vorhin schon andeutete, bilden die Fortsetzung der Vaguswurzeln die Spinalganglien. Während die Vaguswurzeln kontinuierlich in die Ganglienleiste übergehen und folglich mit den dorsalen Spinalwurzeln in Verbindung stehen, treten die ventralen Wurzeln erst kaudalwärts von der letzten Vaguswurzel auf. Es zeigt sich dann eine ventrale Wurzel auf jedem 6. bis 7. Schnitt. Von den gebildeten Spinalganglien sind die ersten rudimentäre Gebilde, und erst vom vierten ab zeigen die Ganglien ihre typische Form. Mit Ausnahme der ersten drei rudimentären Ganglien hängt jedes dieser Ganglien durch je einen Ast mit der ventralen und dorsalen Wurzel zusammen und entsendet einen Zweig ventralwärts. Die Wurzeln selbst sind durch Nervenfasern mit dem Medullarrohr verbunden. — In histologischer Beziehung ist zu erwähnen, daß die Wurzeln aus Nervenfasern mit mehr oder weniger reichlich eingestreuten Kernen bestehen. Die Ganglien enthalten längliche Kerne und dazwischen dünne Faserzüge.

Beiläufig mag bemerkt werden, daß die Myotome hinter der letzten Vaguswurzel zur vollen Entfaltung kommen. In Fig. 3 ist bei \*\* die vordere Grenze der wohlentwickelten Myotome durch eine Linie bezeichnet. Rostralwärts von dieser Stelle sieht man die Muskelmasse der Myotome noch etwas weiter vordringen, aber hier bleiben die Myotome rudimentär, da die Vagusganglien über ihnen liegen. Erst von da an können die Myotome frei dorsalwärts heraufsteigen, wenn sie in der Lücke zwischen der Gang-

lienleiste und dem Vagusstamm sich befinden. Es wurde schon in dem vorigen Stadium darauf aufmerksam gemacht, daß die Ganglienleiste sich lateralwärts wendet, wenn sie von der Gegend der Spinalganglien in die Gegend der Vagusganglien übergeht (Fig. 14). Unmittelbar hinter dieser Stelle liegt das Myotom, welches als erstes zur vollen Entwicklung gelangt.

### Stadium III.

Der dritte Embryo von *Torpedo ocellata*, den ich rekonstruiert habe, hat eine Gesamtlänge von 20 mm; mit dem Dottersack ist er nur durch einen dünnen Stiel verbunden. Die Extremitäten haben ihre definitive Stellung angenommen (Fig. 4) und am Kieferbogen tritt die Trennung in Maxillar- und Mandibularbogen deutlicher hervor als im vorigen Stadium. Die Kiemenspalten sind sämtlich durchgebrochen. Die erste hat sich zum Spritzloch umgebildet, während an den übrigen fünf Kiemenspalten sich die lateralen Oeffnungen, welche in den früheren Stadien besonders ins Auge fielen, geschlossen haben. Es sind nur noch die ventralen übrig geblieben, aus denen eine große Anzahl langer Kiemenfäden herausragt. Die Kiemenbögen sind demnach in ihren dorsalen und lateralen Teilen miteinander verschmolzen, und in ihren lateralen Teilen, welche zusammen einem dicken Wulst gleichen, bereitet sich die Bildung des elektrischen Organs vor. Das Geruchsorgan hat einen kanalförmigen Eingang und im Grunde der sackartigen Einstülpung beginnt sich das gefaltete Geruchs-epithel zu bilden. Am Auge zeigt die Linse bereits vollkommen faserige Beschaffenheit. Das Ohrbläschen hat an Ausdehnung erheblich zugenommen, und der aus seinem mittleren dorsalen Teile entspringende Ductus endolymphaticus ist im Vergleich zum vorigen Stadium länger geworden. — Nach diesen Befunden glaube ich unseren Embryo dem Stadium O (nach BALFOUR) zurechnen zu dürfen.

Die Ektodermverdickungen zeigen im Vergleiche zu den vorigen Stadien ein ganz verändertes Bild, insofern, als sich in ihnen die Sinneslinien ausgebildet haben. Ich kann leider nicht auf alle in diesem Stadium bereits entwickelten Sinneslinien eingehen, da ich dadurch einerseits von meinem eigentlichen Thema zu weit abschweifen würde, und mir andererseits die Zeit fehlt, diese Gebilde genauer in ihrer Entwicklung und ihrem Verlaufe zu verfolgen. Ich werde daher nur die in dem Supraorbitalfelde

sich bildenden Sinneslinien beschreiben und auf deren Verlauf weiter unten genauer zu sprechen kommen.

Betrachten wir nun die Verdickungen des Ektoderms in derselben Reihenfolge wie bei den vorigen Stadien, so finden wir, daß das Ciliarfeld als selbständiges Feld verschwunden und mit dem Supraorbitalfelde vollkommen verschmolzen ist. Seine Verbindung mit dem Ciliarganglion ist gelöst. Die beiden Felder bilden gemeinsam über dem Auge eine starke, sich im Vergleich zum vorigen Stadium weiter nach vorn ausbreitende und allmählich in das Hautblatt übergehende Verdickung. Kaudalwärts geht das Supraorbitalfeld, wie im vorigen Stadium, in das Supraorbital- und Kiemenfeld über. Ersteres ist sich der Lage und Ausdehnung nach annähernd gleich geblieben; es haben sich in ihm nur mehrere Sinneslinien gebildet, auf die ich jedoch aus dem vorher angeführten Grunde nicht eingehen kann. Das Kiemenfeld hat sich insofern geändert, als sich aus der ventralen kontinuierlichen Verdickung des Ektoderms zahlreiche Kiemenfäden gebildet haben, während die in den vorigen Stadien so stark entwickelten dorsalen Verdickungen infolge der Schließung der dorsalen Teile der Kiemenspalten und der Ablösung der Ganglien, auf welche ich später zurückkommen werde, an Stärke bedeutend abgenommen haben. Die früher hinter der Kiemengegend endende Verdickung zieht jetzt zu dem hervorgewachsenen Flossensaum hin und verschmilzt mit diesem. — Dorsal von ihr liegt die Seitenlinie, welche ich anfangs bereits erwähnte. Die Seitenlinie kann als Fortsetzung der supraorbitalen Sinneslinie aufgefaßt werden. Letztere entspringt rostralwärts vom Auge im Supraorbitalfelde, indem sie sich vom Ektoderm als umschriebene starke Verdickung mit hellerem faserigen Zentrum abhebt. Sie läuft im Supraorbitalfelde kaudalwärts über das Ganglion trigemini und acustico-faciale hinweg (Fig. 22), verläßt hier eben genanntes Feld und endet hinter dem Ohrbläschen, allmählich schwächer werdend. Nach einer Reihe von Schnitten beginnt die Sinneslinie wieder am Ganglion glossopharyngei (wenigstens konnte ich einen Zusammenhang mit den vorhergehenden Teilen in meinen Schnittserien nicht finden) und ist von da an als Seitenlinie zu bezeichnen. Sie wendet sich ein wenig dorsalwärts, um sich in Höhe der vierten Kiemenspalte mit einer anderen Sinneslinie zu verbinden, welche vom Ductus endolymphaticus herkommt und wahrscheinlich den Verbindungsast mit der anderen Seite bildet. Letztere Linie konnte ich jedoch nur ein Stück weit in meinen Schnittserien verfolgen

und habe sie auch so weit in meine Figur eingetragen. Von der Vereinigungsstelle läuft die Seitenlinie kaudalwärts weiter, zunächst etwas ventralwärts sich neigend, parallel mit dem Ramus intestinalis des Vagus. Weiterhin habe ich sie nicht verfolgt, da ich meine Untersuchungen lediglich auf Kopf und Kiemengegend beschränken wollte.

Die Ganglienanlagen zeigen uns bei diesem Stadium in ihrer Form geringgradige, dagegen in ihrem Verhalten zum Ektoderm wesentliche Unterschiede gegen das zweite Stadium. Wenn wir bei ihrer Besprechung die Reihenfolge vom rostralen Ende her beibehalten, so tritt uns als erster Nerv von oben her der Nervus trochlearis entgegen. Nach HOFFMANN geht der Trochlearis aus dem Ramus ophthalmicus superficialis trigemini hervor. Ich werde aber des leichteren Verständnisses wegen nur den Ausdruck „Trochlearis“ gebrauchen. Während im vorigen Stadium an seiner Stelle nur einzelne Zellhaufen zu finden waren (vergl. p. 14), tritt er uns jetzt als fertig ausgebildeter Nerv entgegen. Er entspringt als schwacher Stamm an derselben Stelle, an welcher im ersten Stadium die Ganglienleiste ihren Anfang hatte, nämlich am vordersten Teil des Körpers, an der Wölbung des Mittelhirns, und läuft zwischen Medullarrohr und Ektoderm, zu beiden annähernd parallel, auf den Musculus obliquus superior zu. An diesen Muskel tritt er von unten her heran (was aus meiner Fig. 5 deutlich zu ersehen ist) und innerviert ihn. Kurz vor dem Eintritt in den Muskel gibt er ein sehr feines Aestchen ab, welches an der Wand des hinter dem Auge gelegenen Blutgefäßes verläuft, in diesem Stadium jedoch bald nicht mehr zu finden ist. Ich nehme an, daß dies das Verbindungsästchen zwischen dem Trochlearis und dem Ganglion trigemini ist. — In histologischer Beziehung zeigt sich der Trochlearis auf den Querschnittsbildern als ein feines längliches Stämmchen, welches aus faserigem Protoplasma besteht und von peripheren Kernen begrenzt ist<sup>1)</sup>.

Der Oculomotorius hat an Stärke bedeutend zugenommen und zeigt denselben Verlauf wie im zweiten Stadium; er versorgt die vier aus dem ersten Myotom sich entwickelnden Augenmuskeln (Musculus rectus superior, inferior, internus und obliquus inferior).

---

1) FRORIEP fand in einem etwas jüngeren Stadium ein kleines Ganglion in der Bahn des Trochlearis (Textfig. 7). Wie FRORIEP konnte ich dieses Ganglion in dem jetzigen Stadium nicht mehr finden. Ich komme später darauf zurück (p. 44).

Kurz vor dem Eintritt in den Muskel habe ich gleich SCHWALBE und VAN WIJHE in seiner Bahn eine, wenn auch nur schwache Zellanhäufung feststellen können, welche ich, um mit den beiden eben genannten Autoren übereinzustimmen, als Ganglion oculomotorii bezeichnen muß. Einen aus demselben nach rückwärts entspringenden und die Arteria ophthalmica begleitenden Zweig,



Fig. 7. *Torpedo ocellata*, 16 mm Körperlänge. Figur von FROBIEP. Pauskombination aus 38 Sagittalschnitten.

welchen VAN WIJHE bei weit entwickelten Embryonen gefunden hat, konnte ich in diesem Stadium noch nicht sehen. Ebenso wenig habe ich eine Verbindung des Oculomotorius mit dem Ciliarganglion beobachtet.

Wir kommen jetzt zum Ganglion ciliare, von dem ich im vorigen Stadium im Gegensatz zu MARSHALL bereits behauptet

hatte, daß es nicht in die Bahn des Oculomotorius, sondern in die des Ramus ophthalmicus profundus vom Ganglion trigemini eingeschaltet ist. Anfangs konnte ich bei der Durchsicht dieser Schnittserie das Ciliarganglion überhaupt nicht finden und erst durch Vergleichung wenig jüngerer Stadien machte ich die Entdeckung, daß das Ciliarganglion ganz an das Ganglion trigemini herangerückt ist. Infolgedessen hatte ich es anfangs nur für einen Teil des letzteren gehalten und konnte es somit weiter rostral nicht finden. Es ist nämlich in diesem Stadium überhaupt nicht mehr durch einen deutlichen Nervenstrang mit dem Ganglion trigemini verbunden, sondern liegt fast mit seiner ganzen Basis dem Ganglion trigemini an. Seine dem Auge zugekehrte Fortsetzung bildet auch hier der Ramus ophthalmicus profundus, welcher mit dem Ramus ophthalmicus superficialis an dem supraorbitalen Schleimkanal zusammentrifft.

Hierdurch glaube ich nun genügend gezeigt zu haben, daß das Ganglion ciliare nicht zum Oculomotorius gehört, sondern vollkommen in die Bahn des Ramus ophthalmicus profundus trigemini eingeschaltet ist und somit als Teil des Ganglion trigemini erscheint. Von der Portio ophthalmici profundi des Ramus ophthalmicus superficialis ist in diesem Stadium nichts mehr zu finden; sie ist vollkommen abortiert, was auch dem Befunde von VAN WIJHE entspricht.

Das Ganglion trigemini hat im wesentlichen seine vorige Gestalt beibehalten. Von seiner ventralen Seite gehen zwei starke Zweige ab, von denen der eine der Ramus mandibularis ist, welcher sich, abgesehen von seiner größeren Dicke, nicht verändert hat; der andere Ast, der Ramus maxillaris, endet in diesem Stadium in der Epidermis des Kieferbogens.

Bei dem Ganglion acustico-faciale fällt uns zunächst auf, daß der Ramus ophthalmicus superficialis sich aus dem Ektoderm des Supraorbitalfeldes herausgelöst hat und jetzt ein Stück von demselben entfernt frei im Mesenchym liegt. Er endet gemeinsam mit dem Ramus ophthalmicus profundus s. Ramus thalamicus, mit dem er in seinem Endteile eine starke Anastomose bildet, in dem supraorbitalen Schleimkanal und innerviert letzteren auch mit seinen Fasern. Kurz vor seinem Eintritt in das Ganglion geht aus ihm der Ramus buccalis ab, der mit dem Ganglion trigemini parallel zwischen diesem und dem Ektoderm verläuft und ventralwärts den infraorbitalen Schleimkanal versorgt. Durch

seine nahe Lage am Ganglion trigemini und dadurch, daß er mit letzterem auch durch feine Zweige verbunden ist, war man früher zu der Ansicht verleitet worden, daß der Buccalis ein Zweig des Ganglion trigemini sei. Gleich dem Ramus ophthalmicus superficialis hat sich der Buccalis aus dem Ektoderm herausgelöst, liegt jetzt frei im Mesenchym und ist mit dem Ektoderm nur noch durch feine Aestchen verbunden. — Der Ramus hyoideus (nach HOFFMANN Ramus hyoideo-mandibularis) hat die Verbindung mit dem Spritzloch gelöst. Aus dieser Verbindung sind hervorgegangen der Ramus praetrematicus, welcher rostralwärts um das dorsale Ende des Spritzloches herumgeht, der Ramus posttrematicus, welcher die Fortsetzung des Ramus hyoideus bildet, und der Ramus pharyngeus; beide gehen in den Hyoidbogen. Als Hauptstamm geht der Posttrematicus an eben genanntem Bogen herunter und teilt sich an dem unteren Ende dieses Bogens in zwei Aeste. Der hintere verschmilzt mit dem Epithel des Hyoidbogens und heißt daher Ramus hyoideus (im engeren Sinne), während der vordere, der Ramus mandibularis externus, auf die Epidermis des Mandibularbogens übergreift.

Der Acusticus verbindet sich mit dem Ektoderm des Ohrbläschens noch intensiver, so daß eine Trennung zwischen Ganglienmasse und Ektoderm nicht mehr möglich ist. Es findet hier unzweifelhaft eine Abgabe von Kernen an die Ganglienmasse statt. — Die Gestalt des ganzen Ganglions ist infolge des gewachsenen Ohrbläschens mehr zusammengedrängt, so daß hier der in dem vorigen Stadium so typische Stern nur schwer wiederzuerkennen ist. Vielmehr zeigt jetzt das Ganglion eine sehr deutliche Zweiteilung, indem zu dem vorderen Teile der Ramus ophthalmicus superficialis als dorsaler und der Buccalis als ventraler Ast gehört; zu dem hinteren Abschnitt ist der Acusticus als dorsaler und der Ramus hyoideus als ventraler Ast zu zählen. Durch diesen Befund wird auch die bei der Besprechung meines zweiten Stadiums erwähnte Zweiteilung an der Wurzel des Ganglions aufgeklärt.

Als nächster, bisher noch nicht erwähnter Nerv zeigt sich uns der Nervus abducens. Derselbe ist nach VAN WIJHE als ventrale Wurzel vom dritten Segment aufzufassen und entspringt dicht hinter dem Ganglion acustico-faciale mit mehreren Bündeln, jedoch ohne Bildung eines Ganglions. Er geht rostralwärts nach dem hinteren Augenrande, um hier den Musculus rectus externus zu innervieren. Er ist ein sehr schwacher Nerv

und besteht histologisch aus einem Bündel von Nervenfasern mit peripheren und einzelnen eingestreuten Kernen.

Interessanter und bedeutend mehr hervortretend sind die Veränderungen, welche die Ganglienanlagen des Glossopharyngeus und Vagus zeigen. Durch das Wachsen des Ohrbläschens ist die Wurzel des Glossopharyngeus weiter hinter letzteres gerückt, so daß das Ganglion um das kaudale Ende des Ohrbläschens herumgehen muß, was ich in meiner Figur 5 auch wiederzugeben versucht habe. Während im vorigen Stadium die zusammenhängende Wurzel des Glossopharyngeus und Vagus eine beträchtliche Länge hatte und kaudalwärts bis zum dritten Vagusast sich erstreckte, ist sie hier scheinbar nach vorn gedrängt und reicht nur bis zum ersten Vagusast. Außerdem sind hier die Wurzeln nicht ganglienartig, sondern bestehen aus faseriger Substanz. — Betrachten wir nun speziell den Ursprung des Glossopharyngeus, so finden wir, daß die faserige, dabei aber sehr stark entwickelte Wurzel am Grunde des Ohrbläschens ein kräftiges Ganglion bildet, aus welchem der Ramus ventralis hervorgeht. Von diesem Ganglion schnürt sich ein kleiner Teil ab und entsendet den Ramus dorsalis an die Epidermis; dieser, entstanden durch allmähliche Loslösung der Lateralverbindung, endet im Ektoderm, wo er den Schleimkanal innerviert. Der Ramus ventralis geht in den Glossopharyngeusbogen kaudalwärts an der zweiten Kiemenpalte vorbei, ohne sich mit ihrem Ektoderm zu verbinden und teilt sich an der Stelle der früheren Verbindung in drei Aeste, von welchen der Ramus posttrematicus und pharyngeus in den Glossopharyngeus-Bogen gehen; der erstere von diesen läuft am kaudalen Rande des eben genannten Bogens ventralwärts und versorgt mit seinen Fasern das elektrische Organ, in welchem er sich verzweigt. Der dritte Ast, der Ramus praetrematicus hingegen, welcher kurz vor den beiden ersten aus dem Ramus ventralis abgeht und im vorigen Stadium erst die Form eines Stumpfes hatte, ist hier länger ausgewachsen und geht um das dorsale Ende der zweiten Kiemenpalte herum.

Wie wir vorhin gesehen haben, entspringt der Vagus dicht hinter dem Glossopharyngeus mit einer verhältnismäßig schwachen und dabei vollkommen faserigen Wurzel aus dem Medullarrohr. Auch er bildet kurz nach seinem Austritt ein starkes Ganglion, von welchem sich jedoch sehr bald oben ein kleines Stück abschnürt und einen Ast, nämlich den Ramus dorsalis, zur Innervierung des Schleimkanals der Seitenlinie an die Epidermis

sendet. Hierauf teilt sich das Ganglion wiederum, indem aus dem unteren Teile der Ramus ventralis in den ersten Vagusbogen abgegeben wird. Dieser Ast verhält sich ebenso wie der gleichnamige Zweig des Glossopharyngeus, denn auch er teilt sich an der früheren Verbindungsstelle mit dem Ektoderm der dritten Kiemenspalte (wo die Verbindung in diesem Stadium bereits gelöst ist) in einen Ramus praetrematicus, posttrematicus und pharyngeus. Der zweite, dritte und vierte Vagusast schließen sich in ihrem Verhalten dem ersten vollkommen an, nur nehmen dieselben auch in diesem Stadium an Stärke von vorn nach hinten zu ab. Der Stamnteil des Ganglions setzt sich hinter der sechsten Kiemenspalte nach Abgabe des vierten Vagusastes als selbständiger Nervenast kaudalwärts fort und bildet den Ramus intestinalis. — Die auffallendste Erscheinung am Vagus ist die, daß sein Hauptstamm, welcher doch im vorigen Stadium so kontinuierlich dem Ektoderm anlag, von letzterem weit medialwärts abgerückt und durch eine breite Schicht Mesenchym vom Ektoderm getrennt ist. Aus der früheren Verbindung hat sich nun einerseits die Seitenlinie gebildet und andererseits vier Rami dorsales, deren Entstehung ich mir auch durch allmähliche Loslösung erkläre. Somit haben wir also für jeden Vagusast je einen Ramus dorsalis. Der erste von ihnen bleibt nach VAN WIJHE und HOFFMANN in älteren Stadien als Ramus supratemporalis und der vierte als Ramus lateralis bestehen, während die beiden mittleren wieder zu Grunde gehen.

Im vorigen Stadium haben wir gesehen, daß die Spinalwurzeln die Fortsetzung der Vaguswurzeln bildeten. Hier ist dies auch der Fall, jedoch mit dem Unterschiede, daß die dorsalen Wurzeln, welche im zweiten Stadium noch eine kontinuierliche Ganglienleiste bildeten, sich nur ein geringes Stück nach dem Aufhören der Vaguswurzeln verfolgen lassen, dann aber abortieren. Dagegen sind die ventralen Wurzeln in bestimmten Zwischenräumen durchgehend zu verfolgen. Während die vierte ventrale Wurzel ein rudimentäres Ganglion aufweist, gehen die folgenden zu wohl ausgebildeten Ganglien, welche auch durch eine dorsale Wurzel mit dem Medullarrohr verbunden sind. Die Spinalganglien wiederholen sich dann regelmäßig und entsenden Zweige nach den Muskelplatten. — In histologischer Beziehung ist noch erwähnenswert, daß die Wurzeln der Spinalganglien eine faserige Beschaffenheit aufweisen, während die Ganglien noch ganz den Typus eines zelligen Ganglions zeigen.

Analog den ersten beiden Stadien ist auch hier beiläufig zu bemerken, daß die wohlentwickelten Myotome, welche im vorigen Stadium hinter der letzten Vaguswurzel dorsalwärts aufstiegen (vergl. p. 21), sich mit der relativen Verkürzung der Ursprungslinie des Vagus mehr gegen das Ohrbläschen hin vorgeschoben haben. Geht man in der Schnittserie von vorn nach hinten, so trifft man bald hinter dem Ohrbläschen zuerst den obersten und den untersten Teil des ersten großen metotischen Myotoms, und nach dem Ende der Vaguswurzel fließen dann diese beiden Teile zu einem vollkommenen Myotom zusammen. — Die mesodermalen Zellenschläuche, welche durch die Kiemenbögen hindurchgehen und im ersten und zweiten Stadium beschrieben wurden, beginnen jetzt die Muskulatur an den Kiemenbögen zu bilden, sowie die dorsoventral verlaufenden Zellensäulchen, aus welchen das elektrische Organ hervorgeht.

### Zusammenfassung und Vergleichung der Befunde.

Nachdem ich die einzelnen Stadien beschrieben habe, will ich in diesem zweiten Teile meiner Arbeit die dort gewonnenen Resultate zusammenstellen und die Befunde verwerten. Ich werde das Verhalten der Ganglien zu dem Ektoderm unter Berücksichtigung der zugehörigen Ektodermfelder und gleichzeitig ihre Beziehung zum Medullarrohr besprechen. Gleich KLINKHARDT betrachte ich aber die Ganglien von vornherein als vorhanden, gehe infolgedessen auf die Entstehung der Ganglienleiste nicht ein und sehe auch von allen sich hierauf beziehenden Literaturangaben ab.

In der Reihenfolge der Besprechung werde ich mich an MITROPANOW halten, welcher am Selachierkopfe folgende Gruppen von Ganglien unterscheidet:

- 1) Le groupe nerveux antérieur;
- 2) Le groupe du nerf trijumeau;
- 3) Le groupe du nerf facial;
- 4) Le groupe du nerf vague.

Seine erste Gruppe handelt von dem Ciliarganglion; da ich dasselbe jedoch in dem ersten Teile meiner Arbeit mit dem Ganglion trigemini zusammen besprochen habe, so will ich auch hier diese beiden Gruppen zusammenfassen. Als letzte Gruppe werde

ich die drei Augenmuskelnerven, den Nervus oculomotorius, N. trochlearis und N. abducens anschließen.

### Trigeminusgruppe.

Zur Trigeminusgruppe gehören das Ganglion ciliare (G. ophthalmicum autorum, mesocephalicum nach BEARD; Trigeminus I nach KOLTZOFF) und das eigentliche Ganglion trigemini (G. maxillo-mandibulare, Trigeminus II nach KOLTZOFF); die beiden Teile sind durch das obere Ende der Mandibularhöhle in meinem ersten und zweiten Stadium voneinander getrennt.

Betrachten wir zunächst das Ganglion ciliare genauer und gehen hierbei von meinem ersten Stadium aus, so zeigt sich, daß dasselbe zwischen der Prämandibularhöhle und dem hier noch vollkommen umschriebenen Ciliarfelde liegt. Mit letzterem bildet es eine starke ektodermale Plakode, welche sich jedoch mit zunehmendem Alter des Embryos allmählich wieder löst, so daß in meinem zweiten Stadium nur noch ein dünner Verbindungsast zwischen Ganglion und Ciliarfeld vorhanden ist.

Dieser Verbindungsast dürfte wohl identisch sein mit dem von VAN WIJHE gefundenen, von welchem er sagt: „In demselben Stadium (K) sendet das Ganglion ciliare einen kurzen Ast zur Epidermis, welcher senkrecht auf der Richtung des Ramus ophthalmicus profundus steht, in die Anlage des supraorbitalen Schleimkanals endet und mit den Zellen desselben so innig verschmolzen ist, daß die Teilnahme der Epidermis an der Bildung des Nervenzweiges höchst wahrscheinlich ist.“ Weiter sagt derselbe Autor: „Nichtsdestoweniger scheint mir sein Vorkommen von Interesse, da er wegen Ursprung und Endigung den Ramus dorsalis des Ophthalmicus profundus bildet.“ Diesem letzten Satze kann ich jedoch nicht beistimmen, da die Rami dorsales der anderen Gruppen aus den Lateralverbindungen hervorgehen und die vom Ganglion ciliare gebildete Verbindung meines Erachtens nicht als laterale, sondern als ventrale aufzufassen ist.

Dieser Nerv ist jedoch nicht von Bestand, denn in meinem dritten Stadium habe ich denselben bereits nicht mehr finden können. Dies Abortieren des Nerven ist aber auch ganz erklärlich, da in diesem Stadium das Ganglion ciliare, wie wir nachher sehen werden, mit dem Trigeminusganglion verschmilzt und somit seine Selbständigkeit aufgegeben hat. Ebenso verliert das Ciliarfeld seine Selbständigkeit, denn bereits in dem zweiten Stadium

verschmilzt es in seinem oberen Teile mit dem stark rostralwärts gewucherten Supraorbitalfelde und im dritten Stadium ist es in letzterem sogar vollkommen aufgegangen, so daß von ihm nichts mehr zu entdecken ist. Eine Verschmelzung des Ciliarfeldes mit dem Infraorbitalfelde, welche KLINKHARDT bei *Spinax* gefunden hat, konnte ich nicht feststellen. Das Ciliarfeld ist mithin ein embryonales vergängliches Gebilde, welches keine organogenetische Bedeutung besitzt, aber in phylogenetischer Hinsicht wahrscheinlich als ein altes Sinnesfeld aufzufassen ist.

Verfolgen wir nun das Ciliarganglion weiter, so finden wir, daß es im ersten Stadium durch einen starken Ast, den Ramus ophthalmicus profundus, mit dem Ganglion trigemini verbunden ist. Im zweiten Stadium hat es den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht und ist, wie wir oben gesehen haben, nur noch durch einen dünnen Ast, der nach VAN WIJHE die Portio ophthalmici profundi vom Ramus ophthalmicus superficialis darstellt, mit dem Ciliarfelde verbunden. Der Ramus ophthalmicus profundus setzt sich in diesem Stadium (nach HOFFMANN und J. PLATT als Ramus thalamicus) über das Ganglion hinaus fort und endet, über dem oberen Rande des Auges hinweglaufend, frei im Ektoderm. Erst im letzten Stadium innerviert er gemeinsam mit dem Ramus ophthalmicus superficialis den supraorbitalen Schleimkanal. Das Ganglion liegt infolgedessen bereits hier in der Bahn des Ramus ophthalmicus profundus. Im dritten Stadium hat es sich dem Ganglion trigemini so weit genähert, daß es mit seiner Basis dem letzteren vollkommen anliegt. Es hat somit seine Selbständigkeit aufgegeben und ist mit dem Trigemini verschmolzen. Hierdurch glaube ich bewiesen zu haben, daß das Ciliarganglion vollkommen im Bereiche des Ramus ophthalmicus profundus liegt.

Wenn MARSHALL, der Entdecker dieses Ganglions, und MITROPHANOW dasselbe zum Oculomotorius gehörig betrachten, bzw. aus einem abgeschnürten Teil des Ciliarganglions den Oculomotorius entstehen lassen, so kann ich diese Ansicht nach der Entwicklung des Ganglions nicht für berechtigt halten. Denn einerseits tritt das Ciliarganglion bereits in meinem ersten Stadium auf, während der Oculomotorius sich erst im zweiten zeigt, und andererseits habe ich vorhin nachgewiesen, daß es zum Ophthalmicus profundus gehört. Wenn auch der Oculomotorius mit dem Ciliarganglion durch einen kurzen Zweig, welchen ich aber nicht habe finden können, verbunden sein soll, so ist dies noch lange

kein Grund, das Ganglion ciliare zum Oculomotorius zuzurechnen, da dieser Verbindungsast eine sekundäre Bildung darstellt. Ich verweise auf Fig. 32—34 von VAN WIJHE, aus denen ganz deutlich hervorgeht, daß der Oculomotorius sich nicht an der Bildung des Ciliarganglions beteiligt.

Auf den rostralwärts gerichteten Verbindungsast des Ganglion trigemini mit dem Medullarrohr (die Portio trigemini vom Ramus ophthalmicus superficialis; Portio minor nach SCHWALBE) komme ich bei der Besprechung des Trochlearis zurück.

Vergleichen wir nun die Ansichten der Autoren miteinander über den Ursprung des Trigemini aus dem Medullarrohr, so werden wir gewahr, daß dieselben verschiedenartig sind. Während KOLTZOFF u. a. nur eine Wurzel am Trigemini gefunden haben, sprechen v. KUPFFER und MITROPHANOW von mehreren; ersterer von 2—5, letzterer von 2, indem er sagt: „Le germe général se divise dans sa partie proximale en deux racines, dont la postérieure acquiert un développement plus compliqué et plus important. La racine antérieure subit un changement regressif.“ Gehen wir in dieser Betrachtung auch wieder vom ersten Stadium aus, so haben wir gesehen, daß sich der Trigemini als dünner Strang an das Medullarrohr anlegt und durch die Wurzeleiste (Portio minor nach SCHWALBE) mit dem Medullarrohr verbunden ist. Aber bereits vom zweiten Stadium ab entspringt der Trigemini mit einer einheitlichen Wurzel ohne jede Teilung an seiner Austrittsstelle aus dem Medullarrohr. Will man daher von einer Teilung des Trigemini ganglions sprechen, so kann dies nur in meinem ersten Stadium geschehen, indem man hier als einen Arm die Portio minor und als anderen den gemeinsamen Teil für den Ophthalmicus profundus und den Mandibulo-maxillaris auffaßt. Eine eigentliche Teilung der Wurzel, von der MITROPHANOW spricht, kann ich jedoch nicht für richtig halten. Ich muß vielmehr KOLTZOFF bestätigen, daß der Trigemini, wie er sagt, nur eine Wurzel hat. Ganz unverständlich ist mir die Ansicht von v. KUPFFER, welcher von 5 Wurzeln spricht, indem er den Trochlearis und Abducens auch zum Ganglion trigemini rechnet.

Gehen wir nun zu den Plakoden des Trigemini über, so finden wir im ersten Stadium eine stark ausgeprägte Verbindung mit dem Ektoderm an der unteren Seite der bereits angedeuteten Einknickung, aus welcher sich später die Mundbucht entwickelt. Dieser Kontakt ist meiner Ansicht nach mit den ventralen oder epibranchialen Verbindungen der später zu besprechenden Gruppen

gleichzustellen, wenn man die erwähnte Einknickung als ein ähnliches Gebilde wie die Kiemenspalten auffaßt. Diese Annahme wird dadurch bestätigt, daß nach Lösung des Kontaktes aus ihr der Ramus mandibularis hervorgeht und dieser an seinem unteren Ende mit dem Epithel der Wand der Mandibularhöhle gleich den Rami posttrematici zusammenhängt. Es ist daher der Mandibularis ohne Zweifel einem Ramus posttrematicus homolog, mithin als ventraler Nerv aufzufassen. Außer diesem ventralen Kontakt ist in meinem ersten Stadium eine schwache Lateralverbindung vorhanden, über deren Schicksal ich jedoch leider nichts Genaueres feststellen konnte. Der Ramus maxillaris, welcher bald nach Bildung des Ganglion Gasseri vom Mandibularis sich abzweigt (unter „Ganglion Gasseri“ verstehe ich den verdickten Teil des Ganglion trigemini, aus welchem der Ramus mandibulo-maxillaris hervorgeht), endet in der Epidermis des Kieferbogens und ist lediglich als Gabelzweig des Mandibularis aufzufassen. — Beim Ganglion trigemini ist als ventraler Nerv der Ramus mandibulo-maxillaris und als dorsaler Nerv der Ramus ophthalmicus profundus zu betrachten (VAN WIJHE).

Von einer eingehenden Besprechung der ganzen Literatur, welche sich auf die Entstehung des Ciliarganglions und des Trigeminalganglions bezieht, muß hier abgesehen werden. Nur eine einzige Untersuchung möchte ich besonders erwähnen, weil sie scheinbar ganz abweichende Resultate enthält, nämlich die Studien von BRAUER (1904) an Gymnophionen.

Wie andere Autoren unterscheidet BRAUER in der Trigemini-Gruppe zwei Teile, erstens das Ganglion ophthalmicum, welches dem Ganglion ciliare homolog ist, und zweitens das Ganglion maxillo-mandibulare, welches dem Trigeminalganglion im engeren Sinne entspricht. Das Ganglion ophthalmicum entsteht aus einer Ektodermeinstülpung, welche mit der Nasengrube und der Gehörgrube große Ähnlichkeit hat. Aus der Einstülpung wird eine solide Zellenmasse, die sich vom Ektoderm abschnürt und sekundär eine Verbindung mit dem Medullarrohr gewinnt; der Zusammenhang mit dem Medullarrohr ist dicht neben der Wurzel des Trigeminalganglions gelegen. Die solide Zellenmasse ist das Ganglion ophthalmicum (G. ciliare), und aus ihr wächst der Nervus ophthalmicus profundus hervor. Die Ganglienleiste ist an der ganzen Anlage gar nicht beteiligt. — Das Ganglion maxillo-mandibulare geht aber ausschließlich aus der Ganglienleiste hervor. Die Bildung einer Plakode wird ausdrücklich in Abrede gestellt. Ein Fortsatz der Ganglienleiste, welcher von dieser Ganglienanlage aus nach vorn zieht (ähnlich wie der rostrale Fortsatz des Trigeminalganglions bei Torpedo, vergl. p. 7), wird in Zellen aufgelöst, die sich von dem Mesenchym nicht mehr unterscheiden lassen. Eine ähnliche Um-

wandlung scheint ein ventraler Fortsatz des in Rede stehenden Teiles der Ganglienleiste zu erfahren, welcher in den Kieferbogen hineingeht.

Die wichtigste Abweichung, welche diese Befunde im Vergleich zu meinen Beobachtungen aufweisen, ist die, daß das Ganglion ophthalmicum aus einer Ektodermeinstülpung entsteht. Der Gegensatz scheint mir aber nicht ohne Vermittelung zu sein. Auch KLINKHARDT und ich betrachten das Ciliarfeld als ein Sinnesfeld, welches der Nasenanlage und der Ohranlage ähnlich ist, und wir wiesen nach, daß das Ciliarganglion ursprünglich mit diesem Ciliarfeld zusammenhängt und von ihm Zellen erhält. Zwischen einer Einstülpung und einer Einwucherung von Zellen besteht aber bekanntlich kein wesentlicher Unterschied<sup>1)</sup>. Da das Ciliarganglion bei den Selachiern aus einer doppelten Quelle entsteht, einerseits von der Ganglienleiste aus, andererseits von dem Ciliarfeld aus, so erscheint es nicht unbegreiflich, daß dasselbe bei manchen Vertebraten allein nur aus der einen Quelle seinen Ursprung nimmt.

#### Acustico-facialis-Gruppe.

Im ersten Stadium hat das Ganglion acustico-faciale sich schon selbständig aus der Ganglienleiste heraus entwickelt und so die Verbindung mit dem Ganglion trigemini, sowie mit dem Ganglion glossopharyngei verloren. Als Ueberrest der Ganglienleiste sind nach letzterem hin drei kleine Zellhaufen dorsalwärts der Wurzel übrig geblieben, deren genauere Lage aus Fig. 1 zu ersehen ist. Die Gestalt des Ganglions ist abgerundet, denn Zweige sind aus ihm noch nicht herausgewachsen. Von Plakoden sind bereits drei vorhanden, nämlich eine typische epibranchiale Verbindung am dorso-kaudalen Rande des Spritzloches, weiter dorso-ventralwärts eine Lateralverbindung, und als dritte kann der Kontakt des Acusticus mit dem Ohrbläschen gelten. Während die Epibranchialverbindung im zweiten Stadium bestehen bleibt und erst im dritten gelöst erscheint, ist die Lateralverbindung bereits im zweiten Stadium verschwunden. An ihrer Stelle finden wir jedoch im Ektoderm eingelagert ein feines Nervenstämmchen, den Anfang des Nervus ophthalmicus superficialis (Portio facialis oder Portio major nach SCHWALBE). Wenn man nämlich Stadien, welche zwischen meinem ersten und zweiten rekonstruierten liegen, auf das Schicksal der Lateralverbindung untersucht, so findet man, daß sich aus derselben allmählich ein im Ektoderm liegender Nerv

1) H. E. ZIEGLER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte, Jena 1902, p. 32.

entwickelt, indem die Verbindung zwischen Ganglion und Ektoderm sich bis auf einen dünnen Verbindungsast löst. Mithin liegt auch hier dasselbe Verhältnis vor wie bei den Rami dorsales der Vagusgruppe, und somit ist der Ramus ophthalmicus superficialis als ein Ramus dorsalis des Ganglion acustico-faciale aufzufassen. Dieser Nervenast rückt mit zunehmendem Alter des Embryos im Ektoderm des Supraorbitalfeldes weiter rostralwärts, so daß wir ihm in dem zweiten Stadium bereits in Höhe des oberen Augenrandes begegnen. Erst in meinem dritten oder in wenig jüngeren Stadien sieht man ihn frei im Mesenchym liegen, indem er nur noch durch dünne Ausläufer mit dem Ektoderm (in welchem sich der supraorbitale Schleimkanal gebildet hat) verbunden ist. Hieraus folgt ferner, daß es der Ophthalmicus superficialis ist, welcher das Supraorbitalfeld bzw. den supraorbitalen Schleimkanal innerviert, wobei er, wie wir vorhin gesehen haben, mit dem Ophthalmicus profundus in Verbindung tritt.

Eine Erwähnung dieser Lateralverbindung vermissen ich bei VAN WIJHE, kann daher auch nicht entscheiden, ob sich unsere Ansichten decken. Gleichzustellen mit dem Ophthalmicus superficialis ist der Ramus buccalis. Von beiden sagt VAN WIJHE, daß sie „gemeinsam als ein kurzes Rudiment entstehen“. Diese gemeinsame Entstehung konnte ich an meinen Serien nicht sehen; vielmehr zeigten meine Schnittserien, daß der Buccalis sich von dem Ophthalmicus superficialis kurz vor dessen Eintritt in das Ganglion acustico-faciale abzweigt. Der Buccalis geht in den Mandibularbogen, zieht hier in gleicher Weise wie der Ophthalmicus superficialis am Ektoderm entlang und innerviert den infraorbitalen Schleimkanal durch Abgabe von Seitenzweigen. Mithin ist der Buccalis als ein Ramus ventralis aufzufassen. — Was die Bildung der beiden Schleimkanäle anbelangt, so kann ich die Ansicht KLINKHARDTS, daß sie sich durch Ueberwölbung von beiden Rändern her und nicht durch Dehiszenz bilden, nur bestätigen.

Untersuchen wir nun das Verhalten der Epibranchialverbindung genauer, so zeigt sich, daß sie durch den vom Ganglion in den Hyoidbogen abgehenden Ramus hyoideus (Ramus ventralis nach VAN WIJHE) mit dem außerordentlich verdickten Ektoderm am dorso-kaudalen Rande der ersten Kiemenspalte gebildet wird. Das Ektoderm weist hier nämlich eine auffallend starke Anhäufung von Zellkernen auf, von denen viele in Mitose begriffen sind. Die Verbindung ist eine so innige, daß unzweifelhaft eine Abgabe von Kernen an die Ganglienmasse stattfindet. Ueber das weitere

Schicksal dieser Verbindung haben die Autoren keine genaueren Angaben gemacht. BALFOUR hat dieselbe überhaupt nicht erwähnt. FRORIEP und BEARD bezeichnen die Verbindung als Kiemenspaltenorgan und legen auf dieselbe als ursprüngliches Sinnesorgan großes Gewicht, sagen jedoch nicht, was aus derselben wird. Auf DOHRNS Angaben kann man sich auch nicht stützen, da dieselben vielfach in späteren Arbeiten widerrufen werden; so z. B. bezweifelt er in einer späteren Arbeit selbst, daß die Angaben, welche er in der XVII. Studie über die Teilnahme des Ektoderms an der Bildung der Ganglien macht, richtig sind. Erst KLINKHARDT hat es versucht, die Ablösung genauer zu beschreiben. Ich kann seinen Befund nur bestätigen, denn auch ich fand an meinen Schnittserien, daß die Trennung sich allmählich vollzieht, die Dicke des Ektoderms nach und nach an Ausdehnung verliert, bis es schließlich nur noch zwei bis drei Reihen Kerne aufweist. Die Trennung beginnt medialwärts und schreitet von hier nach der lateralen Seite zu fort, bis sie ganz vollzogen ist. Die Ganglienmasse liegt dann nur noch dem Ektoderm an und zieht sich erst allmählich zurück. Aus der Verbindung geht zunächst, soviel ich aus meinen Präparaten ersehen konnte, der Ramus posttrematicus hervor, der an der unteren Seite des Spritzloches verläuft und sich weiter ventralwärts am ventralen Rande des Hyoidbogens in zwei Arme teilt. Der hintere, der Ramus hyoideus (im engeren Sinne), verschmilzt mit dem Epithel des Hyoidbogens, während der vordere, der Ramus mandibularis externus, auf die Epidermis des Mandibularbogens übergreift. Es ist also der Ramus ventralis s. hyoideus als ventraler Nerv aufzufassen. Außer dem Ramus posttrematicus gehen bei Auflösung der epibranchialen Verbindung, wie ich bereits bei der Beschreibung meines dritten Stadiums gezeigt habe, noch der Ramus praetrematicus, der um das dorsale Ende des Spritzloches herumgeht, und der Ramus pharyngeus ab, ebenfalls in den Hyoidbogen gehend. — Auf FRORIEPS Kiemenspaltenorgane werde ich beim Vagus zurückkommen.

Die dritte Verbindung stellt der Kontakt des Acusticus mit dem Ohrbläschen dar. Dieser ist, wie bereits GEGENBAUR, BALFOUR u. a. gefunden haben, als Lateralverbindung aufzufassen. Wie ich bereits bei der Beschreibung der Stadien gezeigt habe, findet auch hier eine vollkommene Verschmelzung zwischen Ganglienmasse und Ektoderm statt. Es ist daher als sicher anzunehmen,

daß Kerne von seiten des Ektoderms an das Ganglion abgegeben werden.

Aus diesem Befund ergibt sich am Ganglion acustio-faciale eine deutliche Zweiteilung. Während nämlich zu dem rostralen Teile als dorsaler Nerv der Ramus ophthalmicus superficialis (Portio facialis) und als ventraler Nerv der Ramus buccalis gehört, ist zu dem kaudalen Abschnitt der Acusticus als dorsaler und der Ramus hyoideus als ventraler Nerv zu zählen.

#### Vagusgruppe.

Zu dieser Gruppe zähle ich den Glossopharyngeus und den Vagus, da beide durch ihre Wurzeln miteinander zusammenhängen und in ihrem sonstigen Verhalten große Aehnlichkeit aufweisen; ich werde sie nacheinander besprechen.

Der Glossopharyngeus ist von den jüngsten Stadien an bereits durch eine dünne Brücke mit dem Vagus verbunden und zeigt uns in morphologischer Beziehung sehr einfache Verhältnisse. Er entspringt am kaudalen Rande des Ohrbläschens aus dem Medullarrohr (mit dem er sich jedoch erst vom zweiten Stadium ab verbindet) und erstreckt sich als verhältnismäßig schwaches Ganglion ventralwärts in den gleichnamigen (dritten) Visceralbogen. Bereits im ersten Stadium bildet er in Höhe der Chorda eine Lateralverbindung und sein Ramus ventralis eine in diesem Stadium noch sehr schwache epibranchiale Verbindung am dorso-kaudalen Rande der zweiten Kiemenspalte. Letztere steht erst im zweiten Stadium auf der Höhe ihrer Entwicklung. Hieraus ist ersichtlich, daß sich zuerst die Lateralverbindung und dann die ventrale bildet, wie KLINKHARDT bereits hervorgehoben hat. Während auch hier bei der epibranchialen Verbindung die Einwanderung von Zellkernen in die Ganglienanlage sehr stark ist, zeigt die Lateralverbindung nur eine geringe Abgabe von Kernen.

VAN WIJHE sagt in Bezug auf den lateralen Kontakt folgendes: „Während des Stadiums K differenziert sich das Rudiment des Nerven in den Ramus dorsalis und den Ramus ventralis. Der erstere verschmilzt mit der auch in diesem Stadium auftretenden Epidermisverdickung, welche die Anlage des vom Glossopharyngeus versorgten Teiles des Schleimkanalsystemes ist. Aehnliche Bilder, wie die für die Portio facialis des Ramus ophthalmicus superficialis erwähnten, führen zu der Annahme, daß die Zellen der Schleimorgananlage an der Bildung der sie versorgenden Nerven

teilnehmen.“ — Bei genauerer Betrachtung und Verfolgung dieser Lateralverbindung sieht man aber, daß anfänglich von einem Nerven in dem Kontakt zwischen Ganglion und Ektoderm absolut noch nichts vorhanden ist, daß er sich vielmehr erst aus dieser Verbindung bildet. Der eben genannte Kontakt wird mit zunehmendem Alter des Embryos immer schwächer, bis im dritten Stadium nur noch ein feines Verbindungsästchen übrig geblieben ist; dieser Zweig stellt den Ramus dorsalis dar. Aus dem Bildungsmodus dieses Nerven geht nun doch ganz deutlich hervor, daß sich der Nerv unter starker Beteiligung des Ektoderms bildet, was schon VAN WIJHE für wahrscheinlich hielt. Der Ramus dorsalis dient zur Innervierung des Schleimkanalsystems.

Die Epibranchialverbindung verhält sich genau so, wie die beim Ganglion acustico-faciale beschriebene, indem sie sich allmählich wieder löst und das Ektoderm seine gewöhnliche Stärke, d. h. zwei bis drei Zellreihen, wieder annimmt. Aus ihr gehen hervor der Ramus praetrematicus, der um das dorsale Ende der zweiten Kiemenspalte herumgeht, der Ramus pharyngeus und Ramus posttrematicus. Letzterer geht an der kaudalen Seite der zweiten Kiemenspalte (am Glossopharyngeusbogen entlang) und versorgt das elektrische Organ, in welchem er sich verzweigt. — Wir haben also auch beim Ganglion glossopharyngei einen Ramus ventralis und einen Ramus dorsalis.

Der Vagus hängt, wie wir bereits beim Glossopharyngeus gesehen haben, im ersten Stadium mit letzterem durch eine dünne Verbindungsbrücke zusammen. Seine Wurzel legt sich im ersten Stadium (gleich den vorigen Gruppen) nur an das Medullarrohr an und erst vom zweiten Stadium ab ist sie mit demselben durch Nervenfasern verbunden. Sie stellt eine kontinuierliche Wurzel dar, welche eine beträchtliche Länge hat, und reicht bis zur Abgabe des gemeinschaftlichen Stammes für den dritten und vierten Vagusast. Bei der jedesmaligen Abzweigung eines Vagusastes wird die Wurzel auffallend stark, und dies war für mich die Veranlassung, diese Stellen in meiner zweiten Rekonstruktionsfigur als besondere Wurzeln hervorzuheben, so daß ich 3 Wurzeln unterscheide. Ueber die Zahl der Wurzeln habe ich bei den Autoren keine genaueren Angaben finden können, denn BALFOUR, VAN WIJHE u. a. sagen, daß der Vagus mit mehreren Wurzeln entspringt, geben jedoch keine genauere Zahl an. — Im dritten Stadium haben sich die Vaguswurzeln nach dem Ohrbläschen hin

zusammengeschoben, so daß sie mit dem Glossopharyngeus eine gemeinsame starke und kurze Wurzel bilden.

Das Verhalten des Vagus ist am leichtesten verständlich, wenn man seine einzelnen Aeste mit dem Glossopharyngeus vergleicht und dieselben in Bezug auf ihre Entwicklung in den einzelnen Stadien betrachtet.

Im ersten Stadium zeigt der erste Vagusast eine gut ausgebildete Lateralverbindung und eine in der Bildung begriffene Epibranchialverbindung, indem die Ganglienmasse sich an das verdickte Ektoderm am dorso-kaudalen Rande der dritten Kiemenpalte anlegt. Es zeigt sich also auch hier, daß zuerst die Lateralverbindung und später erst die ventrale gebildet wird. Der zweite und dritte Ast zeigen noch keine Verbindungen mit dem Ektoderm.

Im zweiten Stadium hat sich das Bild bereits sehr geändert, und besonders sind es hier die Lateralverbindungen, welche ein auffallendes Verhalten zeigen. Während die Epibranchialverbindungen der drei ersten, an Stärke von vorn nach hinten abnehmenden Vagusäste an dem dorso-kaudalen Rande der dritten, vierten und fünften Kiemenpalte stark ausgeprägt sind und an ihnen eine auffallend starke Abgabe von Zellkernen an die Ganglienmasse von seiten des verdickten Kiemenektoderms stattfindet, bilden die Lateralkontakte eine kontinuierliche Vereinigung mit dem Ektoderm. Diese Verbindung reicht vom ersten Vagusast bis zur Abgangsstelle des gemeinschaftlichen Armes für den dritten und vierten Vaguszweig und ist identisch mit den von FRORIEP gefundenen Seitenorganen (Textfig. 6). Wie ich bereits bei der Beschreibung meines zweiten Stadiums gesagt habe, ist es kein theoretisch wichtiger Unterschied, daß FRORIEP einzelne Kontakte gefunden hat, während ich eine kontinuierliche Verbindung feststellen konnte. Nach sorgfältiger Untersuchung und Vergleichung anderer Stadien bin ich zu der Ueberzeugung gekommen, daß diese Lateralverbindung von dem Stammteil des Vagus gebildet wird, indem dieser sich kontinuierlich an das Ektoderm anlegt und mit demselben verbindet; somit legt er in Gemeinschaft mit dem verdickten Ektoderm den Grundstein für die spätere Seitenlinie und, wie wir weiter unten sehen werden, auch für die Nervi dorsales. Er bildet gewissermaßen embryonale Hautsinnesorgane, über deren Bedeutung in der Literatur jedoch nichts Genaueres bekannt ist. Man kennt eben nur die Tatsache, daß sich aus ihnen die Seitenlinie, sowie die Rami dorsales bilden. — Im Gegensatz zu den früher besprochenen Lateralverbindungen

findet hier ein stärkerer Austausch von Zellkernen statt. Bei der späteren (Stadium III) allmählichen Loslösung der Ganglienmasse vom Ektoderm, die in gleicher Weise stattfindet, wie ich sie beim *Glossopharyngeus* beschrieben habe, gehen aus dem Kontakt außer der Seitenlinie 4 Rami dorsales hervor, von denen der erste, zum ersten Vagusast gehörige den Ramus supratemporalis darstellt und dauernd bestehen bleibt. Während der zweite und dritte in älteren Stadien abortieren, nimmt der vierte an Stärke bedeutend zu und innerviert als Ramus lateralis späterhin die Seitenlinie (VAN WIJHE und HOFFMANN).

Nachdem nun der Vagus sich als gemeinschaftlicher Stamm für den dritten und vierten Vagusast mehr ventralwärts gewandt hat, gibt er die Verbindung mit dem Ektoderm auf und geht nach Abgabe des dritten und Andeutung des vierten Vagusastes weiter kaudalwärts als Ramus intestinalis, der von sämtlichen Vaguszweigen am stärksten ist. Nach Loslösung des Vagusstammes vom Ektoderm läßt sich die Ektodermverdickung als selbständiges Gebilde noch ein kurzes Stück verfolgen, geht dann aber nach und nach in das gewöhnliche Ektoderm über.

Im dritten Stadium sind nun sämtliche epibranchiale Verbindungen gelöst und aus ihnen sind die gleichen Nerven wie beim *Glossopharyngeus* hervorgegangen, nämlich ein Ramus posttrematicus, praetrematicus und pharyngeus. Aus dieser vollkommenen Auflösung der ventralen Plakoden geht auch deutlich hervor, wie FRORIEP bereits betont hat, daß diese Kiemenspaltenorgane nur einen embryonalen Charakter zeigen und sich nicht zu bleibenden Sinnesorganen entwickeln.

Die Befunde von C. K. HOFFMANN bei *Acanthias* stimmen mit meinen Befunden an *Torpedo* in mancher Hinsicht nicht überein. Während er angibt, daß diese embryonalen Hautsinnesorgane erst bei Embryonen von 22—28 mm Körperlänge den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen, habe ich bei *Torpedo* gefunden, daß dieselben bereits bei Embryonen von 20 mm Körperlänge vollkommen abortiert waren. Den Höhepunkt ihrer Entwicklung zeigten *Torpedo*-Embryonen von 12—14 mm Körperlänge. Ferner sagt HOFFMANN, daß der Ramus intestinalis aus der epibranchialen Verbindung der sechsten Kiemenspalte sich bildet. Auch dieser Ansicht kann ich nicht beistimmen, denn an meinen Serien zeigte es sich ganz deutlich, daß der Hauptstamm auch den Ast für den vierten Vagusbogen abgab und als selbständiger Nerv, der den

Ramus intestinalis darstellt, bis weit hinter die Kiemenpalten zu verfolgen war.

FRORIEP leitet aus der Verdickung des Ektoderms an der vierten Kiemenpalte die erste Anlage der Thymusdrüse ab. Ich habe mich jedoch mit der Prüfung dieser Frage nicht eingehend beschäftigt. Nach meiner Beobachtung zeigte die Verdickung des Ektoderms nach Auflösung der Epibranchialverbindung keine besonderen Anzeichen irgend einer Organbildung; sie wurde vielmehr gleich denen der anderen Kiemenpalten auf eine Stärke von zwei bis drei Reihen Zellkernen reduziert.

### Die Gruppe der drei Augenmuskelnerven.

In diese Gruppe gehören der Nervus oculomotorius, der Trochlearis und der Abducens, auf die ich der Reihe nach zu sprechen kommen werde.

Den Oculomotorius habe ich in seiner ersten Anlage nicht finden können; erst in einem späteren Stadium, in welchem er bereits eine faserige Beschaffenheit angenommen hatte, habe ich ihn beobachtet und seinen Verlauf genauer verfolgt. In meinem zweiten rekonstruierten Stadium tritt er uns als schmaler faseriger Nerv mit peripher gelegenen und einzelnen eingestreuten Kernen entgegen und entspringt mit mehreren Wurzelbündeln an der Gehirnbasis. Bei *Pristiurus* hat ihn VAN WIJHE bereits am Ende des Stadiums J (nach BALFOUR) nachweisen können. „Er ist nämlich“ — wie VAN WIJHE sagt — „in dem Stadium mit drei offenen Kiemenpalten vorhanden, in dem mit zwei noch nicht.“ HOFFMANN dagegen sah ihn bei *Acanthias* erst bei einem Embryo von 12 mm Länge (Stadium mit 4 offenen Kiemenpalten). Die Angabe von MARSHALL, daß der Oculomotorius an seinem proximalen Ende ein Ganglion bildet, kann ich nicht bestätigen; vielmehr muß ich VAN WIJHE recht geben, wenn er sagt: „Wo derselbe mit mehreren Bündeln vom Mittelhirn entspringt, ist er breit und abgeplattet. Diese Verbreiterung hat MARSHALL wahrscheinlich zu der Meinung veranlaßt, hier eine gangliöse Anschwellung vor sich zu haben.“ Auch kann ich nicht Miss J. PLATT beistimmen, die der Ansicht ist, daß der Oculomotorius sich aus dem Ciliarganglion bildet und von diesem nach dem Mittelhirn wächst, um sich am Boden desselben mit ihm zu vereinigen. Denn bei der Besprechung des Ciliarganglions habe ich bereits gezeigt, daß letzteres vollkommen in der Bahn des

Ophthalmicus profundus liegt und mit dem Oculomotorius absolut nichts zu tun hat. Andererseits hätte ich, wenn Miss PLATT recht hätte, den Nerven zuerst in seinem distalen Ende sehen müssen. Ich habe ihn im Stadium K nur in seinem proximalen Teile von seinem Ursprunge an ein Stück weit verfolgt, aber von seinem distalen Ende nichts entdecken können. Erst in älteren Stadien konnte ich ihm bis zu den Augenmuskeln folgen. Eine Verbindung mit dem Ciliarganglion habe ich nicht gesehen. In seinem distalen Teile bildet der Oculomotorius, wie SCHWALBE bei erwachsenen Selachiern nachgewiesen und VAN WIJHE und DOHRN bestätigt haben, das Ganglion oculomotorii. In meinem dritten Stadium zeigt sich nämlich kurz vor der Innervierung des Musculus obliquus inferior eine geringgradige Anhäufung von Zellkernen, der Beginn des eben genannten Ganglions. Aus diesem geht ein dünner Nervenast in den Musculus obliquus inferior. Einen aus dem Ganglion entspringenden und nach rückwärts verlaufenden Zweig, den VAN WIJHE bei bedeutend älteren Embryonen gesehen hat, habe ich nicht gefunden. — Der Oculomotorius innerviert außer dem Musculus obliquus inferior noch den Musc. rectus superior, rectus inferior und rectus internus, während der Musc. obliquus superior vom Trochlearis und der Musc. rectus externus vom Abducens versorgt werden. — Nach VAN WIJHE bildet der Oculomotorius die ventrale Wurzel für das erste Segment.

Der Trochlearis hat von den Autoren eine so verschiedene Deutung erfahren, daß ich es für zweckmäßig halte, vor der Wiedergabe meiner Befunde eine kurze Uebersicht über die sich auf ihn beziehende Literatur zu geben.

Den Hauptstreitpunkt bilden die beiden Fragen: ist der Trochlearis als dorsaler oder als ventraler Nerv aufzufassen? und zweitens: besteht zwischen dem Trochlearis und dem Ganglion trigemini eine Verbindung oder nicht?

In Betreff der ersten Frage hält VAN WIJHE den Trochlearis für die ventrale Wurzel des zweiten Segmentes; er kann hierfür nur den indirekten Beweis erbringen, nämlich diesen — wie er sagt — daß der Trochlearis den Musc. obliquus superior innerviert, welcher ein Produkt des zweiten Somites ist. Da nun die Hauptmasse des Trigemini die dorsale des zweiten Segmentes ist, muß der auch zu demselben gehörige Trochlearis die ventrale Wurzel sein.

Zu demselben Resultat kommt KOLTZOFF mit folgender Begründung: „Zu Gunsten dessen, daß der Trochlearis ein ventraler Nerv ist, sprechen zwei Umstände: erstens das Fehlen sensorischer Nerven in demselben; zweitens der Zusammenhang mit dem

Musc. obliquus superior, in welchem wir eine ganze Reihe von Gründen haben, ein Derivat eines Somites zu sehen.“

Die anderen Autoren sehen den Trochlearis als einen dorsalen Nerven an, und ich werde nun zum besseren Verständnis die Ansichten der einzelnen Forscher in kurzem Auszuge wiedergeben.

Nach FRORIEPS Darlegungen tritt der Trochlearis bei Embryonen von 16 mm Körperlänge (Stadium M nach BALFOUR) am hinteren Ende des Mittelhirnes nahe der dorsalen Mittellinie als geschlossenes Stämmchen schräg dorso-lateralwärts aus dem Medullarrohr hervor. In Höhe der ventralen Kontur des Gehirnröhres gibt er seine Beschaffenheit als einheitliches Stämmchen feinsten Fasern auf und löst sich in einen Plexus auf. Mit letzterem steht ein birnförmiges Ganglion in Verbindung (Textfig. 7), in der Art, daß sich der Stiel desselben T-förmig in 2 Arme faseriger Beschaffenheit teilt. Der eine von diesen Armen setzt sich dorsalwärts in den Hauptstamm des Trochlearis fort, der andere schlägt ventralwärts die Richtung nach der Augengegend ein. Der erstere von diesen beiden Zweigen erreicht in dem in Rede stehenden Stadium die Gewebmassen des Obliquus superior noch nicht. Das Ganglion verfällt jedoch bald dem Untergange, denn bei Embryonen von 20 mm Körperlänge ist keine Spur mehr davon zu finden; der Trochlearis läuft hier als ganz sauberer faseriger Nervenstamm seinen definitiven Weg. — Bei jüngeren Embryonen von 12 mm Körperlänge ist von einem faserigen Trochlearis noch nichts zu finden; dafür sind hier Haufen von Zellen an zwei Stellen vorhanden, die in der späteren Bahn des Trochlearis liegen (Textfigur 5). Der größere Haufen liegt an der Stelle des beschriebenen birnförmigen Ganglions; ein weiterer kleinerer weiter dorsalwärts. Bei Embryonen von 9 mm Körperlänge sind diese Zellhaufen noch nicht auf die angegebenen Stellen zusammengedrängt, sondern auf eine lange Strecke verteilt. Jedoch findet auch hier bereits eine Gruppierung der Zellhäufchen in zwei Komplexe statt, indem sich in der Mitte dieser Strecke eine Lücke findet. Besonders bemerkenswert ist nach Ansicht des Verfassers, daß der untere Komplex in das Trigeminalganglion einmündet, sich wie ein Arm dieses Ganglions ausnehmend. Bei noch jüngeren Embryonen von 6 mm Körperlänge verschmilzt dieser Fortsatz in einiger Entfernung der Mittellinie mit der Oberfläche des Medullarrohres. Diesen Arm hält FRORIEP für die an das Mittelhirn reichende Wurzelfeiste, welche dem Untergange verfällt. Doch nur als Ganglienleiste geht sie unter, denn im Untergange läßt sie ein neues Gebilde entstehen, den Nervus trochlearis. Der Trochlearis entsteht demnach durch Umwandlung oder Ausläuferbildung der Ganglienzellen an Ort und Stelle, indem die Wurzelfeiste sich in einzelne Zellgruppen auflöst und an und zwischen diesen feine Protoplasmafäden auftreten, welche dann plexusartig unter Schwund der Zellen zusammentreten und so die Bildung des Trochlearisstämmchens herbeiführen.

Zu ähnlichen Resultaten ist auch DOHRN gekommen. Dieser Forscher hat das vorhin erwähnte Ganglion auch mehrfach gesehen,

hält es jedoch für das abgeschnürte vorderste Stück der Ganglienleiste, welches sich dem Trochlearis nur vorübergehend anlagert, jedoch bald dem Untergange verfällt. Den Fortsatz, der das Trigeminalganglion mit dem Mittelhirn verbindet, hält DOHRN ebenfalls für eine Wurzelfeiste des Ganglion trigemini. Die weiteren genaueren Angaben DOHRNS über die Entwicklung des Trochlearis beziehen sich jedoch auf bedeutend ältere Stadien, als ich sie in meinen Untersuchungskreis gezogen habe, so daß ich auf dieselben nicht genauer einzugehen brauche.

Auch MITROPHANOW ist der Ansicht, daß der Trochlearis zum Trigemini gehört. Am Schluß des Abschnittes „Groupe du nerf trijumeau“ sagt er: „La racine antérieure subit un changement regressif; sa partie distale produit, en connexion avec la partie centrale du germe, le ramus ophthalmicus superficialis, portio trigemini; son bout proximal s'étant détaché de sa partie distale, reste quelque temps comme ganglion transitoire qui, selon FRORIER, prend partie à la formation du nervus trochlearis, tandis que ce dernier se trouve peut-être en relation génétique avec le ramus ophthalmicus superficialis, portio trigemini.“

Einen der wichtigsten Beiträge zur Kenntnis des Trochlearis verdanken wir C. K. HOFFMANN. Nach ihm gibt der Trochlearis bei *Acanthias* nach Innervierung des *Musc. obliquus superior* einen rückwärts verlaufenden Ast ab. Dieser Zweig verläuft parallel mit dem *Ramus ophthalmicus superficialis*, um sich dann allmählich in dessen *Portio minor s. trigemini* fortzusetzen. Dieser Verbindungsfaden zwischen Trochlearis und Trigemini ist bereits mehrfach in der Literatur erwähnt; so hat ihn MIKLUCHO MACLAY bei *Scymnus* und *Scyllium* gesehen, ferner GEGENBAUR bei *Hexanchus*, SCHWALBE bei *Scyllium* und *Mustelus*. Bestritten wird sein Vorhandensein von TIESING. Nach HOFFMANN ist der Trochlearis ein Ast des Trigemini, der wie der Trigemini selbst zu einem der frühesten sich anlegenden dorsalen Hirnnerven gehört. Nach ihm entsteht bei Embryonen von 17—18 Somiten mit sehr breiter Wurzel, die sich vom späteren Mittelhirn bis zum Nachhirn ausdehnt, der erste dorsale Hirnnerv, die gemeinsame Anlage des Trochlearis, der *Portio minor s. trigemini* des *Ramus ophthalmicus superficialis* (beide der Kürze halber zusammen Trochlearis genannt) und des *Maxillo-mandibularis*, jedoch nicht die des *Ophthalmicus profundus*; dieser wächst nämlich nach Schluß des *Neuroporus* (Stadium mit 26—27 Somiten) vor der obigen Anlage des Trochleo-Trigemini aus dem Hirndach. Dieser in Rede stehende Nerv verläuft über dem Augestiel, sein distales Ende schwillt zu einem kleinen Ganglion an, die erste Anlage des Ganglion ciliare, das sich auf den Rand des zweiten palingenetischen Kopfsomiten legt und hier mit dem Teil des Trochleo-Trigemini, der die Anlage des Trochlearis bildet, vollständig verschmilzt. Miss PLATT hat diesen Nerven zuerst entdeckt und ihn *Thalamicus* genannt. HOFFMANN schlägt vor, ihn *Thalamo-Ophthalmicus* zu nennen, und zwar *Thalamicus* das Stück zwischen Gehirndach und Ganglion zu bezeichnen und für das Stück,

welches vom Ganglion ciliare nach seiner Vereinigung mit dem Trochleo-Trigeminus auswächst, den Namen Ophthalmicus profundus zu behalten. Infolge der Kopfkrümmung, bei der Vorder- und Hinterkopf fast einen rechten Winkel bilden, und des senkrecht nach unten gerichteten Wachstums beider Nerven, des Trochleo-Trigeminus und Thalamo-Ophthalmicus, stößt die Anlage des Ganglion ciliare unter fast rechtem Winkel auf den Trochleo-Trigeminus und verschmilzt mit ihm. Der Trigeminus besteht also, wie Verf. weiter ausführt, aus zwei selbständig sich anlegenden Nerven, die sich schon sehr frühzeitig miteinander verbinden. Nach ihrer Vereinigung kann man 4 Nerven unterscheiden, von denen 2 sicher dorsale Nerven sind, nämlich der Trochlearis und der Thalicus, ventrale dagegen der Maxillo-Mandibularis und der Ophthalmicus profundus; letzterer jedoch zweifelhaft. Bei Embryonen von 10 mm Körperlänge (57—63 Somiten) beginnt die Epiphysenausstülpung sich anzulegen, wonach der Thalicus an seiner Wurzel vollkommen abortiert. An seiner Ursprungsstelle ist er aber immer noch als ein einem Ganglion ähnlicher zelliger Auswuchs, der mit der Epidermis zusammenhängt, an der Uebergangsstelle von Mittelhirn in das Hinterhirn vorhanden. Distalwärts bleibt er aber als ein überaus zarter, vom Ganglion ciliare entspringender Hautast fortbestehen. Die Wurzel des Trochlearis, die anfangs sehr breit war, wird immer schmaler, bis sie sich bei Embryonen von 10 mm Länge ganz löst, so daß der Trochlearis in seinem proximalen Teil nicht mehr als kontinuierlicher Zellstrang zu verfolgen ist. Weiter distalwärts bis zu seiner Vereinigung mit dem Ophthalmicus profundus bildet er wieder einen zusammenhängenden Zellstrang; dazwischen liegt jedoch eine Strecke, in welcher er sich in einzelne Zellenkonglomerate gegliedert hat. Bei Embryonen von 15—16 mm Länge besitzt er an seiner Wurzel ein sehr deutliches Ganglion, das aber nicht mehr mit der Epidermis zusammenhängt; dann folgt eine Strecke, in welcher er das oben beschriebene Bild zeigt, während er distalwärts als ein kontinuierlicher, aber immer schwächer werdender Zellstrang fortbestehen bleibt. Bei Embryonen von 17—18 mm Länge hat sich der Trochlearis an seiner Wurzel in ein faseriges und überaus feines Nervenstämmchen umgebildet, während er distalwärts noch zellig ist. Von den Zellkonglomeraten und dem Ganglion an seiner Wurzel ist nichts mehr wiederzufinden, so daß er in der Mitte nicht verfolgbar ist. Erst bei Embryonen von 20 mm Länge läßt er sich als überaus dünner Nervenstamm durchverfolgen. Der schwierigste Punkt in der ganzen Entwicklungsgeschichte des Trochlearis liegt, wie HOFFMANN selbst zugibt, in seinem proximalen Teile, indem er hier bei Embryonen von 10—20 mm Länge nicht als kontinuierlicher Zellenstrang zu verfolgen ist. Daß dies proximale Stück sich gänzlich zurückbilden soll, ist doch nicht gut anzunehmen, denn wie die beiden Partien sich dann wiederfinden würden, bliebe durchaus unbegreiflich. Zum Schluß spricht HOFFMANN die Vermutung aus, daß sich gesagter Nerv in seinem proximalen Teile zurückbildet und von ihm nur

einzelne Zellen fortbestehen bleiben, welche, solange sie sich noch nicht in Nervenfasern umgebildet haben, von dem embryonalen Bindegewebe nicht zu erkennen sind. Dies wird erst möglich, wenn sich die Umbildung der Nervenzelle in Nervenfaser vollzogen hat. Aus dem Mitgeteilten ergibt sich also, daß der Trochlearis wirklich ein ursprünglich zum Ganglion trigemini gehöriger Nerv ist.

In einer anderen Arbeit hat HOFFMANN den Gedanken ausgesprochen, daß vielleicht der Trochlearis ursprünglich dem Parietal-auge zugehört hat, nicht als spezifischer Sinnesnerv, sondern als Nerv, der z. B. die Schutzorgane des dritten Auges versorgt und mit der Rückbildung desselben erst sekundär in den Augenmuskelnerven sich umgebildet hat, ohne jedoch diesen Gedanken näher begründen zu können.

Diese Ansicht führt FÜRBRINGER weiter aus, indem er zu erklären sucht, wie das Chiasma dieses Nerven entstanden ist, wodurch der rechte *Musc. obliquus superior* von Fasern innerviert wird, die aus der linken Seite abgehen, und umgekehrt. Nach seiner Voraussetzung haben bei Reduktion des Scheitelorganes seine Muskeln, der rechte und der linke, ihre Stellen vertauscht und sich nachher zu den paarigen Augen herabgesenkt. Infolgedessen ist das Chiasma des Trochlearis entstanden. — Diese Entstehungsweise des Trochlearis ist so hypothetischer Natur, daß ich auf dieselbe nicht näher eingehen werde.

Zu ganz ähnlichen Resultaten, wie HOFFMANN, ist auch Miss J. PLATT gelangt. „The trochlear and trigeminal nerves arise as a continuous sheet of cells, extending from the neural crest down the walls of the brain. The two nerves soon separate. The trochlearis is then seen to arise anterior to the cerebellar division of the brain, and the trigeminus posterior to this division. The proximal cells of the trochlearis, i. e. the cells which connect the nerve with the brain, soon disappear, leaving the distal cells of the primary nerve still connected with the trigeminal ganglion at the point of origin of the ramus ophthalmicus profundus. From these cells a nerve is formed which extends forwards over the anterior prolongation of the mandibular cavity. This nerve is surrounded anteriorly by a mass of deeply staining cells, which lie above the forming superior oblique muscle. They are the remains of the primary trochlearis, and from them cells are proliferated towards the brain to meet the small fibrous outgrowth of the permanent trochlearis. Thus a portion of the original trochlear nerve, which was an outgrowth from the neural crest, does not entirely disappear, but is known later as the ramus ophthalmicus superficialis trigemini, and the permanent trochlearis is formed by the growth of ganglion cells towards the brain, and of nerve fibres from the brain.“

Ebenso spricht Miss PLATT die Meinung aus, daß der Trochlearis und der Ramus ophthalmicus superficialis, portio trigemini, ein und derselbe Nerv sind. „In fact the trochlearis and the ramus ophthalmicus superficialis trigemini are simply parts of

one of the same nerve, from which nerve a branch passes to the surface of the superior oblique muscle. In older embryos the path of the trochlearis becomes more direct, and its connection with the ophthalmicus superficialis then appears as a mere anastomosis between two independent nerves."

Nachdem ich eine zusammenhängende Uebersicht über die Ansichten der in Frage kommenden Autoren in kurzem Auszuge gegeben habe, will ich nun meine Befunde anführen und hiermit ebenfalls bei meinem ersten Stadium beginnen. Ich bin mir wohl bewußt, daß dieselben lange nicht ausreichend sind, um die überaus schwierige Frage der Entwicklung des Trochlearis zu klären, aber leider hatte ich anfangs die mir zur Verfügung stehenden Embryonen in Querschnitte zerlegt. Als ich mir später nochmals Material zur Anfertigung von Längsschnitten besorgen wollte, konnte ich solches zu meinem größten Bedauern nicht mehr erhalten. Ich muß mich infolgedessen darauf beschränken, die an den Querschnittserien gemachten Befunde wiederzugeben.

Das erste von mir rekonstruierte Stadium hat gezeigt, daß vom oberen Teile des Trigeminalganglions ein langer Zellenstrang rostralwärts aufsteigt und sich an das Medullarrohr anlegt. Ich halte diesen Teil der ursprünglichen Ganglienleiste für identisch mit der Portio trigemini des Ramus ophthalmicus superficialis anderer Autoren. Dieser Zellenstrang ist jedoch nicht von Bestand, denn bei Embryonen von 9 mm Körperlänge ist dessen Mittelstück abortiert, und bei solchen von 12 mm Länge sind von ihm nur noch einzelne Zellenhaufen vorhanden. In diesen findet man neben runden und länglichen Kernen noch feine Protoplasmafäden, auf die ich bei der Entwicklung des Trochlearis großes Gewicht lege. In wenig älteren Stadien verschwinden auch diese Ueberreste, und erst bei Embryonen von 16 mm Körperlänge tritt uns der Trochlearis als ein sehr feines Stämmchen entgegen, welches nur aus wenigen Fasern mit einzelnen peripher gelegenen Kernen besteht. Er beginnt am Medullarrohr und läuft zwischen diesem und dem Ektoderm kaudalwärts herab. Am ventralen Rande des Medullarrohres gibt er seine faserige Beschaffenheit auf und löst sich in ein kleines rundliches Ganglion auf, welches sich durch mehrere Schnitte hindurch verfolgen läßt. Hinter diesem Ganglion wurde der Nerv wieder faserig, hörte jedoch bald auf, so daß er in dem Mesenchym nicht mehr zu finden war. Dieses Ganglion ist jedoch, wie FRORIEP und DOHRN richtig gefunden haben, nicht von Bestand. Bei Embryonen von 20 mm

Länge nämlich ist es vollkommen abortiert, und der Trochlearis ist nun auch in seinem Mittelstück als faseriges Stämmchen zu verfolgen. Er geht mit seinem distalen Ende von unten her in den *Musc. obliquus superior*, den er mit seinen Fasern innerviert. Kurz vor seinem Eintritt in diesen Muskel gibt er ein feines Aestchen ab, welches an der Wand des hinter dem Auge gelegenen Blutgefäßes entlang läuft, bald jedoch in dem Mesenchym verschwindet. Diesen Zweig halte ich für das Verbindungsästchen des Trochlearis mit dem Ganglion trigemini, welcher in der Literatur bereits mehrfach erwähnt ist.

Den *Nervus abducens* habe ich erst gesehen, als er bereits eine faserige Beschaffenheit angenommen hatte. Er entspringt dicht hinter dem Ganglion acustico-faciale aus der Gehirnbasis, ohne jedoch eine ganglienartige Beschaffenheit anzunehmen. Sein Verlauf, der bereits von MARSHALL, VAN WIJHE, DOHRN u. a. genau beschrieben wurde, ist sehr einfach, indem er geradeswegs zum *Musc. rectus externus* hinzieht und diesen mit seinen Nervenfasern versorgt. Einen analwärts gerichteten Verlauf seiner Fasern kurz nach seinem Ursprung aus dem Gehirn, wie DOHRN in seiner XV. Studie angibt, habe ich nicht beobachtet. Ich fand vielmehr, daß sein Verlauf gleich von seinem Hervorsprossen aus der Gehirnbasis an in gerader Richtung auf den *Musc. rectus externus* zu gerichtet ist. — Der *Abducens* stellt nach VAN WIJHE die ventrale Wurzel für das dritte Segment dar.

### Zusammenfassung.

Am Schlusse will ich die Ergebnisse zusammenfassen, soweit sie sich in kurzen Sätzen ausdrücken lassen.

1) Das Ciliarfeld ist als embryonales rudimentäres Hautsinnesorgan aufzufassen.

2) Das Ganglion ciliare gehört zum *Ramus ophthalmicus profundus* und nicht zum *Nervus oculomotorius* (MARSHALL).

3) Das Ganglion ciliare verschmilzt bei *Torpedo* mit dem Ganglion trigemini.

4) Die Kopfganglien gehen zweierlei Verbindungen mit dem Ektoderm ein, die Epibranchialverbindungen und die Lateralverbindungen. Die Abgabe von Zellkernen an die Ganglienmasse ist auffallend stark an den Epibranchialverbindungen, schwach dagegen an den Lateralverbindungen (KLINKHARDT).

5) Aus den Epibranchialverbindungen gehen je ein Ramus posttrematicus, praetrematicus und pharyngeus hervor.

6) Der Ramus mandibulo-maxillaris vom Ganglion trigemini ist nach seinem Verhalten zur Wand der Mandibularhöhle einem Ramus posttrematicus homolog.

7) Aus den Lateralverbindungen bilden sich im Bereiche der Ganglia glossopharyngei und vagi außer Teilen der Seitenlinie noch die Rami dorsales; während das Ganglion glossopharyngei nur einen Ramus dorsalis aufweist, hat das Ganglion vagi deren 4.

8) Jedes Ganglion besitzt einen bezw. mehrere dorsale und ventrale Nerven. — Beim Ganglion trigemini stellt der Ramus ophthalmicus profundus den dorsalen und der Ramus maxillo-mandibularis den ventralen Ast dar. — Das Ganglion acustico-faciale kann in zwei Abschnitte zerlegt werden, in einen rostralen und in einen ventralen. Während der erstere von diesen beiden Teilen den Ramus ophthalmicus superficialis als dorsalen und den Buccalis als ventralen Nerven hat, gehört zu dem kaudalen Teile der Acusticus als dorsaler und der Ramus hyoideus s. ventralis als ventraler Zweig.

9) Der Ramus ophthalmicus superficialis und der Buccalis bilden sich im Ektoderm und lösen sich später aus demselben heraus, wie schon KLINKHARDT angab.

10) Beim Ganglion glossopharyngei und vagi stellen die in die Kiemenbögen abgehenden Aeste die ventralen und die Verbindungszweige mit dem Ektoderm die dorsalen Nerven dar, wobei ersteres je einen und das Ganglion vagi je 4 Rami dorsales et ventrales aufweist.

11) Im Bereiche des Vagus bilden sich embryonale Hautsinnesorgane, aus denen Teile der Hautsinneslinie hervorgehen. Der Höhepunkt ihrer Entwicklung ist bei Torpedo-Embryonen von 12—14 mm Körperlänge erreicht.

12) Der Ramus intestinalis nervi vagi ist die Fortsetzung des Vagusstammes und nicht die des Ramus lateralis (HOFFMANN).

---

Diese Untersuchungen wurden im Zoologischen Institut der Universität Jena ausgeführt. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Professor Dr. H. E. ZIEGLER meinen verbindlichsten Dank für sein liebenswürdiges Entgegenkommen auszusprechen. Zu ganz besonderem Dank bin ich ihm für seine rege Anteilnahme verpflichtet, die er meinen Untersuchungen jederzeit entgegengebracht hat.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) BALFOUR, 1878, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes, London.
- 2) BEARD, 1887, The Ciliary or Motor oculi Ganglion and the Ganglion of the Ophthalmicus profundus in Sharks. *Anat. Anz.*, Bd. II, No. 18 u. 19.
- 3) — 1888, A Contribution to the Morphology and Development of the Nervous System of Vertebrates. *Anat. Anz.*, Bd. III, No. 29.
- 4) — 1892, The Histogenesis of Nerve. *Anat. Anz.*, Bd. VII.
- 5) — 1892, The transient Ganglion Cells and their Nerves in *Raja batis*. *Ibidem*, No. 7 u. 8.
- 6) — 1896, On the Disappearance of the transient Nervous Apparatus in the Series: *Scyllium*, *Acanthias*, *Mustelus* and *Torpedo*. *Anat. Anz.*, Bd. XII, No. 15 u. 16.
- 7) — 1896, The History of a transient Nervous Apparatus in certain Ichthyopsida. An Account of the Development and Degeneration of Ganglion-cells and Nerve-fibres, Jena.
- 8) — 1896, The Development and probable Function of the Thymus. *Anat. Anz.*, Bd. IX, No. 15.
- 9) BILHARZ, 1857, Elektrisches Organ des Zitterwelses, mit 4 Taf., Leipzig.
- 10) BOLL, FR., 1873, Beiträge zur Physiologie von *Torpedo*. *Arch. für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*, Leipzig.
- 11) — 1876, Neue Untersuchungen über die Struktur der elektrischen Platten von *Torpedo*. *Ibidem*.
- 12) BRAUER, A., 1897, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. I. Mit Taf. 34—37. *Zool. Jahrb., Anat. Abt.*, Bd. X, Hft. 3.
- 13) — 1899, *Idem*. II. Die Entwicklung der äußeren Form. Taf. 22—25. *Ibidem*, Bd. XII, Hft. 3.
- 14) — 1904, *Idem*. IV. Die Entwicklung der beiden Trigeminus-Ganglien. *Zool. Jahrb., Supplement VII*, Festschrift für WEISMANN.
- 15) BRAUS, H., 1898, Ueber die Extremitäten der Selachier, Jena.
- 16) — 1899, Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XXVII, Hft. 3.

- 17) CORNING, H. K., 1899, Ueber einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XXVII, Taf. 9—10.
- 18) — 1901, Ueber die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XXIX, Taf. 5—6.
- 19) DOHRN, A., 1886, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. V. Entstehung und Bedeutung der Thymus der Selachier. *Mitt. zool. Stat. Neapel*, Bd. V.
- 20) — 1888, XIII. Ueber Nerven und Gefäße bei *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri*. *Ibidem*, Bd. VIII, Hft. 2.
- 21) — 1890, XV. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. *Ibidem*, Bd. IX.
- 22) — 1891, XVI. Ueber die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven. *Ibidem*, Bd. X.
- 23) — 1891, XVII. Nervenfasern und Ganglienzellen. *Ibidem*.
- 24) — 1892, Die SCHWANNschen Kerne und die Selachierembryonen. *Anat. Anz.*, Bd. VII.
- 25) — 1901, XVIII. Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachier-Embryonen. *Mitt. zool. Stat. Neapel*, Bd. XV, Hft. 1.
- 26) — 1901, XIX. Vagus und Lateralis bei Selachierembryonen. *Ibidem*.
- 27) — 1901, XX. u. XXI. Die SCHWANNschen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Theoretisches über Occipitalsomite und Vagus. *Ibidem*, Hft. 2.
- 28) — 1901, XXII. Weitere Beiträge zur Beurteilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. *Ibidem*, Hft. 4.
- 29) DUMÉRIL, 1852, *Monographie de la fam. de Torpédiniens*.
- 30) EMMERT, 1900, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachier, insbesondere nach Untersuchungen an jüngeren Embryonen von *Torpedo marmorata*. *Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd. LVI.
- 31) EWART, J. C., 1889, On the Cranial Nerves of Elasmobranch Fishes. (Prelim. Com.) *Proc. Roy. Soc.*, Vol. XLV.
- 32) — 1890, The Cranial Nerves of the *Torpedo*. *Ibidem*, Vol. XLVII.
- 33) — 1890, On the Development of the Ciliary or Motor oculi Ganglion. *Ibidem*.
- 34) — 1892, Supplementary Note on the Cranial Nerves of Elasmobranchs, Edinburgh.
- 35) FRITSCH, G., 1887, Bau und Bedeutung des Kanalsystems unter der Haut der Selachier, Leipzig.
- 36) — 1890, Die elektrischen Fische. II. Abt. Die *Torpedineen*, Leipzig.
- 37) FRORIEP, A., 1885, Ueber Anlagen von Sinnesorganen am *Facialis* etc. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, Jahrg. 1885.
- 38) — 1887, Ueber das Homologon der *Chorda tympani* bei niederen Wirbeltieren. *Anat. Anz.*, Bd. II, No. 15.
- 39) — 1891, Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. *Verh. der Anat. Ges. München*.

- 40) FRORIEP, A., 1901, Ueber die Ganglienleiste des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.
- 41) — 1902, Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verh. der Anat. Ges. Vers. XVI, Halle.
- 42) Einige Bemerkungen zur Kopffrage. Anat. Anz., Bd. XXI, No. 18, 19.
- 43) FUCHS, SIGM., 1895, Ueber die Funktion der unter der Haut liegenden Kanalsysteme bei den Selachiern. Separatabdruck aus: Arch. für die ges. Physiologie, Bd. LIX.
- 44) FÜRBRINGER, M., 1896, Ueber die mit dem Visceralskelett verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern. Jen. Zeitschr., Bd. XXX.
- 45) — 1899, Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für GEGENBAUR, Bd. III.
- 46) — 1902, Morphologische Streitfragen. 1) Nervus trochlearis. 2) RABLS Methode und Behandlung der Extremitätenfrage. Sonderabdruck aus: Morph. Jahrb., Bd. XXX, Hft. 1—2.
- 47) GARMAN, J., 1888, On the Lateral Canal System of the Selachia and Holocephala. Bull. of the Mus. of Comp. Zoology at Harvard Coll., Vol. XVII.
- 48) GEGENBAUR, C., 1871, Ueber die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jen. Zeitschr., Bd. VI.
- 49) — 1872, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Heft III. Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbeltiere.
- 50) — 1888, Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Morph. Jahrb., Bd. XIII.
- 51) GORONOWITSCH, N., 1893, Untersuchungen über die Entwicklung der sog. Ganglienleisten im Kopfe der Vögelebryonen. Morph. Jahrb., Bd. XXII.
- 52) — 1896, Der Trigemino-Facialis-Komplex von *Lota vulgaris*. Mit 2 Taf. Leipzig.
- 53) — 1898, Untersuchungen über die erste Anlage der Cranialnerven bei *Salmo fario*. Nouv. Mém. Société Imp. Naturalistes Moscou, T. XVI.
- 54) GOETTE, A., 1890, Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges (*Petromyzon fluviatilis*), Teil I, Hamburg und Leipzig, p. 1—95.
- 55) HARRISON, R. G., 1904, Neue Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung der peripheren Nerven der Wirbeltiere, Bonn.
- 56) HATSCHKE, B., 1892, Die Metamerie des Amphioxus und des *Ammocoetes*. Verh. Anat. Ges. VI. Vers., p. 136—161, Fig. 1—11.
- 57) HIS, W., 1879, Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt.

- 58) HIS, W., 1887, Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Ibidem.
- 59) — 1888, Ueber die embryonale Entwicklung der Nervenbahnen. Verh. Anat. Ges. II. Vers. Würzburg, Anat. Anz., Bd. III.
- 60) — 1888, Zur Geschichte des Gehirns, sowie der zentralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Abh. Sächs. Ges. Wiss., math.-phys. Klasse, Bd. XXIV.
- 61) — 1894, Ueber die Vorstufen der Gehirn- und Kopfbildung bei Wirbeltieren. Sonderung und Charakteristik der Entwicklungsstufen junger Selachierembryonen. Mit kol. Doppeltafeln.
- 62) HOFFMANN, C. K., 1893, Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei Selachiern. Morph. Jahrb., Bd. XX.
- 63) — 1894, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz., Bd. IX.
- 64) — 1896, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachier. Morph. Jahrb., Bd. XXIV.
- 65) — 1897, Idem. Ibidem, Bd. XXV.
- 66) — 1899, Idem. Ibidem, Bd. XXVII.
- 67) KÄSTNER, 1892, Ueber die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbeltieren. Mit besonderer Berücksichtigung der Selachier. Separatabzug aus: Arch. für Anat. u. Phys., Anat. Abt.
- 68) KASTSCHENKO, N., 1898, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. (Vorl. Mitt.) Anat. Anz., Bd. XIII.
- 69) KILLIAN, 1891, Zur Metamerie des Selachierkopfes. Sonderabdruck aus: Verh. Anat. Ges. V. Vers. München.
- 70) KLINKHARDT, W., 1905, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien bei Selachiern. (Inaug.-Diss.) Sonderabdruck aus: Jen. Zeitschr., Bd. XXXIX.
- 71) KÖLLIKER, 1864, Ueber das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier. Mit 4 Taf. Leipzig.
- 72) KOLTZOFF, N. K., 1902, Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri, Moskau.
- 73) v. KUPFFER, C., 1891, Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Verh. Anat. Ges., Bd. V.
- 74) — 1894, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Heft II: Die Entwicklung des Kopfes von Ammonoetes Planeri, München und Leipzig.
- 75) — 1895, Die Entwicklung der Kopfnerven von Ammonoetes Planeri. Ibidem, Heft III, München.
- 76) — 1896, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Ibidem, Wiesbaden.
- 77) — 1899, Zur Kopfentwicklung von Bdellostoma. Sitzungsberichte der Ges. für Morph. u. Phys. München.
- 78) LEUCKART, R., 1850, Ueber die allgemeine Bildung der Körpergestalt bei den Rochen. Zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo marmorata*. Zeitschr. für wiss. Zool., p. 254—268, Taf. XVI.

- 79) LOCY, 1894, The Optic Vesicles of Elasmobranchs and their strait Relations to other Structures on the cephalic Plate. Reprinted from Journal of Morphology, Vol. IX, No. 1, Boston.
- 80) — 1895, Metameric Segmentation in the Medullary Folds and Embryonic Rim. (Preliminary Com.) Anat. Anz., Bd. IX, No. 13.
- 81) — 1895, The Mid-Brain and the Accessory Optic Vesicles. Ibidem, No. 15.
- 82) — 1896, Contribution to the Structure and Development of the Vertebrate Head. Reprinted from Journal of Morph., Vol. XI, No. 3.
- 83) MAC BRIDE, E. W., 1898, The early Development of Amphioxus. Quart Journ. Micr. Sc., Vol. XL.
- 84) — 1900, Further Remarks on the Development of Amphioxus. Ibidem, Vol. XLIII.
- 85) MACLAY, M., 1868, Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Gehirns. Jen. Zeitschr., Bd. IV.
- 86) MARSHALL, M., and SPENCER, W. B., 1881, Observations on the Cranial Nerves of Scyllium. Studies from the Biolog. Laborat. of the Owen's College, Manchester.
- 87) MARSHALL, MILNES, 1881, On the Head-Cavities and associated Nerves of Elasmobranchs. Quart. Journal of Micr. Science, Vol. XXI.
- 88) — 1886, The Segmental Value of Cranial Nerves. Studies from the Biolog. Laborat. of the Owens College. Manchester.
- 89) MINCKERT, W., 1901, Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der LORENZINISCHEN Ampullen. Anat. Anz., Bd. XIV.
- 90) MINOT, CH. S., On the Morphology of the Pineal Region, based upon its Development in Acanthias. Reprinted from the American Journal of Anatomy, Vol. I, No. 1.
- 91) MITROPHANOW, P., 1892, Note sur la signification métamérique des nerfs crâniens. Congrès intern. Zool. de Moscou.
- 92) — 1892, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Die Entwicklung der Nerven und die Anlagen der Seitenorgane, Warschau. (Original russisch.)
- 93) — 1893, Étude embryonique sur les Sélachiens. Archives de Zool. expérimentale et générale, Serie 3, T. I.
- 94) — 1893, Note on the Structure and the Development of Nervous Elements. Journal of Comp. Neurology.
- 95) MOLLIER, S., 1892, Zur Entwicklung der Selachierextremitäten. Vorl. Mitt. Anat. Anz., Bd. VII.
- 96) MÜLLER, Joh., 1839, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. III. Forts. Abhandl. der Königl. Akademie der Wiss. Berlin.
- 97) NEAL, H. V., 1897, The Development of the Hypoglossus Musculature in Petromyzon and Squalus. Anat. Anz., Bd. XIII.
- 98) — 1898, The Segmentation of the Nervous System in Squalus and Acanthias. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XXXI, No. 7.
- 99) ÓNODI, A. D., 1886, Neurologische Untersuchungen an Selachiern. Internat. Monatschrift für Anatomie und Histologie, Bd. III.
- 100) OSTROUMOFF, A., 1889, Ueber die FROBIEPSCHEN Ganglien bei Selachiern. Zool. Anz., Bd. XII.

- 101) OWSJANNIKOW, 1867—95, Zentralnervensystem von *Amphioxus lanceolatus*. Sympath. Nervensystem von *Petromyzon fluviatilis*. Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges, Petersburg.
- 102) PERENYI, 1886, Embryologie von *Torpedo*. Vorl. Mitt. Zool. Anz., Bd. IX.
- 103) — 1888, Zur Entwicklung der Chorda dorsalis und der perichordalen Gebilde bei *Torpedo marmorata*. Mit 4 Tafeln. Budapest. (Ungarisch.)
- 104) PLATT, J. B., 1888, Studies on the Primitive Axial Segmentation of the Chick. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard Coll., Vol. XVII.
- 105) — 1891, A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Based on a Study of *Acanthias vulgaris*. Journal of Morphol., Vol. V, No. 1.
- 106) — 1891, Further Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Anat. Anz., Bd. VI.
- 107) RABL, C., 1892, Ueber die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. Anat. Ges. Wien.
- 108) — 1896, Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. II. Fortsetzung der „Theorie des Mesoderms“. Morph. Jahrb., Bd. XXIV.
- 109) REICHERT, 1878, Vorderes Ende der Chorda dorsalis bei frühzeitigen Haifisch-Embryonen. Mit 2 kol. Tafeln.
- 110) RÜCKERT, J., 1887, Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei *Torpedo*. Anat. Anz., Bd. II.
- 111) SCHAUNSLAND, J., 1903, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I—III. Zoologica, Heft 39, Bd. VI.
- 112) SCHWALBE, G., 1871, Das Ganglion oculomotorii. Ein Beitrag zur vergl. Anatomie der Kopfnerven. Jen. Zeitschr., Bd. VI.
- 113) — 1879, Ueber die morphologische Bedeutung des Ganglion ciliare. Jen. Zeitschr., Bd. XII.
- 114) SEDGWICK, 1892, Notes on Elasmobranch Development. Quart. Journal of Micr. Science, Vol. XXXIII.
- 115) SEVERTZOFF, A. N., 1898, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des elektrischen Rochen. Bull. de la Soc. Imp. d. Natur. de Moscou.
- 116) — 1898, Die Metamerie des Kopfes von *Torpedo*. Anat. Anz., Bd. XIV.
- 117) — 1899, Die Entwicklung des Selachierschädels. Festschrift zum 70. Geburtstag von K. v. KUPFFER.
- 118) STANNIUS, H., 1849, Das periphere Nervensystem der Fische.
- 119) SWAEN, A., 1897, Études sur le développement de *Torpedo*. Arch. de Biol., T. VII.
- 120) — et BRACHET, A., 1899, Études sur les premières phases du développement des organes dérivés du méroblaste chez les poissons téléostéens. Arch. de Biol., T. XVI.

- 121) TIESING, B., 1895, Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. Jen. Zeitschr., Bd. XXX.
  - 122) VETTER, B., 1874, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur bei Fischen. Ibidem, Bd. VIII.
  - 123) VIRCHOW, H., 1897—98, Schwanzbildung bei Selachiern. Unterschied im Syncytium der Selachier. Oberflächenbilder von Selachierkeimen. Blutinseln und Gefäßbezirk von *Torpedo ocellata*.
  - 124) WIEDERSHEIM, R., 1902, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.
  - 125) VAN WIJHE, J. W., 1882, Ueber das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Niederl. Archiv für Zoologie, Bd. V.
  - 126) — 1883, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verh. der Koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, T. XXII.
  - 127) — 1888, Ueber die Entwicklung des Exkretionssystems und anderer Organe bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. III.
  - 128) — 1889, Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXIII.
  - 129) WRIGHT, R., 1885, Some preliminary Notes on the Anatomy of Fishes. Communicated to the Proceedings Canadian Institute.
  - 130) — 1885, On the Hyomandibular Clefts and Pseudobranchs of *Lepidosteus* and *Amia*. Journal of Anatomy and Physiology, Vol. XIX.
  - 131) ZIEGLER, H. E., 1887, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXII.
  - 132) — 1902, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, Jena.
  - 133) — und ZIEGLER, F., 1892, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*. Ibidem, Bd. XXXIX.
  - 134) ZIMMERMANN, 1891, Ueber die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. Anat. Ges. V. Vers. München.
-

### Erklärung der Abbildungen.

<i>Ao</i> Aorta	<i>Peric</i> Herzbeutel
<i>Ch</i> Chorda dorsalis	<i>pmdh</i> Prämandibularhöhle
<i>CF</i> Ciliarfeld	<i>Ra</i> Ramus acusticus
<i>De</i> Ductus endolymphaticus	<i>Rb</i> „ buccalis
<i>el</i> Anlage des elektrischen Organs	<i>Rd</i> „ dorsalis
<i>EV</i> Epibranchialverbindung	<i>Rh</i> „ hyoideus
<i>Ex</i> Extremität	<i>Ri</i> „ intestinalis
<i>G</i> Gefäß	<i>Rmd</i> „ mandibularis
<i>Gc</i> Ganglion ciliare	<i>Rmx</i> „ maxillaris
<i>Gg</i> Geruchsgrube	<i>Rop</i> „ ophthalmicus profundus
<i>Gl</i> Ganglienleiste	<i>Ros</i> „ ophthalmicus superficialis
<i>Gl<sub>r</sub></i> Rest der Ganglienleiste	<i>Rph</i> „ pharyngeus
<i>Gl<sub>b</sub></i> Glossopharyngeusbogen	<i>Rpst</i> „ posttrematicus
<i>GrS</i> Grenze des Segmentes	<i>Rpr</i> „ praetrematicus
<i>Hb</i> Hyoidbogen	<i>Rv</i> „ ventralis
<i>H<sub>z</sub></i> Herz	<i>SoF</i> Supraorbitalfeld
<i>IoF</i> Infraorbitalfeld	<i>Spg</i> Spinalganglion
<i>Juv</i> Vena jugularis	<i>Stl</i> Seitenlinie
<i>K<sub>1-6</sub></i> Kiemenspalten	<i>Urs</i> Ursegment
<i>KF</i> Kiemensfeld	<i>V</i> Verbindung mit dem Ektoderm
<i>KFd</i> Kiemensfaden	<i>Vb<sub>1-4</sub></i> Vagusbögen
<i>KH</i> Kopfhöhle	<i>vW</i> ventrale Wurzel
<i>LV</i> Lateralverbindung	<i>III</i> Nervus oculomotorius
<i>M<sub>1</sub></i> Medullarrohr	<i>IV</i> Nervus trochlearis
<i>M<sub>2</sub></i> Medullarrohr, zum zweiten Male getroffen	<i>V</i> Ganglion nervi trigemini
<i>Mb</i> Mundbucht	<i>VI</i> Nervus abducens
<i>Mdb</i> Mandibularbogen	<i>VII</i> u. <i>VIII</i> Ganglion acustico-faciale
<i>mdh</i> Mandibularhöhle	<i>IX</i> Ganglion nervi glossopharyngei
<i>Mos</i> Musc. obliquus superior	<i>X</i> Ganglion nervi vagi
<i>Moi</i> „ „ inferior	<i>X<sub>1-4</sub></i> Rami nervi vagi
<i>Mre</i> „ rectus externus	
<i>Mv</i> Mesenchymverdickung	
<i>O</i> Ohrbläschen	
<i>Oc</i> Auge	

## Tafel I.

Fig. 1. Kopf eines Embryo von *Torpedo ocellata*, etwa Stadium J—K (nach BALFOUR-ZIEGLER), Rekonstruktionsbild (cf. p. 4). Die Konturen des Ektoderms, sowie die Ektodermfelder sind grün dargestellt; das Medullarrohr gelb, die Ganglien rot; die Verbindungen zwischen Ganglien und Ektoderm zeigen eine verschiedene schwarze Schraffierung, und die Berührung der Ganglien mit dem Medullarrohr ist durch kleine schwarze Kreise gekennzeichnet. Bei Fig. 3 und 5 ist die Bedeutung der Farben dieselbe.

Fig. 2. Kopf eines etwas älteren Embryo von *Torpedo ocellata*, Stadium L (nach BALFOUR). Vergrößerung 21 fach.

Fig. 3. Rekonstruktion der Ganglien bei diesem Embryo (s. p. 12). Die Farben wie in Fig. 1.

Fig. 4. Kopf eines noch älteren Embryo von *Torpedo ocellata*, Stadium O (nach BALFOUR). Vergrößerung 15 fach.

Fig. 5. Rekonstruktion der Ganglien bei diesem Embryo (s. p. 22). Die Farben wie in Fig. 1.

## Tafel II.

Fig. 6—13. Bilder von Querschnitten, deren Lage in Fig. 1 eingezeichnet ist.

Fig. 14—15. Bilder von Längsschnitten, die ebenfalls zu Fig. 1 gehören und deren Lage in derselben angegeben ist.

Fig. 6. Schnitt durch das Ciliarfeld rostral vom Auge, welcher die Wurzelleiste (*n*) des Ganglion trigemini trifft.

Fig. 7. Schnitt durch die Plakode von Ciliarganglion und Ciliarfeld.

Fig. 8. Schnitt durch das Ganglion trigemini, das sich an das Medullarrohr anlegt, die Mandibularhöhle und das Auge.

Fig. 9. Schnitt durch das Ganglion trigemini und die beiden Kopfhöhlen (Mandibular- und Prämandibularhöhle); er zeigt besonders die Verbindung des Ganglions mit dem Ektoderm; zwei Schnitte dahinter liegt Textfig. 3.

Fig. 10. Schnitt durch das Ende des Ganglion trigemini, welches sich hier wiederum mit dem Ektoderm verbindet.

Fig. 11. Schnitt durch das Ganglion acustico-faciale und ein Reststück der Ganglienleiste (*glr*).

Fig. 11 a. Ein Schnitt, der drei Schnitte hinter Fig. 11 liegt und die Epibranchialverbindung mit dem Ektoderm am dorso-kaudalen Rande der ersten Kiemenspalte zeigt.

Fig. 12 u. 12 a. Schnitt durch das Ganglion glossopharyngei. Fig. 12 a zeigt besonders das Aufsteigen des epithelialen Schlauches aus dem Herzbeutel in den Glossopharyngeusbogen und seinen Uebergang in eine dichte mesodermale Zellenmasse, in welcher sich Muskelzellen zu differenzieren anfangen.

Fig. 13. Schnitt durch den Vagus, kaudalwärts der fünften Kiemenspalte. Er zeigt den letzten Teil der Vaguswurzel und den nach hinten gehenden Vagusast.

Fig. 14. Längsschnitt durch das Ganglion acustico-faciale, Ohrbläschen, Ganglion glossopharyngei, vagi und die ersten Spinalganglien. Er zeigt, daß das Ganglion glossopharyngei und vagi lateral von den Ursegmenten liegen, während die Ganglienleiste und die Spinalganglien medial von denselben liegen; die Ganglienleiste geht in das Ganglion vagi über, indem sie zwischen den Ursegmenten hindurch von der medialen auf die laterale Seite geht.

Fig. 15. Längsschnitt durch das Ganglion trigemini und die Kiemenspalten. Er stellt besonders den Verlauf der Wurzelleiste des Ganglion trigemini und seine Verbindung mit dem Ektoderm dar.

### Tafel III.

Fig. 16 gehört zu Stadium I. Längsschnitt durch Ciliarfeld, Ciliarganglion und die Mandibularhöhle, die sich durch den Kieferbogen und die folgenden Kiemerbögen hindurch fortsetzt.

Fig. 17—22. Querschnittsbilder vom Stadium II, deren Lage durch seitliche Striche am Rande der Fig. 3 angegeben ist.

Fig. 17. Schnitt durch Auge, Ciliarganglion mit Verbindungsast zum Ciliarfelde, Mesenchymverdickung und Supraorbitalfeld mit dem Ramus ophthalmicus superficialis (s. p. 16).

Fig. 18. Schnitt durch das Ganglion acustico-faciale, der die Epibranchialverbindung an der ersten Kiemenspalte zeigt.

Fig. 19. Schnitt durch den ersten Vagusast, er zeigt die Verbindung des Vagusstammes (X) und des Vagusastes (X<sub>1</sub>) mit dem Ektoderm und die Seitenlinie.

Fig. 20. Schnitt durch den dritten Vagusast. Er stellt den Vagusstamm in teilweiser Verbindung mit der Seitenlinie dar, sowie den aus ihm abgehenden dritten Vagusast, das Ursegment und die Ganglienleiste (dorsale Wurzel).

Fig. 21. Schnitt durch die sechste Kiemenspalte. Er zeigt den Vagus, die Seitenlinie, das Ursegment, die ventrale und dorsale Wurzel (Ganglienleiste).

Fig. 22. Schnitt durch das Ende der Kiemengegend; er trifft die Kiemenfadenknospe und die wulstartige Verdickung hinter der letzten Kiemenspalte, den Vagus als Ramus intestinalis, das Ursegment, welches Muskelzellen enthält, und die kontinuierliche Ganglienleiste.

Fig. 23 gehört zu Stadium III; vergl. Fig. 5. Schnitt durch den ersten Vagusast. Er zeigt die Seitenlinie mit dem Ramus dorsalis, den Vagusstamm und den in den ersten Vagusbogen abgehenden Vagusast, sowie einen Teil der dritten Kiemenspalte, eine dorsale und ventrale Wurzel und das Ursegment. Die Nervenstämme sind gelb gehalten.

# **Alcyonium brioniense n. sp.**

## **Ein neues Alcyonium des Mittelmeeres.**

Von

**Prof. W. Kükenthal, Breslau.**

Hierzu Tafel IV und 12 Figuren im Text.

---

Gelegentlich eines Aufenthaltes auf den Brionischen Inseln bei Pola fand ich ein *Alcyonium*, das schon auf den ersten Blick recht erheblich von dem typischen *Alcyonium palmatum*, wie es G. v. KOCH (1891) aus dem Golfe von Neapel beschreibt, abwich. Zwei Jahre später, im Frühjahr 1905, konnte ich die Form nochmals an Ort und Stelle genauer untersuchen und bin zu der Ueberzeugung gekommen, daß hier eine neue Art vorliegt, die ich nach ihrem ersten Fundorte *Alcyonium brioniense* nennen will. Als Vergleichsmaterial benutzte ich von der Neapler Station konservierte Exemplare von *Alcyonium palmatum*, sowie zahlreiche mit dem gleichen Namen bezeichnete Exemplare aus dem Golfe von Triest, die ich der Freundlichkeit des Herrn Kollegen CORI verdanke. Einige derselben wurden mir lebend nach Breslau geschickt, wo ich sie in unserem Seewasseraquarium längere Zeit am Leben erhalten konnte.

Bei näherer Untersuchung stellte es sich heraus, daß die Triester Form mit der Neapler nicht völlig identisch ist. Wenn auch die Abweichungen nicht so erheblich sind wie bei *A. brioniense*, so scheinen sie doch konstant zu sein und beweisen, daß unter *Alcyonium palmatum* verschiedene Formen zusammengefaßt werden, die sich durch gewisse Merkmale voneinander unterscheiden lassen. Weiteres, aus anderen Mittelmeergebieten vorliegendes Material hat mich zu der Ueberzeugung gebracht, daß hier ein Formenkreis vorliegt, dessen völlige Auf-

hellung erst dann zu erwarten ist, wenn ein möglichst umfangreiches Material zur vergleichenden Untersuchung herangezogen werden kann. In vorliegender kleinen Arbeit will ich mich damit begnügen, einen kurzen historischen Rückblick auf unsere Kenntnis der Mittelmeeralcyonie zu werfen und eine Beschreibung der neuen Art zu geben.

Die Mittelmeeralcyonie ist schon seit langem bekannt. In zahlreichen alten Werken finden wir sie beschrieben und abgebildet. So führt sie z. B. ALDROVANDI (1623, De Zoophytis, p. 193) als „Manus marina“, Meerhandt auf, und die Abbildung, so roh sie auch ist, läßt doch erkennen, daß er die Mittelmeeralcyonie vor sich hatte. Auch MARSIGLI (1725, Hist. phys. de la mer., p. 83 u. 163, Taf. XV, Fig. 74) bildet sie ab und nennt sie „main de larron“. BOHADSCH (1761, De quibusdam animalibus marinis, Dresdae, p. 114, Taf. IX, Fig. 6—7) stellt sie zu der Seefeder und beschreibt sie als „Penna ramosa, pinnis carens, tentaculis in ramis positis“. Auch aus seinen Abbildungen geht deutlich hervor, daß er das spätere *Alcyonium palmatum* aut. vor sich hatte. Während ELLIS in einer früheren Arbeit (1755, An essay towards a natural history of the corallines, London, p. 83, Taf. XXXII, Fig. a A) nur die nordische Form, das spätere *A. digitatum* aufführt, mit der Diagnose: „*Alcyonium ramosum, digitatum, molle, asteriscis undiquaque ornatum*“, und diese Form als „dead man's hand, or dead man's toes“ bezeichnet, gibt er in einer späteren Arbeit (1763, An account of the sea pen, Philos. Transact., Vol. LIII, Taf. XX, Fig. 9) eine Abbildung aus BOHADSCH wieder, mit der Bezeichnung „*Alcyonium manus marina*“, und führt in einer dritten von SOLANDER edierten Arbeit (1786, The natural history of many curious and uncommon Zoophytes, p. 175) *Alcyonium digitatum* und *A. manus marina* als synonym auf.

In der 10. Auflage seines *Systema naturae* führt LINNÉ nur die nordische Art auf als *Alcyonium digitatum*, dagegen hat PALLAS (1766 im *Elenchus Zoophytorum*, p. 349) auch die Mittelmeerform aufgenommen, die er *Alcyonium palmatum* nennt, die nordische *Alcyonarie*, welche LINNÉ als *A. digitatum* bezeichnet hatte, führt er unter dem Namen *A. lobatum* auf.

In der von GMELIN besorgten 13. Auflage von LINNÉ'S *Systema naturae* erscheint die Mittelmeerform unter dem Namen *A. exos*. LAMOUROUX (1816, p. 335) nennt sie wieder *A. palmatum*. Als

*Lobularia palmata* erscheint sie dann bei LAMARCK (1816, T. II, p. 414), ebenso bei EHRENBERG (1834, p. 58) und BLAINVILLE (1834, p. 522, Taf. XCI, Fig. 1), während sie BERTOLONI (1832, p. 425) wieder *A. exos* nennt.

Der älteste Name scheint nach diesen Ausführungen *Alcyonium manus marina* zu sein, dieser Name hat aber nicht das Prioritätsrecht, weil seit dem Erscheinen der 10. Auflage von LINNÉ'S *Systema naturae* der Name nur als synonym mit *A. digitatum* bei ELLIS vorkommt, und BOHADSCH, der die Mittelmeerform als eigene Art beschrieb, noch nicht die binäre Nomenklatur anwandte. Der erste Autor nach 1758, welcher die Form als eigene Art mit einem gültigen Namen versah, war PALLAS (1766), und ich bin der Meinung, daß für sie der Name *A. palmatum* gelten muß.

Die erste eingehendere Untersuchung der Art verdanken wir MILNE-EDWARDS (1835, p. 333). Neben *A. palmatum* erwähnt er (p. 337) noch eine zweite Art, „*Alcyonium étoilé*“ (*Alcyonium stellatum*), von den Chaussey-Inseln, von welcher er in einer Anmerkung schreibt: „Cette espèce, de couleur rose, se distingue par la disposition des spicules, qui entourent la portion molle des polypes, ainsi que par plusieurs autres caractères.“ Aus seinen Abbildungen (Taf. XVI) geht hervor, daß die Polypen etwas größer und die Polypenspicula etwas zahlreicher sind als bei *A. palmatum*. In seinem späteren Werke über die Naturgeschichte der Korallen (1857, T. I, p. 116) gibt er von *A. stellatum* folgende Diagnose: „Polypieroide renflé et subrameux supérieurement, étroit vers sa base, assez rude à sa surface; polypier épais; couleur rose.“ Nach diesen Angaben erscheint es mir zweifelhaft, ob wir in dieser Form eine eigene Art vor uns haben, denn die Merkmale sind dazu zu untergeordnet. Eine Entscheidung kann aber erst durch eine Nachuntersuchung herbeigeführt werden.

Im 5. Buche seiner „*Descrizione e Notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore*“ (1841) führt DELLE CHIAJE zwei Formen von Mittelmeerallyonien auf: *Lobularia palmata* LAM. und *Lobularia digitata* LAM. Letztere Form soll sich von *L. palmata* durch die fleischrote Farbe unterscheiden, während von *L. palmata* die Farbe als weiß angegeben wird. Bereits MILNE-EDWARDS bemerkt dazu (1857, p. 116): „*La lobularia digitata* de M. DELLE CHIAJE ne paraît être qu'une variété de l'espèce précédente“ (nämlich *A. palmatum*). In der Tat

lassen DELLE CHIAJES Beschreibung und Abbildungen (Taf. CLXIII) keinen Zweifel, daß seine *Lobularia digitata* zu *A. palmatum* gehört.

M. SARS (Bidrag til Kundskaben om Middelhavets Littoral-Fauna, Reisebemaerkninger fra Italien, 1857, p. 3) hat außer *Alcyonium palmatum* noch eine zweite Form bei Neapel gefunden, die er als *Alcyonium palmatum varietas*, *an nova species?* aufführt. Der Unterschied von *A. palmatum* besteht darin, daß die Spicula unter der Tentakelinsertion hyalinweiß sind, während sie bei dem typischen *A. palmatum* blutrot erscheinen. Die übrigen Merkmale sind die gleichen. Auch KÖLLIKER (1865, *Icones histiol.*, p. 132) erwähnt diese Form: „Polypen farblos, Stock arm an Kalkkörpern, aber viel kompakter als bei *Alcyonium palmatum*.“ Auch sollen sich in ihrer Rinde Stachelkeulen vorfinden.

v. KOCH (1891, Die Alcyonarien des Golfes von Neapel, in *Mitteil. Zool. Station Neapel*, Bd. IX, p. 663—667) führt neben dem von ihm eingehender beschriebenen *Alcyonium palmatum* noch eine zweite Art an: *Alcyonium acaule* MARION, die sich von ersterer folgendermaßen unterscheidet: „Stamm kürzer, breit aufsitzend, weniger reich verzweigt, Gewebe fester. Polypen größer, 12 mm lang bis zur Mundscheibe und bis 3 mm dick. Spicula des Cönosarks plumper.“

Er schreibt folgendes: „Die untereinander in Gestalt, Farbe und Größe, ja selbst hinsichtlich der Kalkkörperchen sehr abweichenden Alcyonien des Mittelmeeres wurden trotz mehrfacher Versuche, sie in mehrere Species zu verteilen, bis in die neueste Zeit unter dem Namen *Alcyonium palmatum* zusammengefaßt. Der einzige Autor, welchem es gelang, 2 Typen herauszuheben, ist MARION, und es scheint mir am besten, ihm vorläufig zu folgen und die Abtrennung eines *A. acaule* anzunehmen.“

Auf sehr einfache Weise suchen VOGT und YOUNG in ihrem Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie diese schwierige Frage zu lösen. Sie beschreiben ein Mittelmeer-alcyonium, von der provençalischen Küste stammend, als *A. digitatum*, und fügen in einer Anmerkung hinzu: „Die verschiedenen, als *A. digitatum*, *palmatum*, *lobatum* etc. bezeichneten Arten sind unserer Ansicht nach nur Varietäten, deren Form und Entwicklung von der Unterlage, dem Reichtum an Nahrung und Baumaterial abhängig ist.“

Glücklicherweise hat dieser Versuch, so differente und von alters her wohl unterschiedene Arten, wie die nordische und die Mittelmeeralcyonie, zu verschmelzen, ohne sich der Mühe einer Beweisführung zu unterziehen, keine Nachahmung gefunden.

In seinen Beiträgen zur Systematik und Chorologie der Alcyonaceen führt MAY (1899, p. 104) 3 Mittelmeeralcyonien an: *A. palmatum* PALL., *A. elegans* MILNE-EDW. und *A. coralloides* (PALL.). Von diesen 3 Arten kommt für uns nur *A. palmatum* in Betracht. *A. elegans* gehört zur Gattung *Paralcyonium*, und *A. coralloides* ist das ehemalige *Symphodium coralloides*, welches ich in der Untergattung *Erythropodium* untergebracht habe.

Ich gehe nunmehr zur Beschreibung des neuen Alcyoniums über.

### ***Alcyonium brioniense* n. sp.**

Die von mir gefundenen Kolonien sind durchweg klein. Die größte, welche ich auch der Beschreibung zu Grunde legen will, und die auf Tafel IV abgebildet ist, mißt 6,8 cm in der Höhe, 5,6 cm in der größten Breite. Der kurze Hauptstamm sitzt auf einer festen Unterlage mit sich verbreiternder Basis auf und zeigt bei allen Exemplaren eine ansehnliche Dicke. Bei dem größten Exemplare erreicht er einen Durchmesser von 3,2 cm. Im unteren Teil ist er vollkommen steril und unverzweigt, im oberen gehen zahlreiche Hauptäste nach allen Seiten hin von ihm ab, die Walzenform haben, am Ende abgerundet und im allgemeinen ziemlich gleichmäßig schlank sind. Nur wenige kurze Seitenäste, meist in rechtem Winkel entspringend, gehen von den Hauptästen ab. Haupt- und Seitenäste sind ziemlich gleichmäßig mit Polypen besetzt, die in einem Abstände von ca. 2 mm voneinander stehen. An meinen konservierten Exemplaren waren die Polypen sehr klein, nur 0,15—0,2 mm hoch. Ich zweifle nicht daran, daß sie bei lebenden Formen beträchtlich größer sind, und daß es sich um Kontraktionszustände handelt; dennoch müssen die Polypen als sehr viel kleiner bezeichnet werden als die von *Alcyonium palmatum*, weil auf Querschnitten durch das Cöenchym der Durchmesser ihrer Gastralräume nur etwa halb so groß ist wie der von *Alcyonium palmatum*. Wir gehen daher nicht fehl, wenn wir die Polypen von *A. brioniense* für höchstens halb so groß wie die von *A. palmatum* einschätzen.

Die Gestalt der Polypen ist etwa becherförmig, sie entspringen aus einem kurzen, kompakten Kelche, der nichts anderes als eine Erhebung des umgebenden Cöenchyms ist. Die Tentakel sind ca. 1 mm lang und besitzen jederseits 8 Pinnulae, von denen die

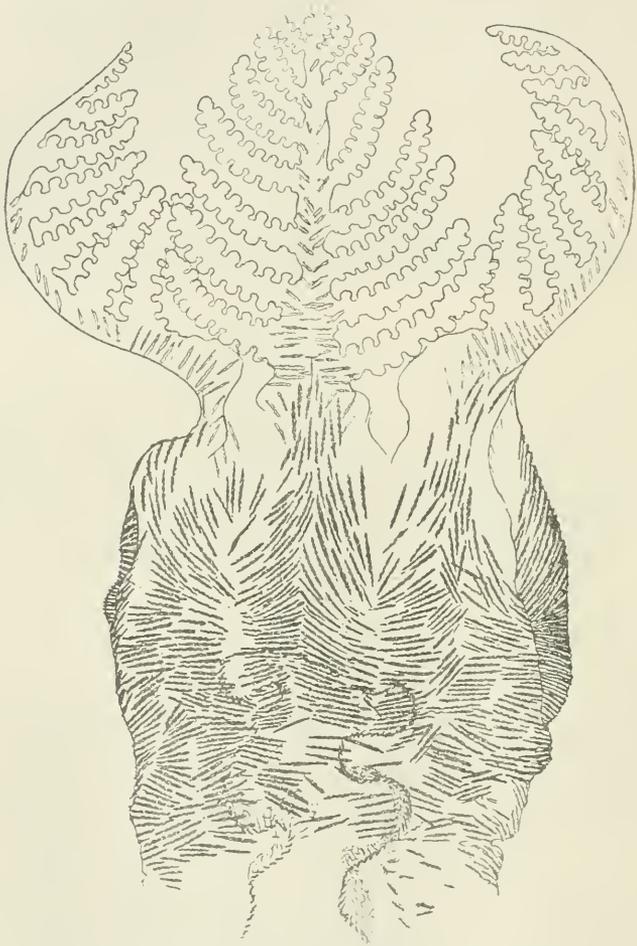


Fig. 1. Polyp von *A. brioniense*. Vergr. 60.

untersten die längsten sind. Das Entoderm geht bis in die Spitze der Pinnulae hinein, an jeder Pinnula sieht man halbkugelige bis konische Vorwölbungen des Ektoderms, die eine Art sekundärer Fiederung hervorrufen. Zum Teil mag diese Erscheinung ein Kontraktionszustand sein.

Ueber Gestalt und Anordnung der Spicula ist folgendes zu berichten. Die Wandung des Polypen ist sehr dicht mit Spicula besetzt, die unten transversal liegen, darüber sich in immer stärker konvergierenden Doppelreihen erheben. Von transversalen



Fig. 2.

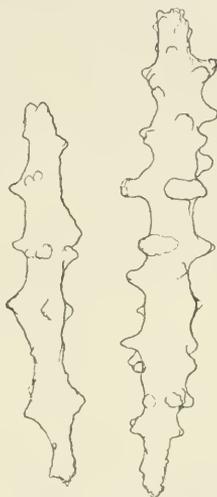


Fig. 3.

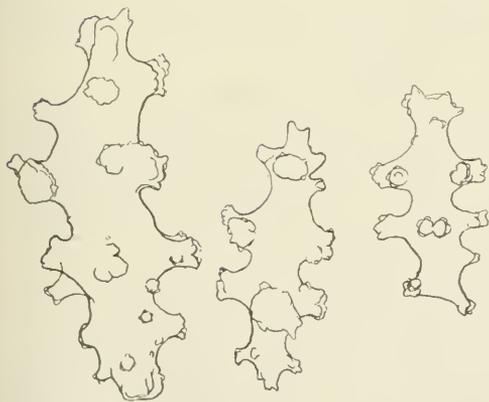


Fig. 4.



Fig. 5.

Fig. 2—5. Spicula von *Aleyonium brioniense*. Vergr. 240.  
Fig. 2 obere Rinde, Fig. 3 obere Rinde, tiefere Schicht, Fig. 4 untere Rinde,  
Fig. 5 Kanalwände.

Spicula mögen ca. 25 übereinander geschichtet sein. Die obersten Spicula der 8 konvergierenden Doppelreihen stehen fast longitudinal und treten in die Achse der Tentakel ein. Diese Polypenspicula

sind schlank, aber kräftig bedornt und bis 0,24 mm lang. In der Tentakelachse liegen, nach oben an Zahl und Größe abnehmend, zwei nach unten konvergierende Reihen breiter, plattenförmiger, gezackter Spicula von ca. 0,1 mm Länge. In der oberen Ast-rinde finden wir, außerordentlich dicht aneinander gelagert, kleine plumpe Spicula von 0,06—0,12 mm Länge und ziemlicher Breite, die mit wenigen großen Dornen besetzt sind (Fig. 2). In einer darunter gelegenen tieferen Rindenschicht werden die Spicula etwas größer (Fig. 3). In der Rinde des Stammes werden diese Spicula noch plumper (Fig. 4). In dem inneren Cöenchym liegen gestrecktere, schlankere Formen von bis 0,25 mm Länge, mit wenigen großen, mitunter gegabelten Dornen besetzt (Fig. 5). Auch die Wand des Schlundrohres ist dicht mit kleinen Spicula erfüllt (s. Abbild. 1). Fast sämtliche Spicula waren intensiv rot gefärbt. Die Farbe der gesamten Kolonie ist dunkel-purpurrot, nur die Tentakel samt oberstem Polypenteil sind hellgelb. Das Cöenchym erwies sich als völlig undurchsichtig.

Die Art fand ich nördlich von der zu den Brionischen Inseln gehörigen kleinen Insel S. Girolamo, wo die Kolonien auf stark zerklüftetem Gestein, sowie losen Felsblöcken in etwa 15 m Tiefe aufsaßen. Sämtliche Exemplare wiesen die gleichen Merkmale auf, und irgend welche Uebergänge zu der bei Triest vorkommenden Alcyonie, die ich in Nachfolgendem kurz skizzieren will, waren in keinem einzigen Falle zu bemerken.

Vergleichen wir zunächst diese Form mit dem typischen *Alcyonium palmatum*, wie es zuletzt v. KOCH (1891) beschrieben hat. Um einige in dieser Arbeit nicht genauer angegebene Verhältnisse kennen zu lernen, habe ich außerdem eine eigene Untersuchung dieser Form an einem von der Zoologischen Station in Neapel gelieferten Exemplare vorgenommen.

Der Aufbau der Kolonie ist insofern verschieden von dem der vorher beschriebenen Form, als die Zahl der Aeste viel geringer ist. Ferner sind die Aeste weniger schlank, und der sterile Stammteil ist sehr viel länger und weniger breit. Die gesamte Kolonie ist mehr oder minder durchscheinend, bei *A. brioniense* dagegen kompakt und völlig undurchsichtig. Die Farbe von *A. palmatum* ist variabel, sie hängt wie bei *A. brioniense* von den Spicula ab und durchläuft eine Skala von farblos bis gelb, fleischfarbig, hellrot bis braunrot. *A. brioniense* ist stets dunkel-purpurrot mit hellgelben Polypen. Die Polypen sind im aus-gestreckten Zustande durchschnittlich 8 mm lang, also mindestens

doppelt so groß. Die Tentakel haben eine ganz andere Form; bei *A. brioniense* inserieren sie breit und laufen nach oben hin spitz zu, bei *A. palmatum* sind sie bis 2 mm lange, nach oben nur wenig an Breite abnehmende Bildungen, deren Ränder nach der Mundseite zu etwas eingekrümmt sind. Auf diesen Rändern sitzen die Pinnulae. An meinem Exemplar waren es jederseits 12. v. Koch, dem ein größeres Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand, gibt 10—14 Pinnulae jederseits an. Die untersten Pinnulae sind sehr klein, etwa warzenförmig, und nach oben hin nehmen sie etwas an Größe zu und werden stumpf konisch. Bei *A. brioniense* ist gerade das umgekehrte Verhalten zu konstatieren. Die untersten Pinnulae sind sehr lang, die obersten kurz. Auch ist die Zahl der Pinnulae geringer und ihre Form, wie die des Tenakels überhaupt, eine ganz andere. In der Tentakelachse liegen bei *A. palmatum* zum größeren Teil transversal angeordnete Spicula, aber nicht in zwei nach unten konvergierenden Doppelreihen, sondern zerstreut. Die Spicula sind schlanke, stark bedornete Spindeln, unten von 0,09 mm Länge, oben etwas kleiner, gelegentlich treten auch 1 oder 2 Spicula in eine Pinnula ein. Die Spicula der Polypenwand sind bis 0,18 mm lange, meist aber kürzere, sehr schlanke, bedornete Spindeln, die einen unter den Tentakeln liegenden Ring bilden. Die Reihenzahl der meist transversal gelagerten Spicula ist verschieden, durchschnittlich mögen es etwa 15—20 sein. Darüber erheben sich in 8 konvergierenden Bündeln lange, bis 0,25 mm erreichende, sehr schlanke Spindeln, nach innen meist ein wenig eingebogen, die sich auf die äußere Seite der Tentakelachse ein gutes Stück weit fortsetzen. v. Koch gibt für diese Spicula eine Länge von 0,4 mm an; an dem mir vorliegenden Exemplare waren sie bei allen untersuchten Polypen etwa nur halb so groß. Unter dem transversalen Spicularing fehlen Spicula der Polypenwand meist völlig. Die Polypenbewehrung von *A. brioniense* ist erheblich davon verschieden. Die transversalen Spicula bedecken die gesamte Polypenwand, und die nach oben konvergierenden treten nur ein kurzes Stück in die Tentakel ein. Ferner sind die Polypenspicula bei *A. brioniense* viel weniger schlank. Die Spicula des Schlundrohres sind bei *A. palmatum* kleine, ca. 0,08 mm lange, kräftig bedornete, schlanke Stäbe. Die Rindenspicula, auch die der Basis, sind sehr schlank, ebenso die der Kanalwände, während bei *A. brioniense* alle Spicula des Cöenchyms kürzer und viel breiter sind.

Aus diesem Vergleiche beider Formen ergibt sich, daß fast in allen Teilen ihrer Organisation Unterschiede vorhanden sind, sowohl im Aufbau wie der Farbe, in der Größe der Polypen wie in deren verschiedenartiger Bewehrung, in der Gestalt der Tentakel, der verschiedenen Zahl und Gestalt ihrer Pinnulae, sowie in der verschiedenen Gestalt der Cöenchymspicula. Eine artliche Trennung erscheint daher geboten.

Wie eingangs erwähnt, ist auch die bei Triest häufige, ganz allgemein als *Alcyonium palmatum* bezeichnete Form nicht identisch mit den Exemplaren, welche mir von Neapel vorliegen. Ich bezeichne sie vorläufig als *A. palmatum forma adriatica*. Der sterile Stammteil ist verschieden hoch, stets aber relativ länger als bei *A. brioniense*.

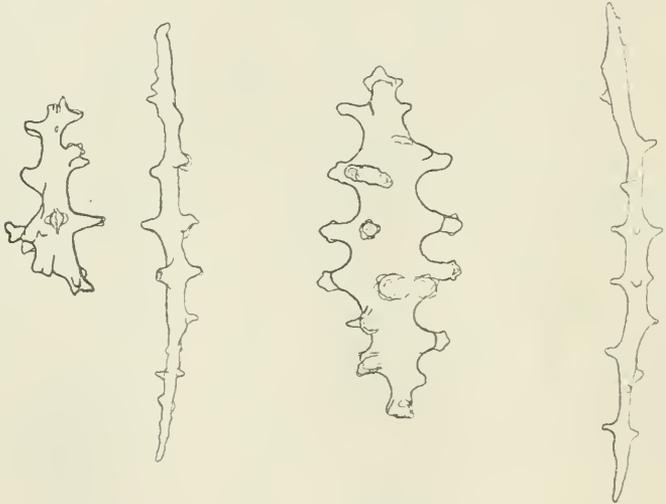


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 6—8. Spicula von *A. palmatum* forma typica. Vergr. 240.  
Fig. 6 obere Rinde, Fig. 7 untere Rinde, Fig. 8 untere Kanalwände.

Die dicken plumpen Hauptäste geben eine Anzahl kurzer abgerundeter Seitenäste ab, die mitunter nochmals dichotomisch gespalten sind. Da die Verzweigung im großen und ganzen in einer Ebene erfolgt, gewinnt die Kolonie das Aussehen einer Hand mit dicken Fingern, und die Bezeichnung „*manus marina*“ paßt auf sie besonders gut. Die Kolonie ist nicht so durchscheinend wie beim typischen *A. palmatum*, aber doch viel durchscheinender als

*A. brioniense*. Die Polypenlänge ist etwa die gleiche wie bei *A. palmatum*. Die Polypenspicula zeigen ungefähr die gleiche Anordnung wie bei letzterer Form und sind ca. 0,24 mm lang. Die Pinnulae, oben und unten nur wenig kürzer als in der Mitte, sind 11—13 an der Zahl. Die Spicula der oberen Rinde sind erheblich kürzer, breiter und kräftiger bedornt als beim typischen *A. palmatum*. Sehr auffällig ist der Unterschied in der Gestalt der Spicula der Stammrinde, die bei der adriatischen Form fast durchweg breite, flache, ca. 0,12 mm lange, 0,06 mm breite Platten

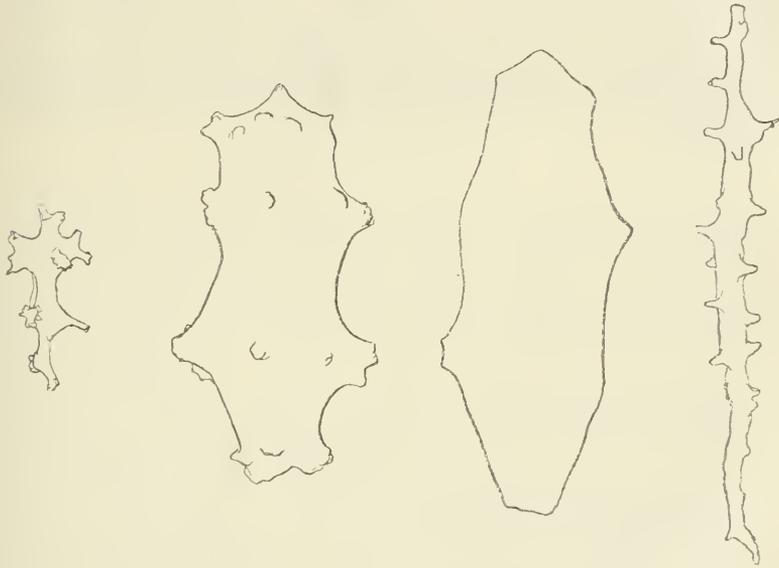


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 9—12. Spicula von *A. palmatum* forma adriatica. Vergr. 240. Fig. 9 obere Rinde, Fig. 10 untere Rinde, Fig. 11 untere Kanalwände, Fig. 12 obere Kanalwände.

darstellen, auf denen sich einige abgeflachte, breite Dornen erheben, während bei der typischen Form die Spicula meist viel schlanker, stäbchenförmiger und mit hohen gezackten Warzen versehen sind. Ähnliche, fast glatte und ovale Platten liegen auch im unteren Teile der Kanalwände bei der Triester Form, bei der Neapler Form dagegen sind es sehr lange, schlanke bedornte Stäbe. In den oberen Kanalwänden finden sich bei beiden Formen lange, schlanke Stäbe vor.

Die Färbung der Triester Exemplare war meistens ein kräftiges Ockergelb bis Orange gelb, im unteren Teile trat mitunter ein

rötlicher Anflug auf, der Stiel war heller, oft weiß gefärbt, und die Polypen waren durchscheinend weißlich.

Noch reicht mein Material nicht aus, um zu entscheiden, ob hier eine Lokalform vorliegt, jedenfalls habe ich die typische Form, wie sie bei Neapel vorkommt, in dem von Triest stammenden Materiale nie angetroffen. Es erscheint mir lohnend, die Frage weiter zu verfolgen, ob und welche Lokalvarietäten von *A. palmatum* in den verschiedenen Gegenden des Mittelmeergebietes vorkommen, doch muß ich mit dieser Arbeit noch warten, bis ich ausreichendes Material gesammelt habe. In dieser kleinen Untersuchung kam es mir hauptsächlich darauf an, eine in allen wichtigen Artmerkmalen abweichende Form, wie sie *Alcyonium brioniense* darstellt, von *Alcyonium palmatum* abzutrennen.

---

## Zur Frage nach der Entstehung und Regenerationsfähigkeit der Milz.

Von

**Dr. Marie Daiber,**

Assistentin am zoologisch-vergleichend anatomischen Laboratorium  
beider Hochschulen in Zürich.

Hierzu Tafel V—VIII.

---

Die Anregung zu vorliegender Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Professor Dr. ARNOLD LANG. Sie wurde in der Absicht unternommen, innere Organe der Amphibien auf eine ihnen etwa zukommende Regenerationskraft hin zu prüfen.

Die Untersuchung bezieht sich ausschließlich auf *Siredon pisciformis*. — Die zunächst speziell an der Milz angestellten Versuche fielen über Erwarten günstig aus.

Zur Beurteilung der histologischen Verhältnisse der erhaltenen Regenerate sodann wurde selbstverständlich die normale Milz vergleichsweise herbeigezogen. Aber es ist schwer, an dem fertig aufgebauten Organ sich Klarheit zu verschaffen auch nur über die wichtigsten der hier sich aufdrängenden Fragen: Wie kommt das Reticulum zu stande? Steht es in einem genetischen Zusammenhang mit den freien Elementen, die seine Maschen beherbergen? Und diese selbst, die roten und die weißen Blutkörperchen, haben sie nur dieselbe Lokalität als Bildungsstätte, ja vielleicht dies sogar nur scheinbar, oder aber führen ihre Entwicklungsreihen zurück auf eine gemeinsame Stammform?

Um bessere Klarheit zu gewinnen, bemühte ich mich, die ersten Entwicklungsanfänge der Milz zu verfolgen. Es brauchte darauf um so weniger verzichtet zu werden, als die zur Zeit darüber vorliegenden Angaben nicht diejenige Uebereinstimmung zeigen, welche eine nochmalige Untersuchung als unnütz müßte erscheinen lassen.

Demnach wird die Rede sein müssen 1) von der Regeneration der Milz des Axolotl, 2) von der Ontogenie und 3) von der Histogenese der diesem Organ eigentümlichen Elemente.

Die normale, jugendliche Milz des Axolotl hat die Form eines Schnitzes, dessen gewölbte Seite nach außen gekehrt ist, während die scharfe innere Kante durch ein kurzes Mesenterium, in welchem die Hilusgefäße verlaufen, am Magen verankert erscheint. Längsachse von Milz und Magen verlaufen parallel. Bei jungen, albinotischen Larven sieht man das intensiv rote, relativ große Organ links durch die Körperwand durchschimmern.

Auf die bedeutsame und eigenartige Aufgabe, welche der Urodelenmilz zukommt, haben zuerst BIZZOZERO und TORRE (1882) hingewiesen, welche beim Studium der Blutbildungsstätten in den verschiedenen Wirbeltierklassen zu der Erkenntnis gelangten, daß bei den Urodelen die Neubildung, bezw. Vermehrung der roten Blutkörperchen durch indirekte Teilung in der Milz stattfindet. Das Knochenmark kommt für diese niederen Amphibien nicht in Betracht, indem das wenige, was überhaupt vorhanden ist, nur aus Fettgewebe besteht, und der Merkmale eines blutbildenden Organs durchaus entbehrt.

Die Urodelen waren somit die ersten Tiere, bei welchen im normalen, erwachsenen Zustand eine hämatopoetische Funktion der Milz festgestellt wurde. Doch sprachen die genannten Autoren schon damals die Vermutung aus, daß auch bei den Fischen die Milz als blutbildendes Organ anzusprechen sei.

In einer bald darauf publizierten Arbeit wiesen BIZZOZERO und TORRE (1884) dann noch auf die interessante Tatsache hin, daß bei den Urodelen — unbeschadet der Milz als Hauptbildungsstätte — auch im zirkulierenden Blut noch junge, sowie in indirekter Teilung begriffene Formen roter Blutkörperchen zu finden sind, wenn auch in relativ geringer Zahl, verglichen mit dem eigentlichen Blutbildungsorgan. In frühen Embryonalstadien ist bekanntlich bei allen Wirbeltieren der Vorgang der Blutzellenvermehrung an das zirkulierende Blut gebunden. Als „Nachklang“ dieses Embryonalzustandes finden sich nun hier im Blut des Erwachsenen noch junge und sich teilende Elemente — übrigens nicht nur bei den Urodelen, sondern schon bei den Fischen, wie ohne weiteres zu vermuten, und andererseits noch bei Anuren und Reptilien. — Bezüglich aller weiteren Details sei auf das wertvolle Referat von OPPEL (1892) verwiesen, in dem die Resultate

der überaus zahlreichen Untersuchungen über Blutbildung gesichtet und übersichtlich zusammengestellt sind.

Wenn somit der Urodelemliz eine hämatopoetische Bedeutung zukommt, wenn dieselbe, noch im erwachsenen Zustand, als vornehmste, um nicht zu sagen einzige Blutbildungsstätte funktioniert, so schien es nicht aussichtslos, dieselbe auf eine etwaige Regenerationsfähigkeit hin einer Prüfung zu unterziehen.

Es wurde zu diesem Zweck bei ca. 100 Axolotllarven die Milz extirpiert.

**Operationsmethode:** Bei älteren Tieren (5—9 cm Länge) erwies sich Aether als das brauchbarste Narkotikum. Ungefähr 8 ccm Aether auf 300 ccm Wasser bewirken in 10—15 Minuten eine für die Operation genügende Narkose und eine nach derselben noch durch mehrere Stunden anhaltende relative Bewegungslosigkeit, was für den Verlauf der Wundheilung nicht ohne Bedeutung ist. Die narkotisierten Tiere wurden auf feuchte Watte gebettet und unter der Zeißschen Präparierlupe weiterbehandelt. Ungefähr in der Mitte der linken Körperseite, links neben der dorso-lateral gelagerten, von außen gut wahrnehmbaren Milz wurde auf eine möglichst kurze Strecke durch einen Scherenschnitt die Körperwand durchtrennt und die Leibeshöhle eröffnet, sodann die Milz mittels einer feinen Sonde zum Herausgleiten veranlaßt und am Hilus losgelöst.

Eine Unterbindung der Gefäße erwies sich als überflüssig, ebenso kann von dem anfangs geübten jedesmaligen Auskochen der Instrumente ohne Schaden Abstand genommen werden, peinlichste Reinhaltung derselben natürlich vorausgesetzt.

Die Wunde wurde mittels sterilisierter Seide geschlossen.

Nach der Operation werden die Tiere am besten in ein gut bepflanztes Aquarium gebracht, wo sie, wie gesagt, noch stundenlang fast regungslos verharren, so daß bei einiger Vorsicht die erwünschte Seitenlage auf der unverletzten, rechten Körperseite für genügend lange Zeit gesichert ist. Will man im Gedanken an spätere Schnittserien das verhängnisvolle Verschlucken von Sand und Steinchen mit Sicherheit eliminieren, so genügt auch eine große Schale mit frischem, aber temperiertem Wasser, worin lebhaft assimilierende Wasserpflanzen in reicher Menge vorhanden sind, als Aufenthaltsort. Wasser sowohl als Pflanzen müssen jedoch in diesem Fall häufig gewechselt werden.

Meist wird der Eingriff auf das allerbeste ertragen. Nur in ganz seltenen Fällen war am 2. Tag noch eine gewisse

Mattigkeit der Versuchstiere wahrzunehmen, und 2—3mal kam es vor, daß eine Naht nicht tief genug geführt war, bei den Bewegungen des Tieres ausriß, was einen Vorfall des Darmes zur Folge hatte, woran dann das Tier rasch zu Grunde ging. Dieses Vordrängen des Darmes zu verhüten ist bei ganz jungen Tieren äußerst schwierig. Die jüngsten Larven, die Verwendung fanden, besaßen eine Länge von 2 cm. Die große Zartheit der Gewebe verbietet hier von vornherein ein Vernähen der Wunde, auch mit dem feinsten hierfür zu Gebote stehenden Material. Und doch ist die Benutzung junger Stadien sehr verlockend, da das Tier nachher in toto fixiert und verarbeitet werden kann. Man kann der Gefahr des Darmvorfalles allerdings dadurch aus dem Wege gehen, daß man den Schnitt nicht parallel der Längsachse des Körpers führt, sondern schräg über die Milzgegend, von hinten-unten nach vorn-oben, allein dann decken sich zum Teil Schnittwunde der Körperwand außen und Regenerationsstelle innen, was für die spätere Untersuchung ungünstig ist. Auch Wundverklebungen mittels Kollodiums oder Gelatine sind selten von befriedigendem Erfolg, und es ist wohl am besten, man opfert bei Heranziehung möglichst junger Stadien von vornherein einen gewissen Prozentsatz der Versuchstiere. Bei der Mehrzahl wird die Operation stets gelingen und die Wunde anstandslos verheilen. Es mögen dabei wohl individuelle Verschiedenheiten, momentane Ernährungszustände und ähnliches, eine Rolle spielen. Auch ist es trotz sorgfältigen Bemühens nicht möglich, bei allen Tieren diejenige, genau gleiche, Schnittführung zu erzielen, die für die Verheilung am vorteilhaftesten wäre<sup>1)</sup>.

Als Narkotikum für junge Larven (2—5 cm Länge) wurde mit bestem Erfolg Cocain angewandt (5 Tropfen einer 5-proz. Lösung auf 30 cem Wasser).

Die größte Schwierigkeit für das Gelingen einer einwandfreien Operation liegt in der überaus großen Zartheit und „Zerfließlichkeit“ der Milz selbst. Ihr Gewebe ist bei den jungen Larven außerordentlich mürbe und reißt bei der geringsten Quetschung ein. Es gelingt nicht in allen Fällen, das Organ zu entfernen ohne geringe Blut- bzw. Substanzverluste. Es

---

1) Eine nach BETHE's Angaben angefertigte „Fingerschere“ leistete bei diesen jüngsten Larven sehr gute Dienste. BETHE, A., Das Nervensystem von *Carcinus Maenas*. Arch. mikr. Anat., Bd. I, 1897.

könnte sich dabei eventuell um Partikelchen des Milzgewebes selber handeln, allerdings um mikroskopisch kleine, denn was unter der Präparierlupe wahrgenommen werden kann, muß natürlich sorgfältig entfernt werden. Sehr häufig jedoch gelingt die Exstirpation ohne jede Verletzung des Milzgewebes. Ich glaube daher nicht, daß solche etwaige abgesprengte kleinste Gewebepartikelchen für die späterhin eintretende Milzregeneration verantwortlich gemacht werden müssen. Auch ist es schwer vorstellbar, wie solche, vielleicht durch Gleiten zwischen die Lungen dem Auge entzogenen kleinsten Milztrümmer wieder an ihren alten Platz gelangen sollten, um dort sich anzusiedeln als Ausgangspunkt für die Bildung einer neuen Milz, womit dann der zu beobachtende Regenerationsvorgang auf die Stufe einer allerdings sehr intensiven Gewebsregeneration herabsinken würde.

Die Milz wird beim Axolotl nicht nur an der normalen Stelle, sondern auch annähernd bis zur ursprünglichen Größe regeneriert. Vollkommen wurde letztere in den beobachteten Fällen nie erreicht. Es kam wohl bei vereinzelt. Exemplaren vor, daß die Längenausdehnung des Regenerates derjenigen der normalen, exstirpierten Milz kaum nachstand, allein dabei ist zu bemerken, daß in allen Fällen, wo dieses Maß vom Regenerat erreicht wird, es sich nicht um eine einheitliche Milz handelt, sondern um mehrere, um 2—3 hintereinander liegende, je durch einen Spalt, bzw. einen größeren Zwischenraum voneinander getrennte Regenerate. Die absolute Länge derselben würde kaum  $\frac{2}{3}$  der normalen Milz betragen, während deren Breite der normalen in vielen Fällen nahezu gleichkommt.

Die Tendenz eines multiplen Auftretens des Milzregenerates ist bei den allermeisten Exemplaren zu konstatieren, sei es, daß geradezu einzelne Milzen sich präsentieren, sei es, daß an dem einen vorhandenen Regenerat tiefe Einkerbungen eine multiple Anlage verraten, oder erst das mikroskopische Bild diesen Zustand enthüllt.

Diese verschieden stark ausgesprochene Neigung zur multiplen Ausbildung tritt nun allerdings nicht in der Art auf, daß, entsprechend dem jeweiligen Alter des Regenerates, zuerst völlig getrennte, dann successiv verschmelzende Milzen auftreten würden. Es konnte in dem Verhältnis dieser zwei Punkte zueinander keine Gesetzmäßigkeit erkannt werden. Immerhin bekommt man den Eindruck, daß der Prozeß im einzelnen Fall so verläuft, daß von verschiedenen Zentren aus Neubildungen ihren Ausgang nehmen,

die dann früher oder später, vielleicht auch überhaupt nicht, zum Zusammenfließen gelangen. Ob der Prozeß diesen Abschluß findet, könnte unter anderem vielleicht von der, wenn man so sagen darf, zufälligen geringeren oder größeren Distanz der einzelnen Regenerationsherde voneinander abhängen.

Die Richtigkeit dieser Annahme ist schon deshalb schwer zu beweisen, weil jedes einzelne Versuchstier eben nur ein einziges Mal dem Beobachter zur Verfügung steht. Ob die zu einem gewissen Zeitpunkt getrennt sich vorfindenden Regenerate bei dem betreffenden Individuum sich später noch vereinigt hätten, ist nicht feststellbar, da, wie gesagt, das Alter des Regenerates, d. h. die Größe des seit der Exstirpation verflossenen Zeitraums hierbei keine ausschlaggebende Rolle zu spielen scheint und jedenfalls nicht den einzigen Faktor darstellt.

Daß die normale Milz in mehreren getrennten Portionen auftritt, ist nach WIEDERSHEIM (1906) ein bei Fischen häufiges Vorkommnis. Auch für Schlangen werden ähnliche Befunde angegeben. Beim Axolotl war unter den operierten oder sonst zur Beobachtung gelangenden Exemplaren eine solche Ausbildung nicht zu konstatieren.

Fig. 1 zeigt in einer Umrißzeichnung 3 auf der Magenwand gelagerte, durch Zwischenräume voneinander getrennte Regenerate, von oben gesehen. Von der Seite betrachtet, erscheinen dieselben durch ein Mesenterium beträchtlich vom Magen abgehoben. Fig. 2 stellt die 2 vorderen Regenerate in dieser Lage dar. Sie stammen vom ältesten der zur Verwendung gelangten Versuchstiere. Dasselbe wurde 1 Jahr nach Exstirpation der Milz getötet.

Für die spätere histologische Untersuchung wurde das Material folgendermaßen weiterbehandelt: Bei größeren Tieren (5—15 cm) wurde in Aethernarkose der Magen samt den daran haftenden Regeneraten herausgenommen und sofort in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Von diesen Präparaten wurden nach Aufhellung in Zedernholzöl — zur späteren leichteren Orientierung — bei Lupenvergrößerung mittels Zeichenprismas, Umrißzeichnungen angefertigt (Fig. 1 u. 2). Kleine Tiere wurden in toto fixiert. In beiden Fällen wurden Schnittserien angefertigt.

Die konstantesten und schönsten Resultate ergab eine Fixierung mit kalt gesättigter Sublimatlösung unter Zusatz einiger Tropfen Eisessig, besonders bei darauf folgender Färbung mit Safranin, das nach 24-stündiger Einwirkung mit „Jodpikrinalkohol“ differenziert wurde (ca. 15 Tropfen Jodtinktur auf 100 ccm

einer 1-proz. Lösung von Pikrinsäure in Alkohol abs.). Auch DELAFIELDSches Hämatoxylin, kombiniert mit Pikrinsäure, ergab bei den jüngsten Stadien sehr klare Bilder. In einzelnen Fällen kam die HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylinmethode zur Anwendung.

Bevor über die Resultate der histologischen Untersuchung berichtet wird, soll hier auf die schon früher angestellten Versuche über Regenerationsvorgänge an der Milz hingewiesen werden.

Es finden sich in der Literatur einige wenige Angaben über Milzoperationen zwecks Untersuchung etwaiger Regenerationserscheinungen: ELIASBERG (1893) wollte prüfen, ob die Milz beim erwachsenen Säugetier mit der Blutregeneration etwas zu tun habe, ob die in früher Embryonalperiode vorübergehend diesem Organ zukommende, hämatopoetische Fähigkeit vielleicht schlummernd vorhanden sei auch dann noch, wenn das Knochenmark ausschließlich die Funktion der Blutbildung übernommen hat. Er fand beim Hund nach ausgiebigem Aderlaß die Milz mehr oder weniger vergrößert, intensiv rot und durch einen Reichtum an kernhaltigen roten Blutkörperchen ausgezeichnet. Bei totaler Exstirpation erschien an Stelle der Milz keinerlei drüsiges Gewebe, auch kein Narbengewebe. Nach partieller Entfernung erschien der Milzstumpf in einem Fall vergrößert (nach 2 Monaten), in einem anderen Fall ohne Veränderung (nach 17 Tagen).

Daß die Milz der Säugetiere während des extrauterinen Lebens „eine wichtige Bildungsstätte roter Blutkörperchen“ werden kann, hatten schon BIZZOZERO und SALVIOLI (1879) durch eine Reihe von Versuchen experimentell bewiesen: bei Hunden und Meerschweinchen, welche großen Blutverlusten unterworfen wurden, konnten sie nach wenigen Tagen im Parenchym der angeschwollenen Milz einen großen Reichtum an kernhaltigen roten Blutkörperchen konstatieren. Solche kernhaltige Jugendformen fanden sich wohl auch im Knochenmark, aber nicht im zirkulierenden Blut, so daß sie also nicht in die Milz eingeschwemmt sein konnten.

GRIFFINI und TIZZONI (1883) entfernten beim Hund Milzstückchen von 4—5 mm und konstatierten eine Neubildung des fehlenden Milzparenchyms, ausgehend von embryonalem Bindegewebe, das vom Epiploon stammte, in einzelnen Fällen außerdem eine Produktion von Knötchen auf der Milz und dem Netz.

Speziell bei Amphibien hat PHISALIX (1885) nach Exstirpation der Milz bei Triton und Rana nach Verlauf von 2 Monaten das Auftreten von Milzknötchen („nodules spléniques“) beobachtet,

welche dieselbe Struktur zeigten, wie die normale Milz, und zwischen den Blättern des am Magen inserierenden Mesenteriums gelagert waren.

Von einer Organregeneration könnte also höchstens in diesem letzten Fall gesprochen werden. In den übrigen erwähnten Fällen handelt es sich wohl mehr um Gewebsregeneration, bezw. um Hypertrophie des durch das Experiment (Aderlaß) gereizten, zu intensiverem Funktionieren angeregten Organs.

Wenn aber beim Axolotl nach totaler Milzexstirpation dieses Organ in geringerer oder größerer Vollkommenheit wieder erscheint, so ist dies nicht nur die Reparation eines Gewebsdefektes, und man muß sich fragen, was über die Regeneration innerer Organe bei Wirbeltieren überhaupt bekannt ist.

Was speziell die Amphibien anbetrifft, so hat bekanntlich WEISMANN (1903) beim Triton verschiedene innere Organe einer Prüfung in diesem Sinne unterzogen, Stücke der einen Lunge, des Ovidukts oder des Samenleiters entfernt, aber stets mit negativem Erfolg. Niemals trat ein Ersatz der in Verlust geratenen Teile auf<sup>1)</sup>.

MAXIMOW (1899) stellte beim Frosch Versuche über Hodenregeneration an und kam zu dem Resultat, daß nach Hodenverletzungen keinerlei Regeneration eintritt. PUGNAT (1900) dagegen, welcher beim Kaninchen die Hälfte des Ovars in der Richtung des größten Durchmessers entfernt hatte, fand nach 40 Tagen das Organ wieder von normaler Form und Struktur. Von dem Rest des bei der Operation verschonten Keimepithels aus hatte sich neues Keimepithel gebildet, das sich auch an der Produktion von Eiern lebhaft beteiligte.

So spricht sich denn auch BARFURTH (1903) in seinem Referat über Regeneration in HERTWIGS Handbuch der Entwicklungsgeschichte dahin aus: „Die Angaben über Regeneration innerer Organe sind sehr widerspruchsvoll.“

1) Angeregt durch diese Versuche, habe ich bei ca. 24 Axolotllarven im Anschluß an die Milzexstirpation die distale Hälfte der leicht zugänglichen linken Lunge weggeschnitten, ohne daß in einem einzigen Fall Regenerationserscheinungen sich gezeigt hätten, auch wenn die Milz völlig unversehrt belassen wurde. Höchstens war eine Aufblähung des rundlich geschlossenen Lungenstumpfes zu beobachten, wie sie auch von WEISMANN konstatiert und als mechanische Erweiterung infolge Einpressens von Luft gedeutet worden ist. — Der Zeitraum zwischen Operation und Untersuchung betrug allerdings nie mehr als 7 Wochen, in den meisten Fällen weniger.

Es liegt mir natürlich vollkommen fern, diese „Widersprüche“ lösen zu wollen, was ebenso anmaßend wie aussichtslos wäre. Auch ist es gewiß töricht, aus einer einzelnen Beobachtung verallgemeinernde theoretische Schlüsse ziehen zu wollen. Immerhin konnte ich der Forderung nicht aus dem Wege gehen, mich mit der Tatsache auseinanderzusetzen, daß bei den Amphibien die Milz regeneriert wird, während bei anderen inneren Organen diese Kraft versagt. Doch wird besser erst am Schluß auf diesen Punkt einzugehen sein.

## I. Die Entstehung der Milz beim Axolotl.

Ueber die Herkunft und erste Entwicklung der Milz liegen in der Literatur folgende Angaben vor:

Nach MAURER (1890) ist die Milz entodermalen Ursprunges. Er fand bei *Rana* bei jungen Stadien (4 mm Mund-Afterlänge) zahlreiche Mitosen im Darmepithel, und zwar neben anderen, die ohne weiteres mit dem Längenwachstum des Darmes in Beziehung gebracht werden konnten, auch solche, deren Äquatorialplatte parallel der Längsachse des Darmes orientiert war, die also ein Mehrschichtigwerden der Darmwand zur Folge haben mußten. Da ein solches niemals eintrat, war an ein Austreten der neugebildeten Zellen aus dem epithelialen Verbande zu denken, und MAURER fand auch in der Tat unter dem Darmepithel, im Bindegewebe große, rundliche Zellen. Diese ersten „lymphatischen“ Zellen wären also direkte Abkömmlinge des Darmepithels und hätten mit dem Bindegewebe, in dem sie sich später vorfinden, keinen genetischen Zusammenhang. Diese vom Entoderm abgeleiteten Rundzellen „infiltrieren die Scheiden der Darmarterien“ und gelangen so in die Nähe des Abganges der Arteria mesenterica von der Aorta. Eine kleine Anhäufung solcher Rundzellen, dem Stamm der Art. mes. aufsitzend, repräsentiert die Anlage der Milz.

Für Urodelen (*Siredon* und *Triton*) gab MAURER einen ähnlichen Bildungsmodus an. Auch hier bezieht die Milz ihr Zellmaterial aus dem Epithel des Darmes, speziell des Magens, und dienen wiederum die Arterienscheiden als „Weg“, auf dem die vom Entoderm gelieferten Elemente an ihren Bestimmungsort gelangen.

(Die Milz lagert hier, zum Unterschied von den Anuren, nicht dem Stamm der Arteria mesenterica auf, sondern deren vorderen Ästen, die den Magen versorgen.)

Dieser Befund hat wenig Bestätigung gefunden. Einzig WORT (1897) ist für eine entodermale Herkunft der Amphibienmilz eingetreten, und zwar besteht nach ihm bei Siredon und Triton „ein inniger, wahrscheinlich genetischer Zusammenhang“ der Milz mit der dorsalen Pankreasanlage. „Ihren speziellen Charakter allerdings bekommt die Milz erst später durch Eindringen mesenchymatöser Elemente von der Magengegend her.“

Diese Annahme einer genetischen Zusammengehörigkeit von Milz und Pankreas erinnert an eine Angabe von KUPFFER (1892), der bei *Accipenser* und *Amocoetes* eine Entstehung der Milz aus dem Pankreas beobachtet hatte: die linke Hälfte des Pankreas dorsale wird geradezu „splenisiert“, indem von einem zwischen die Mesenterialblätter wachsenden Drüsenschlauch einzelne Zellen sich loslösen, abrunden und zu einem lymphoiden Komplex vereinigen.

Für einen epithelialen Ursprung der Milz schien WORT auch der Umstand zu sprechen, daß er die Milzanlage junger Stadien mit einem Lumen ausgestattet fand, das keine Blutkörperchen, sondern eine sekretartige Masse beherbergte.

Wenn von einem entodermalen Ursprung der Milz die Rede ist, so muß hier vielleicht auch eine kurze Bemerkung Erwähnung finden, die in GOETTES (1875) Werk über die Entwicklungsgeschichte der Unke zu finden ist. Ueber die Milz ist folgendes angegeben: „Nur an einer Stelle entsteht im Visceralblatt ein besonderes Organ, die Milz. Sie hat keine ursprünglich morphologische Anlage, sondern erscheint im Mesenterium des Mitteldarms, nahe der Wurzel der Arteria mesenterica als ein flaches Häufchen indifferenter rundlicher Zellen mit granuliertem Kern, direkte Abkömmlinge der Dotterbildungszellen.“ Dotterbildungszellen aber nennt GOETTE Elemente, welche noch nicht fertige Blutzellen sind, sondern noch verschiedene Gewebe bilden können, andererseits aber nicht aus dem eigentlichen Keim, sondern von den Dotterzellen abstammen. Sie werden charakterisiert als „kugelförmig, oder oval, groß, ohne alle Fortsätze und Spitzen, und vollständig mit Dotterplättchen erfüllt“.

Des weiteren sind die Angaben über eine entodermale Entstehung der Milz nicht bestätigt worden. Die meisten Untersucher betonen ausdrücklich die Unhaltbarkeit einer solchen Annahme.

Unter anderem auch bei Siredon hat KOLLMANN (1900) nachgewiesen, daß weder das Entoderm des Darmes noch die Zellen

des Pankreasepithels an der Bildung der Milz beteiligt sind: „sie entsteht weder durch Wanderung losgetrennter Entodermzellen, noch durch Splenisierung von Drüsenzellen oder entodermaler Divertikel des Pankreas“ — „sie tritt vielmehr unabhängig im Urdarmgekröse auf, in Form eines Milzhügels, in welchem alsbald zahlreiche Gefäße sichtbar werden“. — „Mesoderm wird dadurch splenisiert.“

KOLLMANN'S Untersuchung bezieht sich auf den Maulwurf, den Affen und den Menschen.

Ebenso betont RUFFINI (1899) in einer kurzen Mitteilung über die Milzentwicklung bei *Rana*, daß auch hier weder die Zellen des Darmepithels, noch des Pankreas am Aufbau der Milz beteiligt sind, dieselbe ist vielmehr auf das Mesenchym zurückzuführen, speziell dasjenige der Wandung der Arteria coeliacomesenterica.

Auch für die Ganoiden ist, im Gegensatz zu v. KUPFFER — der, wie oben erwähnt, einen entodermalen Ursprung angibt — von PIPER (1902a) gezeigt worden, daß bei Entstehung der Milz weder das Entoderm, „noch viel weniger das Pankreas“ eine Rolle spielt, dieselbe vielmehr aufs engste mit dem Pfortadersystem verknüpft ist. Sie erweist sich nach PIPER als „verdichteter, eigentümlich differenzierter Mesenchymherd in der Wandung der Vena subintestinalis“, zu welchem Gefäß die Milzanlage bei *Amia* dauernd sehr enge Beziehungen behält.

Dieser Befund weist die schönste Uebereinstimmung auf mit einer Darstellung von LAGUESSE (1890), welcher in einer eingehenden Untersuchung über „die Entwicklung der Milz bei den Fischen“ (*Acanthias*, *Forelle*) dazu gelangt war, die Milz geradezu als einen „retikulierten Venensinus“, als „Divertikel des Pfortadersystems“ zu bezeichnen.

Eine gewissermaßen vermittelnde Stellung nimmt CHORONSCHITZKY (1900) ein: er hält eine Beteiligung entodermaler Zellen an der Milzanlage für möglich in dem Sinn, daß ein Teil der freien Mesenchymzellen, welche nach ihm beim Aufbau der Milz in Betracht kommen, immerhin entodermalen Ursprunges sein könnten. CHORONSCHITZKY fand bei *Salamandra maculosa* die erste Milzanlage repräsentiert durch einen, dem linken Visceralblatt des Mesogastrium eng anliegenden, dorso-ventral etwas abgeplatteten Herd verdichteten Mesenchymgewebes. Dieses Mesenchymgewebe besteht — wie das übrige Mesenchym — aus freien und fixen Zellen. Die ventrale Fläche desselben berührt das

spärlich vorhandene Darmmesenchym. Das Mesothel des Visceralblattes besteht an Stelle der Milzanlage, und nur da, aus einer unregelmäßigen Reihe polygonaler Embryonalzellen. Ihr Gefüge ist locker, „zerrissen aussehend“. Mitosen sind gegen das Mesenchym gerichtet. Die freien Mesenchymzellen vermehren sich durch mitotische Teilung von freien Mesenchymzellen, von Mesothelzellen und von Entodermzellen. CHORONSCHITZKY sah „ganze Züge“ von Entodermzellen das „Zirkulärgewebe“ durchwandern (so nennt CHORONSCHITZKY das noch nicht zur Muscularis differenzierte Darmmesenchym) und so zur Vermehrung des Mesenchyms beitragen. CHORONSCHITZKY glaubt, daß bei Salamandra noch zur Zeit der Milzanlage entodermale Zellen ins Mesenchym übergehen und so auch am Milzaufbau sich beteiligen. Bewiesen wäre diese Beteiligung entodermaler Elemente dann, wenn etwa die in Betracht kommenden Zellen durch den Besitz von Dotterplättchen ihre Herkunft verraten würden. Die Entodermzellen sind nämlich auf diesem Stadium noch mit Dotter beladen. CHORONSCHITZKY meint aber, ihre Abkömmlinge bekommen eben so wenig Protoplasma mit, daß sich damit das Fehlen von Dotterplättchen erklärt, und aus dem negativen Befund kein Schluß gezogen werden kann.

Alle übrigen Untersucher der Amphienmilz gelangten zu dem Resultat, daß deren Ursprung im Mesoderm zu suchen sei. Es ist zu betonen, daß dabei Mesoderm im weitesten Sinne zu verstehen ist, inbegriffen Mesenchym, und es müßte dann allerdings, um völlige Klarheit zu gewinnen, in jedem einzelnen Fall noch nachgewiesen werden, daß an der Mesenchymbildung keine entodermalen Elemente beteiligt sind — es sei denn, daß man sich von vornherein der Definition von ZIEGLER (1888) anschließt, nach der der Ausdruck Mesenchym in der Embryologie nur dann beizubehalten wäre, „wenn man mit demselben kein Merkmal verbindet als dasjenige mesodermaler Zellen, von embryonalem Charakter, welche nicht in epithelialem Verbande stehen“.

Es kommt hier besonders noch eine Untersuchung von PINTO (1904) in Betracht, welcher unter Heranziehung von Vertretern der verschiedenen Wirbeltierklassen zu einem Einblick in die Entwicklungsvorgänge bei der Bildung der Vertebratenmilz zu gelangen suchte. In der Klasse der Amphibien sind nur die Anuren berücksichtigt. Bei *Bufo viridis* fand PINTO eine Anhäufung mesenchymatöser Elemente, welche die Wurzel der Arteria mesenterica umhüllen, sich stark vermehren und an einer bestimmten

Stelle einer kleinen Erhebung den Ursprung geben. Das ist der Anfang der Milz. PINTO wurde zu der Ueberzeugung geführt, daß die Milz der Wirbeltiere stets mesenchymatösen Ursprunges ist, daß wohl in vielen Fällen das Cölomepithel, aber niemals entodermale Elemente, Darmepithel oder Pankreas an ihrem Aufbau sich beteiligen.

Auch einer mehr indirekten Beteiligung des Entoderms, durch Beisteuer von Elementen zum Mesenchym überhaupt, wird nicht das Wort geredet. In der Epoche, wo die betreffenden Rundzellen die Milz bilden, sind sie Mesenchym zu nennen, welches auch ihre ursprüngliche Herkunft sei.

CHORONSCHITZY (1900) dagegen glaubt, daß, wie schon früher für Urodelen angegeben, so besonders auch bei den Anuren die Anteilnahme des Entoderms an der Bildung des Darmmesenchyms eine außerordentlich rege ist: „doch ändert das nicht im mindesten das allgemeine Gesetz von der Entstehung der Milz aus einem mit dem linken Visceralblatt verbundenen Mesenchymherd“. Als „Keim-epithel“ der Milzanlage ist das Mesoderm zu betrachten, indem aus einem ganz bestimmten Abschnitt des Mesothels Zellen aus dem Verband austreten, die Form runder Embryonalzellen annehmen, mit den darunter liegenden, sich gleichfalls vermehrenden Mesenchymzellen identisch erscheinen und so den Anstoß zur Ausbildung eines dem linken Visceralblatt dicht anliegenden Mesenchymherdes geben. An dem Zustandekommen dieses Mesenchymherdes nimmt aber auch das Entoderm „passiv und gewissermaßen zufällig“ teil durch eine, unter Umständen sehr ergiebige Abgabe von Zellenmaterial an das Darmmesenchym überhaupt.

Was sonstige Untersuchungen über Milzentwicklung bei den übrigen Klassen der Wirbeltiere betrifft, so würde es zu weit führen, hier des näheren auf dieselben einzugehen. Doch sei noch ausdrücklich auf die eingehenden Erörterungen von PIPER (1902) hingewiesen. Dasselbst findet sich auch eine übersichtliche, tabellarische Zusammenstellung der verschiedenen Befunde in den einzelnen Abteilungen.

Die jüngsten Serien vom Axolotl, bei welchen ich die erste deutliche Milzanlage wahrnehmen konnte, entstammen einem Tier, das 12 Stunden nach dem Verlassen der Eihüllen fixiert worden war (Gesamtlänge 8,5 mm).

Die Milz tritt hier als kleine, in die Leibeshöhle vorragende der Magenwand aufsitzende Zellanhäufung auf.

Im Querschnitt erblickt man in der Magenwand lateral von der linken Lunge eine kleine Erhebung (Fig. 3 *M*).

Bei stärkerer Vergrößerung stellen sich die Verhältnisse folgendermaßen dar: Der Magen ist deutlich differenziert und weist ein dotterfreies Lumen auf. Seine Wandung läßt schon die beginnende Faltenbildung erkennen. Die Zellen sind mit Dotterplättchen verschiedener Größe dermaßen erfüllt, daß die Grenzen der einzelnen, mit spärlichem, zartem Plasma versehenen Zellen schwer zu erkennen sind, und man zunächst nur eine Ansammlung von Dotterplättchen mit eingestreuten, großen Kernen vor sich zu haben meint. Die Faltenbildung des Epithels geht aus der Orientierung der Kerne hervor.

Dieses entodermale Epithel ist umgeben von einer mesodermalen Schicht. Die Zellen derselben sind ebenfalls noch mit Dotterplättchen beladen, aber die Kerne weisen im Querschnitt eine spindelförmige Gestalt auf, wodurch sie ohne weiteres von den Entodermzellen sich scharf abheben. Die Kerne finden sich in 2—3, gegeneinander verschobenen Lagen.

MAURER nennt dies Gewebe bei *Rana* bereits „Muscularis“. CHORONSCHITZKY gibt ihm den Namen „Zirkulärgewebe“, womit dessen charakteristische Lagerung gegenüber dem Entoderm des Magens gut bezeichnet ist. CHORONSCHITZKY versteht unter Zirkulärgewebe aber nur das den Darm, bzw. den Magen direkt umgebende Mesenchym, von welchem er das „Mesothel“ deutlich abgegrenzt fand. Besonders beim Hühnchen fanden sich diese Verhältnisse sehr stark ausgeprägt, aber auch bei den anderen untersuchten Formen ließen sie sich beobachten.

Beim Axolotl ist im Gegensatz hierzu auf diesem Stadium die mesodermale Hülle einmal überhaupt nur sehr spärlich ausgebildet und ferner eine deutliche Scheidung in eine epitheliale Schicht einerseits und ein „retikuläres Mesenchym mit freien und fixen Zellen“ an deren dotterbeladenen Elementen nicht zu erkennen. Ich bezeichne daher beim Axolotl mit dem Ausdruck „Zirkulärgewebe“ den gesamten mesodermalen Teil der Magenwand, ohne Unterscheidung von Mesothel und Mesenchym.

Dieses Zirkulärgewebe hebt sich an einer bestimmten Stelle vom darunter liegenden Entoderm ab (Fig. 4 *M*), unter Vermehrung seiner Zellzahl und Uebergang der spindelförmigen Kerne in abgerundete, also mehr embryonale Formen.

Diese lokale Wucherung des Zirkulärgewebes erweist sich als die erste Anlage der Milz. Sie erstreckt sich kaudalwärts durch

ca. 40 Schnitte à 10  $\mu$  Dicke, was einer Länge von 0,4 mm entspricht, und wölbt sich an der Stelle der maximalsten Erhebung schon beträchtlich in die Leibeshöhle vor (Fig. 5). Hier erscheint die Anlage auch bereits mit einem Lumen ausgestattet, das aber nicht etwa von einem speziellen Endothel ausgekleidet wird, sondern in nicht zu verkennender Weise von den ihm benachbarten Elementen der Anlage selbst umgrenzt wird, so daß für die im Lumen sich vorfindenden Elemente ein genetischer Zusammenhang mit denjenigen der Umgebung zum mindesten nicht ausgeschlossen ist. In dem Lumen sind 1—2, selten 3 jugendliche Blutkörperchen anzutreffen, welche ebenfalls noch Dotterplättchen führen können.

Caudalwärts geht die Milzanlage in das von jetzt an deutlich hervortretende Mesogastrium über.

Die erste Anlage der Milz präsentiert sich demnach beim Axolotl als eine Anhäufung embryonaler, mit mehr oder weniger rundlichen, großen Kernen versehener, mit Dotterplättchen beladener Zellen. Sie ruht mit breiter Basis auf dem Magenepithel und ragt mit der freien, abgerundeten Oberfläche etwas in die Leibeshöhle vor. In derselben ist ein unregelmäßiges Lumen wahrzunehmen, das von den indifferenten Zellen der Anlage umgeben wird und 1—2 Blutkörperchen enthalten kann.

An der Bildung der Anlage erscheint das gesamte Zirkulär- gewebe der betreffenden, kranio-kaudal durch 0,4 mm sich erstreckenden Stelle der dorso-lateralen Magenwand beteiligt. Ob Elemente von mehr ventral gelegenen Stellen zuwandern, konnte nicht entschieden werden. Mitosen sind im Zirkulär- gewebe auch ventralwärts von der Milzanlage zu beobachten, können aber mit dem Wachstum der Darmwand und der damit zusammenhängenden notwendigen Erweiterung des den Darm, resp. Magen umhüllenden Zirkulär- gewebes erklärt werden.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt die Milz eines 24 Stunden nach dem Ausschlüpfen fixierten Tieres (Länge 9,4 mm), nur daß hier in kranio-kaudaler Richtung mehrere Lumina angetroffen werden (erstmalig schon im zweiten, durch die Anlage geführten Schnitt), begleitet von einer Größenzunahme in dieser Richtung: die Anlage erstreckt sich durch 0,49 mm. Zugleich aber erscheint sie jetzt auch in dorso-ventraler Richtung gleichsam zerklüftet, indem mehr als ein Lumen in einem Querschnitt getroffen wird. Die Hohlräume sind von den anliegenden Zellen der Milzanlage begrenzt und enthalten freie Elemente verschiedener Art:

1) Jugendformen roter Blutkörperchen: Erythroblasten mit dunkel gefärbtem, länglichem Kern und farblosem, deutlich struiertem Protoplasma (Fig. 5 *Eb*).

2) Elemente, deren Kern denjenigen der roten Blutkörperchen an Größe eventuell noch übertreffen kann. Die färbbare Substanz des Kernes ist grob verteilt zu stark lichtbrechenden, rundlichen Portionen, der Plasmaleib oft nur als schmaler Saum im Querschnitt erscheinend, im übrigen aber von derselben lockeren Struktur und farblos wie bei den Erythroblasten (Fig. 6 u. 7 *u*).

Diese Elemente sind eine wichtige Uebergangsform, von deren Bedeutung besser erst später die Rede sein wird.

3) Ebenfalls großkernige Elemente mit relativ wenig Zelleib und durch folgende Eigenschaften charakterisiert: das Chromatin ist fein und gleichmäßig im Kern verteilt, das Plasma zart und oft wie zu einem Fuß ausgezogen. Wenn später beim Heranwachsen das Protoplasma dieser Zellen mit demjenigen benachbarter Elemente sich verbindet, so werden sie als Retikulumzellen zu bezeichnen sein. Solche Zellen können aber auch mit ihrem fußartig ausgezogenen Plasmaleib der Wand eines Lumens angeheftet sein und im Verlauf der weiteren Entwicklung der Anlage mit den Plasmaausläufern anderer Zellen sich verbinden, der Begrenzung des Lumens dienen und schließlich als Endothelzellen imponieren.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung, vom 2.—6. Tag, gestalten sich die Verhältnisse sodann allmählich folgendermaßen: Diejenigen Zellen der Anlage, welche zu freien Elementen werden, sind häufiger. Dabei ist von Wert, daß nicht nur die ruhenden Kerne, sondern auch gewisse Stadien der Mitosen oft sehr deutlich den Charakter der betreffenden Zelle verraten. So zeigt Fig. 9 *Eb* z. B. eine Mitose, welche nach Struktur und Farbe der Chromosomen, sowie des sie umgebenden Protoplasmas einem Erythroblasten angehören muß. In der Zeichnung ist es leider nicht möglich, diese feinen Unterscheidungsmerkmale in befriedigender Weise zum Ausdruck zu bringen.

Außer typischen Erythroblasten sind besonders Vorstufen solcher anzutreffen. In denselben ist die färbbare Substanz des Kernes noch weniger dicht als in den Erythroblasten und zeigt außer stark lichtbrechenden großen Körnern besonders noch jene, dem Rand des Kernes anhaftenden, hier kleinen Körnchen, wie sie für die Hämatoblasten charakteristisch sind. Von denselben wird weiter unten die Rede sein. Mit Zunahme des Plasmas tritt in diesen

hier als Vorstufen oder Uebergangszellen bezeichneten Elementen zugleich die ellipsoide Form des Erythroblasten deutlicher hervor. Im übrigen hat das Protoplasma schon ganz die Beschaffenheit derjenigen der jungen, hämoglobinlosen roten Blutkörperchen (Fig. 10 u. 11 *u*).

Was die übrigen Elemente der Anlage anbetrifft, so sind neben den runden, indifferenten, wohl noch mit verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten begabten, nunmehr besonders auch solche Zellen zu konstatieren, welche offenbar definitiv eine bestimmte Aufgabe in dem werdenden Gewebsverband der Milz übernommen haben, Zellen, von oft lang ausgezogener, einem Lumen oder der Peripherie des Organs sich anschmiegenden Form, die wohl sicher die Fähigkeit verloren haben, unter normalen Verhältnissen je wieder in die rundliche Embryonalform zurückzukehren. Den mit Blutzellen gefüllten Lumina gegenüber erscheinen sie als „Endothelzellen“ (Fig. 5, 7, 10 *e*).

Ferner Zellen im Innern der Anlage, deren Plasma mehr oder weniger verschmilzt, so daß eine genaue Abgrenzung der Zellen gegeneinander unmöglich ist: die Bildungszellen des späteren „Retikulum“ der Milz.

Durch diese verschiedene Ausbildung der Elemente der Anlage, durch das vermehrte Freiwerden eines Teiles derselben, die damit zusammenhängende größere Anzahl von Hohlräumen, auch durch das allmähliche Abnehmen der Dotterplättchen erscheint die ganze Anlage gleichsam zerklüftet. Auch was den Zusammenhang derselben mit ihrem Mutterboden, dem Magenmesoderm, betrifft, bahnt sich der definitive Zustand insofern an, als sie nicht mehr mit breiter Basis dem Zirkulärgewebe aufsitzt, sondern von demselben sich abschnürt bis auf eine schmale, naturgemäß aus zwei Blättern bestehende Verbindungsbrücke, das Milzmesenterium (Fig. 14 *m*).

Ehe die weitere Differenzierung der Milzanlage verfolgt werden kann, muß nun noch auf einen interessanten Punkt hingewiesen werden.

Bereits auf einem Stadium von 48 Stunden ist nämlich dafür gesorgt, daß die gebildeten roten Blutkörperchen ihre Mission, dem Gesamtorganismus als Sauerstoffträger zu dienen, erfüllen können. Auf diesem Stadium schon gelangen sie in Zirkulation, obgleich von ausgebildeten Milzgefäßen noch nichts zu bemerken ist. Wohl aber ist man überrascht, zu sehen, wie bald hier, bald dort, zwischen Darmepithel und Zirkulärgewebe rote Blutkörperchen

stecken, einzeln, 2, 3 und 4 hintereinander, letzteres besonders in der Nähe, bezw. im Zusammenhang mit der Milzanlage. Ich verweise auf Fig. 11, 12, 13 *rB*.

Von einer Gefäßwand ist absolut nichts wahrzunehmen.

Es ist nun natürlich einem fixierten Blutkörperchen nicht anzusehen, in welcher Richtung seine Bewegung während des Lebens erfolgte. Allein wie sollte der Widerspruch zu lösen sein, daß ein hämatopoetisches Organ die roten Blutkörperchen von außen bezöge? Wenn man nicht überhaupt von neuem in Frage stellen will, daß die Urodelenmilz als Blutbildungsstätte anzusprechen ist, so ist zu verlangen, daß die von ihr gelieferten Blutzellen abgeschoben werden können.

Tatsache ist, daß im Niveau der jungen Milz, im ganzen Magenumfang, junge rote Blutkörperchen in der Magenwand steckend angetroffen werden, speziell zwischen Entoderm und Mesoderm, daß solche rote Blutkörperchen in günstigen Fällen in Zügen von der Milz ausgehend anzutreffen bezw. bis in ein Milzlumen hinein zu verfolgen sind (Fig. 11, 12, 13 *rB*).

Wenn also angenommen werden darf, daß diese Blutzellen aus der Milz stammen, so fragt es sich, welches ihr weiteres Schicksal sein wird.

Verfolgt man diese in der Darmwand steckenden Blutkörperchen und untersucht man den gesamten Darmabschnitt, in welchem solche anzutreffen sind, so gelangt man am kranialen Ende der Milzanlage an eine Stelle, wo die Leber mit dem Darm in Zusammenhang steht, und zwar ist dies in diesen frühen Stadien noch auf eine Strecke von beträchtlicher Breite der Fall. Das Mesoderm des Darmes setzt sich in deutlicher Weise auf die Leber fort. Diese Mesoderm lamellen der rechten und linken Seite sind durch einen breiten Zwischenraum voneinander getrennt, so daß innerhalb dieser Zone Darmepithel und Leber gleichsam aneinander stoßen, so daß also Blutkörperchen, welche zwischen Darmepithel und Mesoderm sich bewegen, hier, wo das Mesoderm des Darmes auf die Leber zurückgeschlagen erscheint, ohne weiteres in das Bereich der Leber gelangen und durch die Vena portae weitergeführt werden können.

Die Milz erweist sich also als eine lokale Wucherung des Darmmesenchyms. Dieser Mesenchymherd besteht aus großkernigen, dotterführenden Elementen embryonalen Charakters.

Innerhalb der Anlage treten Mitosen auf, und Elemente werden frei, die zwar noch ihre Abstammung von den indifferenten En-

bryonalzellen der Anlage erkennen lassen, zugleich aber sehr deutlich als Vorstufen der Erythroblasten, als Uebergangszellen zu den jugendlichen roten Blutkörperchen sich erweisen.

Da es möglich ist, nach Färbung und Ausbildung der Chromosomen verschiedene Arten von Mitosen zu unterscheiden, so darf daraus geschlossen werden, was auch von vornherein zu vermuten war, daß ein Teil der zu beobachtenden Mitosen auf Vermehrung der Embryonalzellen selbst zu beziehen ist (Fig. 11 *aM*).

Das Schicksal dieser Anlagezellen kann also ein dreifaches sein: 1) Sie vermehren sich zu Gunsten der mesenchymatischen Anlage, welche sie darstellen. 2) Sie geben Elementen den Ursprung, die in weiterer Verfolgung ihrer Lebensschicksale als Vorstufen der roten Blutkörperchen sich erweisen. 3) Sie spezialisieren sich zu Retikulum- und Endothelzellen und verzichten damit definitiv auf andere Entwicklungsmöglichkeiten. Dabei scheint es nur von der zufälligen Lage abhängig zu sein, ob das eine oder andere Endstadium erreicht wird: Befinden sich solche Zellen inmitten von Nachbarzellen derselben Entwicklungsrichtung, so werden sie mit diesen durch Plasmafortsätze sich verbinden resp. in Verbindung bleiben, womit dann im Verlauf der weiteren Differenzierung das Retikulum in die Erscheinung tritt, während umgekehrt an Stellen, wo durch Freiwerden von Elementen ein Lumen entstanden ist, solche an dieses Lumen grenzenden Zellen demselben sich anschmiegen, auch hier den Anschluß an ihresgleichen durch Plasmafortsätze zu gewinnen oder wieder zu erhalten suchen, wodurch eben eine Wandung um das Lumen, eine Art Endothel zu stande kommt. Dem entspricht, daß der Kern solcher Endothelzellen meist in langgestreckter, eventuell halbmondförmiger Form zu treffen ist, während derjenige der Retikulumzelle, die in ihrer räumlichen Beziehung zur Umgebung möglichst vielseitig zu bleiben bestrebt ist, in mehrere, meist 3 Spitzen ausgezogen erscheint. In beiden Fällen ist im Endstadium der Ausbildung die Struktur des Kernes durchaus dieselbe und von den übrigen Elementen durch differente Färbung, sowie namentlich durch die mehr diffuse Anordnung der färbaren Substanz auf den ersten Blick zu unterscheiden (Fig. 15 *Rz*, Fig. 17 *e*).

Es wurde ferner oben als Vermutung ausgesprochen, daß die freien Elemente der Milz bereits sehr früh ihre Bildungsstätte verlassen, man möchte sagen, durch die nachschiebenden Elemente aus der Milz hinausgedrängt werden, dabei naturgemäß an die Stelle kommen, wo die ursprüngliche Anlage vom Darmepithel sich

abhob, sodann zwischen letzterem und dem Darmmesenchym sich weiterbewegen, um schließlich in den Bereich der Leber zu gelangen, um gemeinsam mit dem Leberblut dem Herzen zugeführt zu werden.

Wenn diese Auffassung sich als berechtigt herausstellen sollte, so dürften die oben beschriebenen Lumina in der Anlage als erster Anfang des venösen Systems der Milz bezeichnet werden. Es wäre verlockend, zu untersuchen, ob in frühen Embryonalstadien die Darmwand der Urodelen vielleicht in Verdacht kommen kann, einen Blutsinus zu beherbergen. Die Entstehung der Milz würde dann einfach dadurch erfolgen, daß an bestimmter Stelle die Wand dieses Darmblutsinus durch die oben geschilderten Vorgänge „splenisiert“ wird.

Bezüglich der histologischen Differenzierung des Milzgewebes sei hier noch auf 2 Stadien hingewiesen, welche einen weiteren Schritt zur Erreichung des definitiven Zustandes bedeuten: Fig. 15 ist einem Längsschnitt durch eine 2 Wochen alte Larve entnommen und soll als Beispiel dafür dienen, wie um diese Zeit weitaus die Mehrzahl aller die Milz zusammensetzenden Elemente durch Erythroblasten gebildet wird. Solche Erythroblastenherde scheinen in späteren Stadien auf gewisse Zonen, besonders den Rand der Milz beschränkt, während das Zentrum des Organs mehr oder weniger von Elementen eingenommen wird, wie sie in Fig. 17 abgebildet sind. Es sind Vorstufen der Erythroblasten, sie erinnern an die früher beschriebenen Uebergangszellen, unterscheiden sich jedoch von letzteren in folgenden Punkten: sie sind kleiner, der Plasmaleib umgibt im Schnitt nur als schmaler Saum den runden Kern. Dieser selber zeigt wiederum die färbbare Substanz zu stark lichtbrechenden Portionen verteilt, aber nun scharf ausgesprochen die charakteristische Anordnung, daß solche Chromatinportionen der Peripherie anhaften, so daß im Schnitt die Kernkontur von einer intensiv gefärbten unterbrochenen Linie gebildet zu werden scheint (Fig. 17 *Hb*). Ich halte diese Elemente für die Abkömmlinge der oben erwähnten, aus den indifferenten Embryonalzellen der Anlage hervorgegangenen Uebergangszellen. Letztere können also diesen von jetzt an in großer Zahl auftretenden Zellen gegenüber als „Mutterzellen“ bezeichnet werden. Die neuen, kleineren Elemente dagegen sind Hämatoblasten zu nennen, womit zunächst nur ausgedrückt sein soll, daß dieselben eine Vorstufe der Erythroblasten darstellen. Diese Hämatoblasten sind rundkernig, protoplasmaarm und hämoglobinfrei. Die

letztere Eigenschaft haben die Erythroblasten ebenfalls noch aufzuweisen, ihr Plasmaleib dagegen ist von beträchtlichem Umfang, die Form der Zelle und meist auch des Kernes im Querschnitt oval.

Da in frühen Stadien typische Hämatoblasten nicht zu treffen sind, muß daraus geschlossen werden, daß die „Mutterzellen“ auch ohne Einschaltung dieser Zwischenform in Erythroblasten übergehen können.

## II. Regeneration der Milz beim Axolotl.

Die histologische Untersuchung des Regenerationsverlaufs wurde an Längs- und Querschnittserien ausgeführt. Erstere wurden hauptsächlich dann vorgezogen, wenn das betreffende Versuchstier schon eine gewisse Größe erlangt hatte, so daß die Herstellung dünner Paraffinschnitte durch die gesamte Körperregion von vornherein ausgeschlossen schien. In diesen Fällen wurde dem betäubten Tier möglichst rasch der Magen mit den daran haftenden Regeneraten entnommen und sofort fixiert. Auf den später angefertigten Längsschnitten durch Magenwand und Regenerat hat man dann alle Chancen, zwei und mehr Regenerate auf ein und demselben Schnitt anzutreffen (Fig. 22 u. 24), wobei dann deren verschiedenes Aussehen, d. h. Entwicklungsstadium in günstigen Fällen sehr demonstrativ in die Augen fallen kann. Für junge Stadien kann diese Methode nicht angewandt werden, weil hier noch allerhand Verwachsungen vorliegen, deren Zerstörung das Bild vom Regenerationsverlauf in verhängnisvoller Weise trüben und verwischen könnte. Schon aus diesem Grunde ist man für Erzielung jüngster Stadien darauf angewiesen, möglichst junge Larven zu operieren, die dann ohne weiteren Eingriff, in toto der technischen Verarbeitung unterworfen werden können.

Die histologischen Einzelheiten beim Verlauf von Wundverschluß und Regeneration der Körperwand habe ich nicht genauer verfolgt. Ganz im allgemeinen geht aus der Betrachtung der jüngsten Querschnittserien folgendes hervor:

Bei einem Stadium von 8 Stunden (Gesamtlänge des Versuchstieres 2,5 cm, Hinterbeine noch nicht entwickelt) ist die Wunde noch klaffend. Die Schnittländer der durchtrennten Körpermuskulatur sind noch durch einen breiten Spalt voneinander getrennt. Diese Schnittländer sind unhüllt von großen, blasigen Epidermiszellen, die sich wohl von der unverletzten Epidermis her

vorgeschoben haben. Wenigstens waren Mitosen in diesem Stadium nicht zu beobachten. Diese Epidermiszellen schlagen sich wie ein Tuch jederseits um die Wundkante und biegen dadurch in die Leibeshöhle ein, dieselbe noch ein Stück weit auskleidend. Indem zugleich vom tiefsten Punkt der Umbiegungsstelle aus Zellen vom dorsalen und ventralen Wundrand aus einander entgegenwachsen, kommt es zu einem ersten, beträchtlich unterhalb dem Niveau der Körperoberfläche gelegenen Wundverschluß. Makroskopisch würde also die Wunde als ein klaffender Spalt erscheinen, an dessen Rändern sich mehr oder weniger ausgeprägte Wülste erheben, und in dessen Tiefe als zartes Häutchen der vom Epithel geleistete erste Wundverschluß sichtbar wird.

An der Stelle der früheren Milz, und von da eine ziemliche Strecke weit dorsal- und ventralwärts zeigt die mesodermale Darmwand ein eigentümliches Aussehen: wie wenn ihre Elemente eine Umlagerung erfahren hätten und im Begriff wären, sich mit ihrer Längsachse senkrecht zur Darmsurface zu orientieren, im Gegensatz zur früheren, zirkulären Anordnung. Man darf allerdings nicht außer acht lassen, daß etwaige Schrägschnitte zu Täuschungen Veranlassung geben können, doch mußte der Befund immerhin erwähnt werden.

Ziemlich weit kaudalwärts sodann, ungefähr in der Höhe, wo das Duodenum neben dem Magen im Querschnitt getroffen wird, findet sich in dem Winkel zwischen Lunge und Darm ein Blutgerinnsel, das eine gewisse Aehnlichkeit mit degenerierendem Milzgewebe hat, schon deshalb, weil es der Hauptsache nach aus roten Blutkörperchen besteht. Zellgrenzen sind kaum zu unterscheiden, die Kerne treten scharf hervor in einer aus zusammengebackenem Protoplasma gebildeten Grundsubstanz. Da dieser Gewebszapfen sowohl mit der Lunge als mit der Magenwand verwachsen erscheint, so glaube ich nicht, daß es sich dabei um einen aus Versehen zurückgelassenen Milzrest handelt, sondern es ist sehr wohl begreiflich, daß das bei der Operation notwendigerweise in die Leibeshöhle sickernde Blut (Durchschneiden der Körperwand und der den Hilus passierenden Milzgefäße), untermischt vielleicht mit anderen, beim Schneiden zerquetschten und abgestossenen kleinsten geweblichen Bestandteilen, an einem bestimmten Punkt sich ansammelte, zumal da die Tiere, wie schon oben mitgeteilt, absichtlich so narkotisiert wurden, daß die relative Bewegungslosigkeit nach der Operation noch mehrere Stunden andauerte, diese Gewebstrümmer also gleichsam Zeit hatten, am tiefsten zugänglichen

Punkt zu einem scheinbar einheitlichen Komplex sich zu vereinigen. An einzelnen Stellen zeigt derselbe stets deutliche Degenerationserscheinungen.

Die Querschnittserien, welche einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium entsprechen (18 Stunden, Länge 2,5 cm), geben sodann über folgende Punkte Aufschluß:

Was zunächst die äußere Wunde anbetrifft, so zeigt es sich, daß der von den Epidermiszellen erst geleistete Verschuß derselben nicht der definitive zu sein braucht. Teile desselben können nach außen abgestoßen werden, oder in der Leibeshöhle der Degeneration anheimfallen, nachdem sie ihren temporär vorübergehenden Zweck erfüllt haben. Bei Untersuchung der Magengegend sodann ergibt sich folgendes Bild: das Magenmesoderm scheint in Unordnung begriffen, die Kerne sind in verschiedenen Richtungen orientiert, häufig lang und dünn ausgezogen und oft senkrecht zur Darmoberfläche gestellt. Dieser Zustand des Darmmesoderms erstreckt sich ventralwärts bis zur Leber. Man könnte sich aber vorstellen, daß schon die Bloßlegung der unverletzten Darmwand als Reiz wirken muß, und brauchte diesen nicht in der Milzentnahme zu suchen.

An der Stelle der früheren Milz ragt der Rest des durchtrennten Milzmesenteriums in die Leibeshöhle vor. An der Schnittfläche sieht man eine Ansammlung von Blutkörperchen in mehr oder weniger deutlichem Zerfall begriffen. Sie sind untermischt mit Zellen, die allem nach keine Blutelemente sind oder waren, und das ganze Konglomerat gewinnt dadurch wiederum eine gewisse Aehnlichkeit mit einem — wenn man so sagen darf — in Unordnung geratenen und im Zerfall begriffenen Rest Milzgewebes. Es ist aber auch in diesem Fall leicht verständlich, daß an der Schnittfläche Blutkörperchen und auch andere Gewebeelemente haften geblieben sind, zumal da die Gefäße nicht unterbunden wurden. Für einen stehengebliebenen Milzrest brauchen dieselben also nicht angesprochen zu werden, wiewohl nach der schon eingangs gemachten Bemerkung die Gefahr als bestehend zugegeben werden muß, daß unkontrollierte, kleinste Milztrümmerchen, bei der Operation junger Organe besonders, entwischen. Diese hätten sich an der Wundstelle wieder angesiedelt? Wie schon gesagt, erscheint diese Zellanhäufung dem Zerfall durchaus anheimgegeben, was freilich an sich einen Zusammenhang mit späteren regenerativen Prozessen nicht ausschließen würde. Mitosen waren in keinem der angeführten Gewebe aufzufinden.

Es folgt die Betrachtung eines Stadiums von 30 Stunden (Länge 2,5 cm): Das Konglomerat an der Schnittstelle kann, je nach der zufälligen Lage, mit der unverletzten Somatopleura oder mit der in Regeneration begriffenen Körperwand oder mit der Lunge verlötet erscheinen. Auf einer gewissen Degenerationsstufe hat dasselbe große Ähnlichkeit mit den erwiesenermaßen aus Epidermiszellen stammenden Zellkomplexen, die an verschiedenen Stellen in die Leibeshöhle eingekleibt vorkommen und dort ihrer Auflösung entgegengehen. Letztere sind deshalb leicht zu diagnostizieren, weil deren Zerfall vom distalen Ende an beginnt, während am proximalen, d. h. dem frisch gebildeten Epithel näher liegenden, der Zellcharakter noch mit einwandfreier Deutlichkeit zu erkennen ist. Fig. 18 (*Ep*) zeigt, wie neugebildete Epidermiszellen von der Wundöffnung dorsalwärts vordringen bis zum Mesenterialstumpf *R*, denselben an seiner freien Oberfläche einhüllend. Der frühere Wundspalt ist von ebensolchen Zellen erfüllt. Es treten Mitosen in denselben auf. Die Zellen sind bis zur Magenwand in die Tiefe gewuchert, ausgenommen an der Stelle der maximalsten Wundspalte, die nur erst von einer dünnen Zellbrücke überspannt wird, so daß hier die Leibeshöhle nicht von denselben angefüllt erscheint.

An die Basis des Mesenterialstumpfes (Fig. 20 *BR*) drängen sich aus dem Darmmesoderm Kerne herzu von sehr verschiedener Form, in engen Passagen lang ausgezogen, in Spalten steckend, wieder andere mehr rundlich, dreieckig oder gelappt. Diese verschiedene Form darf vielleicht als der Ausdruck großer Beweglichkeit der betreffenden Elemente aufgefaßt werden. An diesem Zuzug von Elementen beteiligt sich wahrscheinlich auch das zwischen den Mucosafalten gelagerte Mesenchym. Wenigstens sind ebensolche langgestreckte Kerne, wie sie zwischen den Mucosafalten häufig sind, an der Regenerationsstelle zu treffen.

Stadium von 48 Stunden (Länge 2,5 cm):

In dem Mesenterialstumpf ist der Uebergang von degenerativen Prozessen zur Regeneration durch zweierlei ausgedrückt: 1) zahlreiche Mitosen treten auf, Fig. 19 *MR*; 2) die Zahl der zerfallenden Blutkörperchen (*dB*) ist relativ kleiner, auch bilden sie keine kompakte Anhäufung mehr, sondern sind gleichsam aufgelockert durch die im vorigen Stadium als Einwanderer gedeuteten Elemente. Letztere haben umgekehrt an Zahl zugenommen, bezüglich ihrer Größe jedoch ist das Gegenteil zu konstatieren, was mit den zu beobachtenden Mitosen im Einklang steht. — Wenn hier die An-

sicht vertreten wird, daß das Darmmesenchym für die Wiederherstellung der Milz verantwortlich gemacht werden muß, so konnte allerdings nicht mit Sicherheit ein Stadium beobachtet werden, wo dasselbe in seiner Gesamtheit in den Regenerationsherd übergeht, womit dann sehr schön dasjenige ontogenetische Stadium repräsentiert würde, in dem das Mesenchym erstmals vom Darm sich abhob.

Stadium von 64 Stunden (Länge 4,5 bzw. 5,5 cm):

Es müssen hier 2 Fälle besonders hervorgehoben werden deshalb, weil dabei bezüglich der Milzregeneration ein negatives Resultat zu Tage trat. Mit denselben verhält es sich folgendermaßen: Um das oft störende Verwachsen der Lunge mit dem Regenerat, bzw. das Gedrücktwerden durch dieselbe zu umgehen, war bei 2 Individuen von 4—5 cm Länge außer der Milz noch ein Stück der linken Lunge entfernt worden, indem dieselbe eine Strecke kranialwärts vom vorderen Milzende abgeschnitten wurde. Diese Versuchsanordnung erwies sich jedoch als ganz unvorteilhaft, indem ein sehr starker Bluterguß aus den durchschnittenen Lungengefäßen stattfindet, welcher nicht nur das Tier in sichtlicher Weise schwächt und dadurch den Regenerationsprozeß verlangsamt, sondern auch das Operationsfeld gleichsam verunreinigt. Daß unter solchen Umständen nach 2—3 Tagen noch keinerlei regenerative Prozesse in der Milzgegend zu beobachten sind, könnte außer den eben angedeuteten Ursachen, nebst dem vorgeschrittenen Entwicklungsstadium der Versuchstiere, auch darin mit seinen Grund haben, daß eben zunächst jenes ausgiebige Blutgerinnsel resorbiert oder überhaupt weggeschafft werden muß, ehe der Organismus zu weiteren Reparaturen schreitet. Der Wundverschluß durch Epithelwucherung war selbstverständlich eingetreten.

Im Anschluß hieran soll vorgreifend ein weiterer negativer Befund Erwähnung finden. Es handelt sich um ein Tier (Länge 4 cm), das nach Verlauf von 16 Tagen noch kein Regenerat aufwies. Dagegen schien sich statt dessen in der mesodermalen Magenwand, Muscularis + Submucosa, ein eigentümlicher pathologischer Prozeß abzuspielen, den ich aus Mangel an Vergleichsmaterial nicht definitiv zu beurteilen wage, den man aber so charakterisieren könnte, daß die Magenwand dabei einer „Splenisierung“ unterworfen zu sein schien.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zur Betrachtung eines 4-tägigen Stadiums zurück. Zum ersten Male sind am 4. Tag deutliche Retikulumzellen im Regenerat zu unterscheiden, ebenso

Nester von Hämatoblasten (Fig. 21 *Rz* und *Hb*). Auch deutliche Gefäße sind zu konstatieren. Für lebhafte Vermehrungsprozesse spricht nicht nur das häufige Vorkommen von Mitosen, sondern auch der Umstand, daß sämtliche Elemente in sehr variabler Größe, bezw. unter anderem auch in der kleinsten zu beobachtenden Form anzutreffen sind. — Typische Hämatoblasten zeigt Fig. 23 *Hb* (Stadium 14 Tage).

In derselben Abbildung sind Blutkörperchen zu treffen, Erythroblasten, *Eb*, welche in der Struktur des Kernes noch deutlich an die Hämatoblasten erinnern, neben anderen, bei welchen der Kern schon das pyknotische Aussehen der späteren Erythrocyten angenommen hat, *Eb*,.

Die weiteren histologischen Differenzierungen sollen an Hand eines Regenerates besprochen werden, dessen Alter allerdings nicht genau angegeben werden kann, da es sich um ein kleines Nebenregenerat handelt, das durch lockere Struktur den Bau des Gewebes, die Anordnung und den Charakter seiner Elemente besonders klar hervortreten läßt. Das Hauptregenerat, welches schon durchaus den kompakten, schwer zu entziffernden Typus der erwachsenen Milz zur Anschauung bringt, war 4 Monate alt. Bezüglich der relativen Größenverhältnisse der 2 Regenerate sei auf Fig. 24 *Re* verwiesen.

Auf Längsschnitte, welche durch diese Regenerate im Zusammenhang mit der Magenwand angefertigt worden waren, beziehen sich die Figg. 25—32. Vor allem tritt infolge der lockeren Struktur das Retikulum klar hervor. Auch sind Zellen zu beobachten, welche geradezu am Aufbau des Retikulum sowohl als auch an der Begrenzung eines Blutkörperchen enthaltenden Lumens teilnehmen, wodurch die oben ausgesprochene Ansicht sich bestätigt, daß zwischen den Retikulumzellen und den Wandzellen der zuerst in der Milz auftretenden Bluträume kein prinzipieller Unterschied besteht (Fig. 28 *Rz*).

Was sodann die Hämatoblasten betrifft, so sind sie in typischer Form anzutreffen (Fig. 25, 28, 29 *Hb*), außerhalb sowohl als innerhalb der Gefäße oder der Maschenräume des Milzgewebes. Daß auch schon allseitig abgeschlossene Lückenräume des Milzgewebes für die Passage der Hämatoblasten kein Hindernis bilden, zeigen häufig anzutreffende Bilder von in der Gefäßwand steckenden, durch Lücken sich durchzwängenden Hämatoblasten, z. B. Fig. 30 *Hb*.

Ferner will es scheinen, als seien zweierlei Hämatoblasten

zu bemerken: einmal solche mit besonders intensiv gefärbtem Kern, allmählich übergehend in Elemente mit breiterem Plasma-saum. Wenn der Plasmaleib unter weiterer Größenzunahme die runde Form gegen die mehr ovale vertauscht, wenn der Kern sich ein wenig modifiziert und allmählich die für die Hämatoblasten charakteristische Kontur verliert, so sind die Zellen bereits als Erythroblasten zu bezeichnen. Solche Uebergänge kommen tatsächlich zur Beobachtung: Fig. 28 *Hb* Hämatoblasten; Fig. 28 *Hb*, im Uebergang zu Erythroblasten; Fig. 28 *Eb*., ein Erythroblast, welcher noch deutlich an die Hämatoblasten erinnert.

Aber die Differenzierung der Erythroblasten kann jetzt auch noch weiter verfolgt werden: wie der Kern allmählich in der Struktur ganz undeutlich, mehr und mehr pyknotisch wird (Fig. 26 *Ebc*), während zugleich das Plasma den Beginn von Hämoglobingehalt zeigt, zunächst nur schwach, es erscheint noch deutlich körnig struiert, während schließlich bei der fertigen Erythrocyte ein homogener, hämoglobinerfüllter Protoplasmaleib einen völlig kompakten Kern einschließt (Fig. 26 *Ec*). Mitosen lassen sich in allen Stadien auffinden (Fig. 27), auch *Hb*-haltige Blutkörperchen, d. h. Erythrocyten, sind der indirekten Teilung nicht unfähig, wenigstens auf diesen Larvenstadien nicht. Wie sich dieselben beim erwachsenen, geschlechtsreifen Tier verhalten, habe ich nicht untersucht.

Die Entwicklung zu Erythroblasten und weiterhin zu fertigen roten Blutkörperchen oder Erythrocyten scheint aber nicht der einzige Weg zu sein, der den Hämatoblasten offen steht. Es kommt ihnen offenbar noch eine andere Entwicklungsmöglichkeit zu, und zwar folgende: sie können sich mit einem heranwachsenden Plasmaleib umgeben, der niemals Hämoglobin zeigt, sondern stets den rosa gefärbten Ton der Hämatoblasten beibehält. Der Kern verrät zwar noch seine Verwandtschaft mit dem Hämatoblastenkern, aber er wird bedeutend größer und lichter. Es macht den Eindruck, als ob durch Zunahme des Kernsaftes der Inhalt aufgelockert und weitläufiger im Kern verteilt würde, womit derselbe zugleich blasser erscheint (Fig. 32 *Lc*). Diese Elemente gehören sicher nicht in die Reihe der roten Blutkörperchen, sondern müssen vielmehr als Leukocyten bezeichnet werden. Dieselben können noch weiteren Modifikationen unterworfen sein. Der Plasmaleib kann ganz bedeutende Dimensionen annehmen, die runde Form aufgeben, amöboidenartige Fortsätze, Ausläufer, förmliche „Lobopodien“ bilden. Dabei treten im Plasmaleib verschieden zarte

oder gröbere Granulationen auf, besonders häufig aber zeigt derselbe hämoglobingefärbte Einschlüsse, ja es sind solche Elemente anzutreffen, welche unter anderem unverkennbar den degenerierenden Kern eines Blutkörperchens in ihr Protoplasma aufgenommen haben (Fig. 25 u. 31 *Phc*). Ob solche Phagocyten aus den oben beschriebenen Leukocyten hervorgehen, oder direkt aus Hämatoblasten, kann ich nicht angeben, eine Vergleichung der Kerne ließe letzteres vermuten. Sicher scheint, daß beiderlei Arten weißer Blutkörperchen von Hämatoblasten ihren Ursprung nehmen, und solche Hämatoblasten wären also eigentlich von diesem Moment an als Leukoblasten zu bezeichnen. Es kann nur als Vermutung darauf hingewiesen werden, daß vielleicht die durch einen ausgesprochen helleren Ton sich unterscheidenden Hämatoblasten die Richtung einschlagen, welche zur Ausbildung von weißen Blutkörperchen führt, welche dann ihrerseits wieder als Leukocyten vom Typus der in Fig. 32 *Lc* abgebildeten Elemente in die Erscheinung treten, oder aber mehr amöboiden (Fig. 25 *Ac*), bezw. phagocytären Charakter annehmen (Fig. 25 u. 31 *Phc*).

### III. Histogenetische Bemerkungen.

In diesem letzten Abschnitt soll eine Wiederholung des oben Mitgeteilten möglichst vermieden werden. Dagegen soll bei dem Versuch, durch Beobachtung der sich entwickelnden, der normalen und regenerierten Milz einen Einblick zu gewinnen in die Vorgänge, welche mit dem Heranwachsen und der Neubildung der zelligen Elemente des Blutes zusammenhängen, jetzt namentlich auch die diesbezügliche Literatur berücksichtigt werden. Dieselbe ist außerordentlich umfangreich, und eine erschöpfende Berücksichtigung derselben kann hier nicht am Platze sein. Es sollen nur in möglichster Beschränkung die darin niedergelegten, in den wesentlichsten Punkten vielfach sich noch widersprechenden Ansichten jeweilen bei den betreffenden Fragen herangezogen werden. Dabei müssen von vornherein diejenigen Arbeiten unberücksichtigt bleiben, welche vorwiegend der Untersuchung des lebenden Blutes gewidmet waren. Ich selbst habe solche nicht ausgeführt. Wie aus dem bisher Gesagten hervorgeht, sind die Resultate der vorliegenden Untersuchung an Schnittserien gewonnen worden. Diese Methode schien mir unerläßlich, da die Aufschlüsse über die Entwicklung der Blutkörperchen eher sozusagen aus erster Hand

zu erlangen sein müssen, wenn die betreffenden Elemente im topographischen Verband belassen und dort aufgesucht werden. Es soll damit selbstverständlich in keiner Weise gesagt sein, daß nicht von der Untersuchung des lebenden Blutes, bezw. von verschieden behandelten Abstrichpräparaten die wertvollsten Aufschlüsse zu erlangen seien. Das Ideal wäre eine Kombination beider Methoden, und seine Erfüllung, wenn bei gleicher Fragestellung auf beiden Wegen übereinstimmende Resultate erzielt würden. Da es aber schwer ist, auch nur ohne Voreingenommenheit zu fragen, so wird, bei der Kompliziertheit der betreffenden histologischen Verhältnisse, das letzte Wort auf diesem heiklen Gebiet wohl noch nicht so bald gesprochen werden.

Da die Milz beim Axolotl sich relativ spät entwickelt, so sollen zunächst an Hand jüngerer Stadien, welche dieses Organs noch entbehren, die zu beobachtenden Arten von Blutkörperchen beschrieben werden. Bei einem Embryo, welcher ungefähr 5—6 Tage vor dem Ausschlüpfen den Eihüllen entnommen wurde, läßt sich nur eine einzige Form von Blutkörperchen auffinden. Es sind große, mit rundem bis leicht ovalem Kern versehene und mit Dotterplättchen noch reich beladene Elemente. Fig. 33 zeigt solche aus der Aorta. Da dieselben in den Schnitten wohl in den verschiedensten Richtungen getroffen werden, stets aber in rundlicher Form erscheinen, müssen sie Kugelgestalt besitzen.

Wenige Tage später lassen sich bereits verschieden gestaltete Blutzellen unterscheiden, sowohl in der Leber als auch im Herzen und in den Blutsinus der Vorniere. Die Majorität aller in Frage kommenden Elemente wird allerdings von großen Blutkörperchen gebildet, welche denjenigen des vorigen Stadiums noch sehr ähnlich sind. Sie besitzen einen großen, bläschenförmigen Kern und große, aber weniger zahlreiche Dotterplättchen (Fig. 34 *eB*). Durch die scharfe Zellkontur treten sie unter anderen dotterbeladenen Gewebselementen stets deutlich hervor. Neben diesen embryonalen Blutzellen, die wohl mit denjenigen des vorhergehenden Stadiums identifiziert, bezw. als deren Abkömmlinge betrachtet werden dürfen, treten nun aber auch kleinere Elemente auf. Deren Form erscheint nicht rund, sondern spindelförmig in 2 Spitzen ausgezogen (Fig. 34 *Sp*). Solche „Spindelzellen“ sind bekanntlich als hämoglobinlose Jugendstadien der Amphibienblutkörperchen beschrieben worden. Sie sind aber nicht das erste unterscheidbare Glied in der Reihe, sondern es ist sofort eine weitere Art von Zellen zu erwähnen, welche sich folgendermaßen charakterisieren lassen: Der

Plasmaleib ist sehr zart und umgibt im Schnitt nur als schmaler Saum den großen, runden Kern. Abgesehen von dem ganz bestimmten rosa Ton, durch den sich derselbe von den Spindelzellen, den Blutkörperchen und auch anderen Gewebselementen abhebt, kommt ihm noch als Erkennungszeichen die Eigentümlichkeit zu, daß ein Teil der chromatischen Substanz in Form feiner Körner der Peripherie anhaftet, so daß im Schnitt die Kernkontur als fein punktierte Linie erscheint (Fig. 34 *Mz*). Bei den Blutkörperchen konnte dies Verhalten nie beobachtet werden, dagegen bei gewissen Spindelzellen, oder besser Uebergangsstadien zu solchen (Fig. 34 *Sp*<sub>1</sub>). Die Zelle hat die Form der Spindelzelle und das für diese charakteristische deutlich körnige, farblose Protoplasma. Der Kern dagegen erinnert durch die der Peripherie ansitzenden Chromatinkörner an die soeben beschriebenen, fast nur aus dem Kern bestehenden Elemente, welche letztere als „Mutterzellen“ bezeichnet werden können. Auf den ersten Blick wäre man vielleicht geneigt, die „Mutterzelle“ (Fig. 34 *Mz*) für den Querschnitt einer Spindelzelle vom Typus der Fig. 34 *Sp*<sub>1</sub> zu halten, allein das in deutlicher Weise verschieden gestaltete und gefärbte Plasma — leider ist in der Zeichnung nur eine notdürftige Wiedergabe dieser feinen Unterschiede möglich — schließt diese Deutung aus.

Bezüglich der Bezeichnung „Spindelzelle“ sei noch folgendes bemerkt: In dieser Abhandlung ist das rote Blutkörperchen so lange als Erythroblast bezeichnet, als dasselbe des Hämoglobins entbehrt, also auch noch in einem Stadium, wo dasselbe allerdings ebensogut als jugendliche, hämoglobinfreie Erythrocyte angesprochen werden kann. K. C. SCHNEIDER (1902) nennt „Spindelzellen“ hämoglobinlose Jugendstadien der Amphibienerthrocyten und sagt von denselben aus: „Ihre Form wechselt, kann aber meist bei Seitenansicht als kurz-spindelförmige bezeichnet werden. Bei Flächenbetrachtung erscheint sie oval.“ Die Spindelzellen würden sich also nur durch den fehlenden Hämoglobingehalt von den fertigen roten Blutkörperchen unterscheiden. Ich habe daher diese Bezeichnung nicht weiter angewandt, sondern für alle Elemente, die sicher in die Reihe der roten Blutkörperchen gehören, eine andere Entwicklungsmöglichkeit nicht besitzen, des Hämoglobins dagegen noch entbehren, den Namen Erythroblasten beibehalten, einerlei, ob sie dem fertigen Erythrocytenstadium näher oder ferner stehen. Der junge Erythroblast ist mit der erwachsenen Erythrocyte durch alle wünschbaren Uebergänge verbunden. Von

der Erythrocyte unterscheidet er sich durch den ihm zukommenden hämoglobinfreien Protoplasmaleib und von den sofort zu nennenden Hämatoblasten dadurch, daß er definitiv in der Richtung sich weiterentwickelt, die zur Ausbildung erwachsener roter Blutkörperchen führt, außerdem auch noch durch die ovale Form und den Besitz reichlicheren Protoplasmas.

Endlich ist noch eine vierte Art von Zellen zu beschreiben, welche mit den bisher erwähnten in keinem Zusammenhang zu stehen scheinen. Das Plasma dieser im Schnitt stets rund erscheinenden Zellen ist sehr zart und umschließt einen Kern von eingebuchteter oder hufeisenförmiger Form. Durch mehrere tiefe Einkerbungen kann derselbe 2—3-lappig erscheinen, ja es kann vorkommen, daß 2—3 getrennte Kerne angetroffen werden. Meist läßt sich aber dann bei verschiedener Einstellung eine feine Verbindung zwischen den Teilstücken oder wenigstens einem Teil derselben auffinden. Man braucht also nicht anzunehmen, daß wirklich polynukleäre Formen vorliegen. Ein solcher Zustand kann bei starker Einschnürung des einen Kerns leicht vorgetäuscht werden, wenn die im Schnitt getroffenen Teile desselben in verschiedenen Ebenen liegen (Fig. 35 u. 36 *Ly*). Relativ häufig finden sich solche Zellen in den ersten 8 Tagen im Herzen und in der Leber. Ueber ihre Herkunft und ihr Schicksal habe ich keine Anhaltspunkte auffinden können. Vielleicht ist in der Leber ihr Ursprungsort zu suchen. Da ich die Blutbildung in der Leber nicht verfolgt habe, kann ich dies nur vermutungsweise aussprechen. Ein einziges Mal fand sich eine solche Zelle in der Milz, welches vereinzelt Auftreten nicht für eine Entstehung dasselbst sprechen kann.

Von der Zeit an, da die Milz als Blutbildungsstätte etabliert ist, läßt sich durch Untersuchung des sich entwickelnden, sowie des regenerierten Organs über die Herkunft und Differenzierung der Erythro- und Leukocyten folgendes Bild gewinnen. Aus den scheinbar indifferenten Elementen der Anlage gehen Zellen hervor, die sich als Uebergänge zu Hämatoblasten erweisen. Doch treten dieselben immer nur vereinzelt auf. Erst in späteren Stadien finden sich die Vorstufen der Erythroblasten in großer Zahl, zu Gruppen vereinigt oder einzeln, und diese Hämatoblasten, plasmaarme, rundkernige, durch charakteristische Chromatinanordnung ausgezeichnete Elemente können sich auf verschiedene Weise weiterentwickeln: Entweder werden sie zu Erythroblasten, die sich dann ihrerseits unter entsprechenden histologischen Ver-

änderungen zu hämoglobinhaltigen jungen Erythrocyten und schließlich zu erwachsenen roten Blutkörperchen weiterentwickeln. Sämtlichen Elementen kommt das Vermögen der Vermehrung durch indirekte Teilung zu. Auch noch ausgebildete, hämoglobinhaltige Erythrocyten entbehren — wenigstens bei Larven — dieser Fähigkeit nicht. Oder aber, die Hämatoblasten entpuppen sich gleichsam nachträglich als Leukoblasten, indem sie Leukocyten den Ursprung geben. Diese letzteren wieder konnten bei den untersuchten Larven in der amöboiden und besonders in der phagocytären Form aufgefunden werden. Die beobachteten Tatsachen lassen den Schluß als berechtigt erscheinen, daß zwischen Erythrocyten und Leukocyten ein genetischer Zusammenhang besteht. In letzter Linie müssen die indifferenten, embryonalen Elemente der Milzanlage den Ausgangspunkt bilden für die später auftretenden freien Elemente. Ebenso sind sie aber auch für den Aufbau des Reticulums und des sog. „Endothels“ der Bluträume das einzige zur Verfügung stehende Material, und es fragt sich daher, ob diese Anlagezellen wirklich für gleichwertig gehalten werden dürfen. Mit der morphologischen Uebereinstimmung könnte eine physiologische Verschiedenheit Hand in Hand gehen. Es wäre denkbar, daß das Darmmesenchym, dem die Milz ihre Entstehung verdankt, Zellen verschiedener Natur beherbergt, die, solange sie in Bezug auf die ihnen innewohnenden Entwicklungsmöglichkeiten sich latent verhalten, histologisch sich nicht voneinander unterscheiden lassen. SAXER (1896) fand bei Embryonen vom Rind und Schaf in den Spalten des Bindegewebes mesenchymatöse Elemente, „primäre Wanderzellen“, welche sich sehr früh über den ganzen Organismus verbreiten und später besonders in den blutbildenden Organen sich anhäufen. Letztere sind sozusagen Sammelstellen der primären Wanderzellen. Diese sehr frühzeitig im embryonalen Bindegewebe auftretenden primären Wanderzellen sind nach SAXER die gemeinsame Stammform der roten und der farblosen Zellen des Blutes. Was speziell die letzteren betrifft, so wies ASKANACY (1904) auf die wichtige Beobachtung hin, daß bei der Entstehung der Lymphdrüsen „die ersten Lymphzellen, welche zwischen den Lymphgefäßplexus auftreten, nicht an Ort und Stelle entstehen, sondern angesiedelte Wanderzellen sind. Ebenso beobachtete WEIDENREICH (1905) als Stammform der verschiedenen weißen Blutkörperchen eine „Mutterzelle“, welche er mit der SAXERSchen primären Wanderzelle identifiziert. Es könnten also in dem Darmmesenchym, welches später die Milzanlage bildet, primäre Wander-

zellen früherer Embryonalstadien, oder Abkömmlinge solcher, in seßhaft gewordenem Zustande vorhanden sein und den freien Elementen, den roten und farblosen Blutzellen den Ursprung geben. Ich muß es unentschieden lassen, ob den Amphibien solche „Wanderzellen“ zukommen; jüngere Stadien, als ich sie untersucht habe, vermöchten wohl über diese interessanten Verhältnisse Aufschluß zu geben.

Daß die Entwicklungsreihen der roten und der weißen Blutkörperchen auf eine gemeinsame Stammform sich zurückführen lassen, ist von verschiedenen Forschern betont worden, so auch von SAXER, speziell für die Säugetiere. Ebenso spricht sich KOSTANECKI (1892) dahin aus, daß Erythrocyten und Leukocyten „nicht aus prinzipiell heterotypischen, spezifischen Zellformen sich entwickeln, sondern von einer gemeinsamen Zellform sich herleiten“, daß noch die Hämatoblasten indifferent sind, d. h. sowohl zu Erythroblasten werden, als auch in Leukoblasten sich umwandeln können. Auch KOSTANECKI bezeichnet mit dem Ausdruck Hämatoblast eine vollkommen hämoglobinfreie Form, während BRYCE (1905) diesen Namen gerade für die erstmals Hämoglobin führenden Elemente gebraucht, und damit ein zwischen Erythroblast und Erythrocyte liegendes Stadium heraushebt. Dagegen werden auch von BRYCE die roten und weißen Blutkörperchen bei Lepidosiren auf eine gemeinsame Stammform („wandering cells“) im Mesenchym zurückgeführt. Und ebenso führt LAGUESSE (1890) in seiner Untersuchung über die Milzentwicklung bei *Acanthias* sowohl die roten als die weißen Blutkörperchen auf dieselben, aus freien Mesenchymzellen hervorgegangenen Elemente zurück, die er nach POUCHETS Vorgang als „noyaux d'origine“ bezeichnet.

Bezüglich der Entstehung des Retikulums ist im Vorhergehenden die Ansicht vertreten worden, daß dasselbe ursprünglich protoplasmatischer Natur ist, d. h. durch Verbindung protoplasmatischer Zellausläufer zu stande kommt. In klarer Weise lassen sich diese Bildungszellen nur in ganz jungen Stadien nachweisen. Später gelingt es schwer, die Kerne derselben aufzufinden, da die Maschenräume allenthalben mit freien Elementen erfüllt sind, die den Bau des durch Dickerwerden der Bälkchen immer kompakter sich gestaltenden Retikulums verdecken. Es ist daher wiederholt versucht worden, aus den angefertigten Schnitten nach geeigneter Vorbereitung durch Auspinseln die freien Elemente zu entfernen und an dem zurückbleibenden Gerüstwerk sich Klarheit zu verschaffen über dessen Bau. Eigene, auf diese Methode begründete

Beobachtungen stehen mir jedoch nicht zu Gebote. Für die protoplasmatische Natur des Retikulums ist in neuerer Zeit besonders THOMÉ (1902) eingetreten, der das Retikulum der Lymphknoten als „ein Netzwerk von verzweigten anastomosierenden Zellen“ charakterisiert. In den Ausläufern dieser Zellen können zwar feinste Fibrillen sich differenzieren, doch werden in jungen Stadien stets auch Retikulumbälkchen ohne Fasern zu finden sein. Die Endothelzellen der Maschenräume sind nur als plattgedrückte Retikulumzellen aufzufassen. In völliger Uebereinstimmung damit betont WEIDENREICH (1904), daß auch das faserige Retikulum „zuerst protoplasmatisch ist“, daß je nach der Species ein rein faseriges oder rein zelliges Retikulum in die Erscheinung tritt. Auch er erklärt die Endothelzellen für identisch mit den Retikulumzellen.

Zu einer ganz verschiedenen Auffassung wurde STÖHR (1891) geführt durch Untersuchung der Entwicklung der Zungenbälge des Menschen. Er fand an der betreffenden Stelle junges fibrilläres Bindegewebe, in das aus den Gefäßen ausgetretene Leucocyten einwandern. Dadurch werden die Fibrillenbündel aufgelockert und in ein Netzwerk zerlegt. Die Entstehung des retikulären Gewebes geht abschnittsweise vor sich, dasselbe geht allseitig in fibrilläres Bindegewebe über und stellt überhaupt nur eine „Abart“ des letzteren dar.

### Zusammenfassung und Schluß.

1) Die Milz entsteht beim Axolotl aus dem Darmmesenchym, zu einer Zeit, da dasselbe, ohne Andeutungen der späteren Differenzierung zu zeigen, in spärlicher Ausbildung das Epithel des Darmes, bzw. des Magens umgibt.

Die erste Anlage der Milz wurde 12 Stunden nach dem Ausschlüpfen bei Larven von 8—9 mm Gesamtlänge wahrgenommen. Sie präsentiert sich als eine Anhäufung rundlicher, mit großen Kernen versehener und mit Dotterplättchen beladener Zellen.

Innerhalb der mit der abgerundeten Oberfläche frei in die Leibeshöhle vorragenden, mit breiter Basis dem Magenepithel aufsitzenden, von demselben aber stets durch Lagerung und Form der Kerne deutlich sich abhebenden Anlage ist ein unregelmäßiges Lumen wahrzunehmen, das von den indifferenten Zellen der Anlage umgeben wird und 1—2 Blutkörperchen enthalten kann.

Das Entoderm ist bei der Entstehung der Milz nicht beteiligt.

Die Bildung des Mesenchyms selbst ist von mir nicht untersucht worden. Zu der Zeit, da die Milz sich entwickelt, umgibt dasselbe als geschlossenes „Zirkulärgewebe“ das Darmepithel. Ein Zuwandern entodermaler Elemente findet um diese Zeit sicher nicht statt.

2) Innerhalb der Anlage treten Mitosen auf, welche nicht nur einerseits eine Vermehrung der Anlagezellen zur Folge haben, sondern auch, in Verbindung mit der damit Hand in Hand gehenden Differenzierung der Elemente, zu folgendem Resultat führen: Es werden a) Elemente frei, die sich als Vorstufen roter Blutkörperchen erweisen. Letztere erfüllen die Lumina der Milz, scheinen jedoch auf frühen Stadien, schon ehe deutliche Gefäße wahrzunehmen sind, befähigt, ihren Ursprungsort zu verlassen, indem sie die Stelle, da die Anlage vom Darmepithel sich abhob, als Weg benutzen und so zwischen entodermale und mesodermale Darmwand gelangen. Vielleicht darf eine Ueberleitung in die Leber angenommen werden.

Andererseits werden b) Zellen definitiv im Verband festgelegt und erscheinen fortan als Retikulum- und als Endothelzellen. Zwischen beiden besteht kein prinzipieller Unterschied.

3) Nach totaler Exstirpation der Milz sind vom 2.—3. Tage an in dem zurückgebliebenen Rest des bei der Operation durchtrennten Milzmesenteriums regenerative Prozesse wahrzunehmen. Dabei werden vom unversehrten Darmmesoderm aus Elemente abgegeben, die sich an der Regenerationsstelle auf mitotischem Wege vermehren und so gleichsam von neuem eine zunächst aus indifferenten Zellen bestehende Milzanlage herstellen.

Sehr häufig läßt sich multiples Auftreten des Regenerates beobachten. Da dies innerhalb der ersten 2 Wochen niemals der Fall ist, kann wohl daraus geschlossen werden, daß die einzelnen Regenerate nicht gleichzeitig entstehen, wie dies auch ohne weiteres die verschieden weit vorgeschrittene histologische Differenzierung derselben vermuten läßt. Unter welchen Bedingungen eine multiple Anlage unterbleibt, oder eine nachträgliche Verschmelzung der einzelnen Regenerate eintritt, konnte nicht ermittelt werden. Vielleicht ist der Verlauf der Gefäße dabei von Einfluß, derselbe ist in der vorliegenden Untersuchung nicht berücksichtigt worden.

4) Die Untersuchung des Auftretens und der histologischen Differenzierung der roten und weißen Blutkörperchen ergab folgendes:

Vor dem Auftreten der Milz, ca. 5—6 Tage bevor die Eihüllen verlassen werden, konnte nur eine Art von Blutzellen beobachtet werden, großkernige, runde, mit Dotterplättchen beladene Elemente: embryonale Blutzellen.

Kurz vor dem Ausschlüpfen sodann treten in der Leber sowie im Herzen und in den Sinus der Vorniere folgende Elemente auf: a) Blutzellen, ähnlich denjenigen des vorigen Stadiums, mit großem, bläschenförmigem Kern und Dotterplättchen im Plasma. b) „Mutterzellen“ von folgendem Typus: ein spärlich ausgebildeter und sehr zarter Plasmaleib umgibt einen großen runden Kern, welcher die Eigentümlichkeit zeigt, daß ein Teil seiner färbbaren Substanz in Form feiner Körner der Peripherie anhaftet, so daß im Schnitt die Kernkontur als fein punktierte Linie erscheint. c) Erythroblasten, d. h. hämoglobinlose Jugendstadien roter Blutkörperchen mit spindelförmiger oder ovaler Form. Der Kern kann unter Umständen noch die der Peripherie anhaftenden Chromatinportionen der „Mutterzellen“ aufweisen und dadurch die Zelle als ein Uebergangsstadium kennzeichnen. d) Lymphocyten mit zartem Plasmaleib und gebuchtetem oder mehrlappigem bis scheinbar mehrteiligem Kern.

Von der Zeit an, da die Milz als blutbildendes Organ funktioniert, lassen sich in ihren Maschenräumen Anhäufungen von Hämatoblasten beobachten, dies sind plasmaarme, rundkernige, durch charakteristische Chromatinanordnung ausgezeichnete Elemente, welche sich entweder zu Erythroblasten weiterentwickeln, die dann ihrerseits zu der erwachsenen Erythrocyte als Endprodukt führen, oder andererseits den Leukocyten verschiedener Art als Ausgangspunkt dienen können. Sie sind also die gemeinsame Stammform der roten und weißen Blutkörperchen.

Die Weiterentwicklung der Erythroblasten zu Erythrocyten, sowie ihre Entstehung aus Hämatoblasten geht ganz allmählich vor sich, es lassen sich verschiedene Uebergangsstadien feststellen.

Sämtliche Entwicklungsstadien sind bei Larven der Vermehrung durch indirekte Teilung fähig, die hämoglobinhaltigen Erythrocyten nicht ausgeschlossen. Die Verhältnisse beim erwachsenen Tier wurden nicht untersucht.

5) Daß die Milz beim Axolotl regeneriert wird, steht im Widerspruch mit der Tatsache, daß bei anderen inneren Organen der Amphibien die Regenerationskraft gänzlich versagt. Doch scheint mir dabei zu bedenken, ob die Milz mit anderen inneren Organen, mit einer Lunge oder einem Eileiter ohne weiteres in

Parallele gestellt werden darf. Nach GOETTE (1875) kommt der Milz „keine ursprünglich morphologische Anlage“ zu, LAGUESSE (1890) nennt sie „eine Art Ueberrest embryonalen Mesenchyms“, und ZIEGLER (1892) sagt von dem lymphoiden Gewebe (der Milz und anderer Organe), daß es „gewissermaßen als ein Residuum des embryonalen Mesenchyms aufgefaßt werden kann“.

Sollte es nicht verständlich sein, wenn ein solches Gewebe, in dem „die lebhafteste, embryonale Zellteilung fort dauert“, einen höheren Grad von Regenerationsvermögen besitzt als andere, in viel höherem Maße spezialisierte Gewebe? Sollte nicht in gewissem Sinne die Tatsache der Milzregeneration den Satz WEISMANNS (1892) bestätigen, „daß die Regenerationsfähigkeit doch nicht allein auf spezieller Anpassung eines bestimmten Organs beruht, sondern daß es auch eine allgemeine Regenerationskraft des ganzen Organismus gibt, die sich bis zu einem gewissen Grade auf viele, vielleicht auf alle Teile bezieht, und kraft deren einfachere Organe, auch wenn sie nicht speziell der Regeneration angepaßt sind, doch wieder ersetzt werden können“.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1904 ASKANACY, M., Der Ursprung und die Schicksale der farblosen Blutzellen. Münch. med. Wochenschr., Jahrg. 51.
- 1903 BARFURTH, D., Die Erscheinungen der Regeneration. O. HERTWIGS Handb. d. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere, Lief. 17.
- 1879 BIZZOZERO, G., und SALVIOLI, G., Die Milz als Bildungsstätte roter Blutkörperchen. Centralbl. f. d. med. Wiss., Bd. XVII.
- 1820 — und TORRE, A., Ueber die Bildung der roten Blutkörperchen bei den niederen Wirbeltieren. Centralbl. f. d. med. Wiss., Bd. XX.
- 1900 CHORONSHITZKY, B., Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Bd. XIII.
- 1893 ELIASBERG, M., Experimentelle Untersuchungen über Blutbildung in der Milz der Säugetiere. Dissert. Dorpat.
- 1875 GOETTE, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke, Leipzig.
- 1883 GRIFFINI, L., und TIZZONI, G., Étude expérimentelle sur la reproduction partielle de la rate. Arch. ital. Biol., T. IV.
- 1900 KOLLMANN, J., Entwicklung der Lymphknötchen im Blinddarm und im Processus vermiformis. Die Entwicklung der Tonsille und die Entwicklung der Milz. Arch. f. Anat. u. Physiol. (His).
- 1892 KOSTANECKI, K., Die embryonale Leber in ihrer Beziehung zur Blutbildung. Anat. Hefte, Bd. I.
- 1892 v. KUPFFER, K., Ueber die Entwicklung von Milz und Pankreas. Münch. med. Wochenschr., Jahrg. 39.
- 1890 LAGUESSE, E., Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. XXVI.
- 1890 MAURER, F., Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XVI.
- 1899 MAXIMOW, A., Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Hodenverletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Hodengewebes. Beitr. path. Anat. u. allg. Pathol., Bd. XXVI.
- 1892 OPPEL, A., Unsere Kenntnis von der Entstehung der weißen und roten Blutkörperchen. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat., Bd. III.

- 1885 PHISALLIX, C., Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la rate chez les Ichthyopsides. Arch. Anat. expér., Série 2, T. III.
- 1904 PINTO, C., Sullo sviluppo della milza nei Vertebrati. Archivio ital. di Anat. e di Embriol. Firenze, Vol. III.
- 1902 PIPER, H., Die Entwicklung von Leber, Pankreas und Milz bei den Vertebraten. Dissert. Freiburg i. Br.
- 1902a — Die Entwicklung von Magen, Duodenum, Schwimmblase, Leber, Pankreas und Milz bei *Amia calva*. Arch. f. Anat. u. Physiol., Supplement.
- 1900 PUGNAT, A., Note sur la régénération expérimentelle de l'ovaire. C. R. Soc. Biol., Séances et Mémoires.
- 1899 RUFFINI, A., Sullo sviluppo della milza nella *Rana esculenta*. Monit. zool., Vol. X.
- 1896 SAXER, FR., Ueber die Entstehung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weißen Blutkörperchen. Anat. Hefte, Bd. VI.
- 1902 SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
- 1891 STÖHR, PH., Die Entwicklung des adenoiden Gewebes, der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschrift NÄGELI-KÖLLIKER, Zürich.
- 1902 THOMÉ, R., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Lymphknoten. I. Das Retikulum der Lymphknoten. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII.
- 1892 WEISMANN, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung, Jena.
- 1903 — Versuche über Regeneration bei Tritonen. Anat. Anz., Bd. XXII.
- 1904 WEIDENREICH, FR., Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXV.
- 1905 — Ueber die Entstehung der weißen Blutkörperchen im post-fetalen Leben. Anat. Anz., Ergänzungsh., Bd. XXVII.
- 1888 ZIEGLER, H. E., Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII.
- 1892 — Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbeltieren. Verh. Zool. Ges.

### Figurenerklärung.

#### Buchstabenbezeichnung:

<i>Ac</i> Amöbocyte	<i>Ebc</i> junge Erythrocyte
<i>aM</i> Anlagezelle in Mitose	<i>Ec</i> Erythrocyte
<i>BR</i> Basis der Regenerationsstelle	<i>Ep</i> Epidermiszelle
<i>d</i> Dotterplättchen	<i>Hb</i> Hämatoblast
<i>dB</i> degenerierendes Blutkörperchen	<i>L</i> Lunge
<i>de</i> Darmepithel	<i>Lc</i> Leukocyt
<i>dm</i> Darmmesenchym	<i>Ly</i> Lymphocyt
<i>dM</i> durchtrennte Körpermuskulatur	<i>m</i> Mesenterium
<i>e</i> Endothelzelle	<i>MR</i> Mitose im Regenerationsherd
<i>eB</i> embryonale Blutzelle	<i>Mz</i> Mutterzelle
<i>Eb</i> Erythroblast	<i>Phc</i> Phagocyte
<i>Eb</i> , Uebergang von Hämatoblasten zu Erythroblasten	<i>R</i> Regenerationsstelle
	<i>rB</i> rotes Blutkörperchen
	<i>Re</i> Regenerat
	<i>Rz</i> Retikulumzelle

Mit Ausnahme von Fig. 1, 2, 3, 18, 22 und 24 sind sämtliche Figuren unter Anwendung von Ok. I und Oelimmersion  $\frac{1}{12}$  von Leitz bei ausgezogenem Tubus mittels des ABBESchen Zeichenapparates angefertigt.

#### Tafel V.

Fig. 1. Umrisszeichnung von drei auf der Magenwand gelagerten Regeneraten, von oben gesehen. Alter des Regenerates 12 Monate, Alter des Versuchstieres bei Entnahme des Regenerates 14 Monate. Lupenvergrößerung.

Fig. 2. Die zwei vorderen der obigen Regenerate, von der Seite gesehen.

Fig. 3. Querschnitt mit Milzanlage, *M*. Alter 12 Stunden, Gesamtlänge 8,5 mm.

Fig. 4. Aus demselben Schnitt bei starker Vergrößerung: die Milzanlage vom Darmepithel sich abhebend.

Fig. 5. Aus derselben Serie: maximale Erhebung der Anlage. Darmepithel nicht ausgezeichnet.

Fig. 6, 7, 8. Aus Querschnittserien durch Larven von 9,4 mm Länge. Alter 24 Stunden. Im Lumen die Uebergangszellen, *U*.

Fig. 9. Querschnitt. Alter 36 Stunden. Erythroblastenmitose, *Eb*.

Fig. 10. Querschnitt. Alter 48 Stunden. Rote Blutkörperchen verlassen die Milz.

## Tafel VI.

Fig. 11. Querschnitt. Alter 48 Stunden. Rote Blutkörperchen verlassen die Milz.

Fig. 12. Querschnitt. Alter 36 Stunden. Derselbe Prozeß wie in Fig. 10 und 11.

Fig. 13. Querschnitt. Alter 48 Stunden. Rote Blutkörperchen zwischen Entoderm und Mesoderm der Magenwand steckend.

Fig. 14. Querschnitt. Alter 6 Tage. Die Milz erscheint vom Magen abgehoben durch das Mesenterium, *m*.

Fig. 15 u. 16. Aus Längsschnitten durch die Milz 10 mm langer Larven. Genaueres Alter unbekannt. Zellen der Milz vorwiegend Erythroblasten.

Fig. 17. Aus einem Querschnitt durch ein Stadium von 8 Wochen. Hämatoblasten, Endothel- und Retikulumzellen, *Hb*, *e*, *Rz*.

Fig. 18. Aus einem Querschnitt durch die Operationsstelle. 30 Stunden nach Exstirpation der Milz. Epidermiszellen, *Ep*, sind von der Wundstelle aus in die Leibeshöhle vorgedrungen und haben den Mesenterialstumpf, *R*, an seiner freien Oberfläche eingehüllt.

Fig. 19. Aus einem Querschnitt durch ein Stadium von 48 Stunden nach Exstirpation der Milz. Beginn der regenerativen Prozesse. Im Mesenterialstumpf treten zahlreiche Mitosen auf. Dazwischen Blutkörperchen im Zerfall begriffen, *dB*.

## Tafel VII.

Fig. 20. Aus einem Querschnitt. Stadium 30 Stunden. Kernreichtum an der Basis des Mesenterialstumpfes.

Fig. 21. Aus einem Regenerat von 4 Tagen. Hämatoblasten, *Hb*, und Reticulumzellen, *Rz*, treten auf.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Magenwand mit 2 daran haftenden Regeneraten. Stadium 14 Tage. Vergr.: Ok. I, Obj. II, Leitz.

Fig. 23. Aus einem Regenerat von 14 Tagen. Dasselbe zeigt Retikulumzellen, *Rz*, Hämatoblasten, *Hb*, sowie Erythroblasten verschiedenen Alters, *Eb* und *Eb<sub>11</sub>*.

Fig. 24. Zwei Regenerate im Längsschnitt. Alter 4 Monate. Vergr.: Ok. I, Obj. II, Leitz.

Fig. 25—32. Aus Längsschnitten durch ein Nebenregenerat unbekanntes Alters. Hauptregenerat 4 Monate alt (s. Fig. 24).

Fig. 26. Erythrocyten verschiedenen Alters, mit struiertem Plasma, noch an Erythroblasten erinnernd, *Ebc*; in fertig ausgebildetem Zustande, mit homogenem Plasma und völlig kompaktem Kern, *Ec*.

Fig. 27. Junge Erythrocyten in indirekter Teilung.

Fig. 28. Uebergänge von Hämatoblasten zu Erythroblasten, *Hb*, und *Eb*,, Retikulumzelle, *Rz*, zugleich Endothelzelle.

Tafel VIII.

Fig. 25. Maschenräume des Milzgewebes, begrenzt von Endothelzellen, *e*, erfüllt mit Hämatoblasten, *Hb*, Erythrocyten, *Ec*, und Phagocyten, *Phc*.

Fig. 29. Ansammlung von Hämatoblasten in- und außerhalb der Maschenräume.

Fig. 30. Durchtretender Hämatoblast.

Fig. 31. Phagocyten, mit zerfallenden Blutkörperchen beladen.

Fig. 32. Leukocyten.

Fig. 33. Embryonale Blutzellen aus der Aorta, ca. 5 Tage vor dem Ausschlüpfen fixiert.

Fig. 34. Blutzellen eines kurz vor dem Verlassen der Eihüllen fixierten Tieres.

Fig. 35 u. 36. Gelappt- und mehrkernige Blutzellen.

# Zur Anatomie und Histologie des Herzens von Arca.

Von

Alfred Theiler, Luzern.

Hierzu Tafel IX und X und 5 Figuren im Text.

---

## I. Einleitung und Technisches.

Die vorliegende Arbeit bezweckt eine genauere Darstellung der Herzverhältnisse innerhalb der Gattung *Arca* nach der vorhandenen Literatur und nach eigenen Beobachtungen. Da dieselbe ziemlich rasch abgebrochen werden mußte, so mußte mancher Punkt, dessen Eruierung noch wünschenswert gewesen wäre, unberücksichtigt gelassen werden. Es standen mir 4 Arten zur Verfügung: *Arca Noae* L., *A. barbata* L., *A. lactea* L., *A. tetragona* POLI. Das Material erhielt ich zum Teil von der Zoologischen Station in Neapel in fixiertem Zustande zugesandt; zum Teil sammelte ich es selbst während eines zweimonatlichen Aufenthaltes an dieser Station, der mir durch die gütige Unterstützung des hohen eidgenössischen Departements des Innern und der hohen Regierung des Kantons Zürich (Fiedler-Stiftung) möglich war.

Ueber die angewandte Technik habe ich folgende Bemerkungen zu machen. Die Tiere müssen vor der Fixierung betäubt werden, um Kontraktionen bei der nachherigen Fixierung zu vermeiden. Angewendet wurde zu diesem Zwecke Cocain (2-proz. Lösung in Meerwasser) und Alkohol (5-proz.). Besonders mit dem letzteren Mittel war ich sehr zufrieden. Nach ca. 5—6 Stunden waren auch die größten Tiere geöffnet und schlossen bei Berührung des Mantelrandes die Schale nicht mehr, ein Zeichen, daß sie genügend betäubt waren. Die Tiere wurden dann ganz fixiert, indem ich sie in Sublimatlösung warf, der 5 Proz. Eisessig beigelegt war. So wurde gleichzeitig die Schale ganz oder zum Teil gelöst. Zu histologischen Zwecken wurden auch einzelne Stücke mit dem Herzen herauspräpariert und gesondert fixiert in Osmiumsäure

oder in FLEMMINGS Gemischen. Kleinere Tiere, die noch in der Schale waren, wurden nach der Fixierung entkalkt, in einem Gemisch von 70-proz. Alkohol plus 2—3 Proz. konzentrierte Salpetersäure. Dies Verhältnis erwies sich als sehr geeignet, indem keine Luftblasen in den Geweben sich bildeten. Als Farbstoffe wurden die üblichen wie Boraxkarmin, Hämalan und verschiedene Hämatoxyline mit den zugehörigen Plasmafärbstoffen verwendet. Für histologische Zwecke brauchte ich besonders Eisen-Hämatoxylin und Säurefuchsin-Pikrinsäure nach VAN GIESON.

Zum Studium der allgemeinen Organisation verwendete ich meistens Celloidinschnitte. Für die feineren histologischen Untersuchungen wurden aber Paraffinschnitte hergestellt. Besonders geeignet für die Erkennung des feineren Baues erwiesen sich namentlich Ausbreitungspräparate des Vorhofs, die mit Eisen-Hämatoxylin kurze Zeit (10 Minuten) gefärbt und differenziert worden waren.

## II. Das Herz der Lamellibranchier.

Die nachfolgenden Zeilen haben lediglich den Zweck, zu zeigen, in welcher Hinsicht die Zentralteile des Blutgefäßsystems von Arca sich unterscheiden von der den meisten Lamellibranchiern zukommenden Herzform. Die eigenartigen Verhältnisse, welche Arca darin zeigt, sind denn auch von ganz besonderer Wichtigkeit für die phylogenetische Erkenntnis des Molluskenherzens gewesen und darum von den verschiedensten Forschern für ihre diesbezüglichen Theorien verwertet worden, wie wir später zeigen werden.

Wie alle übrigen Mollusken, besitzen auch die Lamellibranchier ein Blutgefäßsystem. Der zentrale, propulsatorische Teil desselben, das Herz, liegt in einem Abschnitt der Leibeshöhle, dem Pericard, und wird gewöhnlich vom Darne durchbohrt. Das Pericard stellt meistens eine einheitliche Höhlung dar (Textfig. 1). Ausnahmsweise können aber zwei Pericardialhöhlen vorkommen (Arca, Textfig. 4). Als Leibeshöhle ist das Pericard deshalb zu betrachten, weil es ähnlich wie das Cölom der Anneliden mit der Außenwelt in Verbindung tritt. Diese Kommunikation kommt dadurch zustande, daß aus dem Pericard jederseits ein Gang, Renopericardialgang, in das paarige Nephridium führt, das sich in die Mantelhöhle öffnet. Dieser Renopericardialgang mündet bei den meisten

Lamellibranchiern direkt in die Niere; bei gewissen Muscheln aber ist seine Einmündung in den Ausführungsgang der Nephridien verlegt (Arca). Die beiden Gänge nehmen vermittelst eines bewimperten Trichters (Nierentrichter) ihren Ursprung im Pericard. Das Herz selbst ist arteriell, da es in die Blutbahn eingeschaltet ist, welche das Blut von den Atmungsorganen in den Körper zurückleitet. Es besteht aus einem Ventrikel und zwei Vorhöfen. In wenigen Fällen kommt es vor, daß zwei Ventrikel vorhanden sind. Das scheint aber nur dann möglich zu sein, wenn gleichzeitig zwei Pericardien vorkommen (z. B. Arca Noae L., Textfig. 4). Der Ventrikel liegt median und besitzt immer sehr muskulöse Wandungen. Die Vorhöfe liegen seitlich vom Ventrikel; sie sind auch mehr oder weniger muskulös und stehen einerseits mit dem abführenden Kiemengefäß, andererseits mit dem Ventrikel in Verbindung. Zwischen den Vorhöfen und dem Ventrikel finden sich muskulöse Klappen, welche den Rückstrom des Blutes hindern sollen.

Aus dem Ventrikel entspringt entweder nur eine Aorta (z. B. Mytilus); oder es existieren zwei Aorten, von welchen die vordere über, die hintere unter dem Darne verläuft (z. B. Anodonta). Endlich ist es klar, daß zwei ganz getrennte Ventrikel auch ihre besonderen Aorten haben müssen (z. B. Arca tetragona POLI).

Die Zirkulation des Blutes geschieht in den aufgeführten Teilen folgendermaßen: Das in den Kiemen wieder arteriell gewordene Blut gelangt durch die abführenden Kiemengefäße in die beiden Vorhöfe. Durch Kontraktion derselben wird es in den Ventrikel getrieben. Die erwähnten Klappen verhindern die Rückströmung des Blutes in die Vorhöfe. Endlich gelangt es durch das Zusammenziehen der starken Ventrikelmuskulatur in die Aorten und wird durch dieselben den verschiedensten Körperteilen zugeführt.

Der Ventrikel kann in verschiedener Art und Weise mit dem Enddarm in Beziehung treten: a) der Ventrikel liegt dorsal vom Rectum (Textfig. 2) bei Nucula, Anomia und Arca; b) der Ventrikel wird vom Enddarm durchbohrt bei der großen Mehrzahl der Lamellibranchier (Textfig. 1); c) der Ventrikel ist ventral vom Rectum gelegen bei Teredo, Ostrea und Malletia (Textfig. 3). Speziell bei Arca gibt es Formen, die unter a) gehören (Arca scapha CLEMNITZ); andere aber besitzen zwei gänzlich getrennte Ventrikel und Pericardien, die lateral vom Rectum gelegen sind (z. B. Arca Noae, Textfig. 4).

Man wird aus dieser kurzen Uebersicht der Herzverhältnisse bei den Lamellibranchiern klar erkennen können, daß die Gattung *Arca* in mehrfacher Hinsicht vom häufigsten Typus abweicht. Diese Verhältnisse im Zusammenhange darzustellen, ist der Zweck der vorliegenden Arbeit.

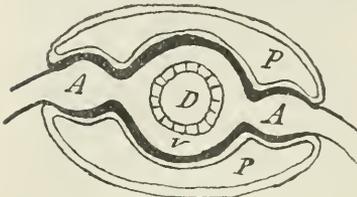


Fig. 1.

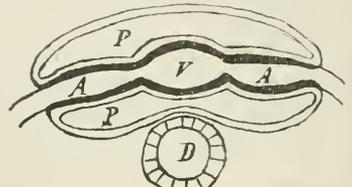


Fig. 2.

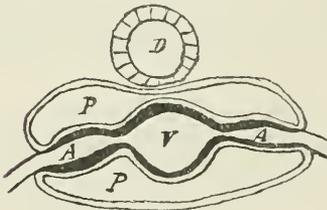


Fig. 3.

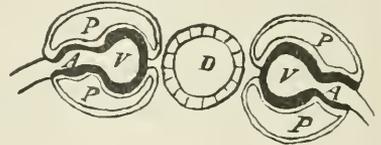


Fig. 4.

Fig. 1—4. Schemata für verschiedene Herzformen bei den Lamellibranchiern nach LANG (1903). Fig. 1 zirkumrektionales Herz; Fig. 2 supra-rectales Herz; Fig. 3 infra-rectales Herz; Fig. 4 Doppelherz von *Arca Noae*.

### III. Zur Anatomie des Herzens von *Arca*.

#### A. Historisches.

Die Literatur, die sich auf dieses so interessante Herz bezieht, ist nicht besonders reichhaltig. Vielfach findet man einzelne Beobachtungen zerstreut in der Literatur. Diese zu sammeln ist recht schwierig, da man oft nur zufällig solche zu Gesicht bekommt. Ich glaube deshalb kaum, daß meine Literaturübersicht die wünschenswerte Genauigkeit zeige.

Der erste, welcher sich mit dem Herzen von *Arca* beschäftigte, war POLI (1791—95). Er erkannte bereits, daß sich hier Verhältnisse finden, welche von denjenigen der meisten Muscheln ganz abweichen, indem die sonst einfache Herzkammer hier durch zwei Kammerteile, einen rechten und einen linken, vertreten ist. Seine Figuren müssen für die damalige Zeit als meisterhaft bezeichnet werden. Er erkannte nicht nur die beiden lateralen Herzen,

sondern auch, daß aus jedem Ventrikel eine Aorta entspringe, die sich aber in der Mitte vereinigten.

Die genaueste Untersuchung verdanken wir GROBBEN (1888). In seiner Abhandlung über die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten beschäftigt er sich auch sehr eingehend mit dem Herzen von Arca Noae L. Er beschränkte seine Untersuchungen aber auf Ventrikel, Atrium und Pericard. Den Ursprung der Aorten hat er nicht untersucht. Er gibt nicht nur eine genaue Beschreibung seiner Befunde, sondern bespricht auch die bis dahin versuchten Erklärungen der Duplizität dieses Herzens.

Zwei Jahre später (1890) erschien eine Arbeit von MÉNÉGAUX: Recherches sur la circulation des Lamellibranches. Dieser Autor widmet der Besprechung des Herzens von Arca einige Seiten. Während die früheren Autoren sich mehr mit der bekanntesten Form, Arca Noae L., beschäftigten, zieht er nun auch Arca barbata L., die ebenso häufig im Mittelmeere vorkommt, und eine Arca scapha CHEMNITZ, eine seltene Form aus dem Roten Meere, in den Kreis seiner Beobachtungen.

PELSENEER (1891) bespricht in seiner „Contribution à l'étude des Lamellibranches“, das Herz von Arca barbata. Doch scheint er die Arbeit von MÉNÉGAUX noch nicht gekannt zu haben; obgleich seine Beobachtungen mit denjenigen von MÉNÉGAUX nicht übereinstimmen, erwähnt er doch keineswegs dessen Arbeit. Da auch meine Ansichten mit denjenigen PELSENEERS sich nicht decken, so werde ich später Gelegenheit haben, dieselben eingehender zu besprechen.

Außer diesen bekannten Arbeiten finden sich gelegentliche Beobachtungen ganz zerstreut notiert. So ist es, wie ich eingangs bereits erklärte, sehr schwierig, alle diese Stellen zu sammeln. Ich notiere im folgenden einige von solchen Angaben.

GROBBEN gibt in einer Fußnote seiner bereits zitierten Abhandlung (1888, p. 5) an, daß sich Abbildungen des Herzens von Arca barbata finden bei DESHAYES (Exploration scientifique de l'Algérie; Histoire naturelle des Mollusques; Mollusques acéphales, Paris 1844—48) auf Taf. 118, Fig. 6; Taf. 119, Fig. 3, und von Arca Gaimardi auf Taf. 123, Fig. 9, ohne jeglichen Text, bezw. Tafelerklärung. Es kommt das daher, daß dieses Werk plötzlich abgebrochen wurde. Es war mir nicht möglich, ein Exemplar desselben zu Gesicht zu bekommen.

FRANÇOIS (1891) untersuchte auf einer Studienreise nach Nouméa makroskopisch das Herz einer Arca, die er nicht mit

vollkommener Sicherheit als *Arca barbata* bezeichnete. Er fügt dem Namen nämlich ein Fragezeichen bei. Die Form, die er untersuchte, hat einen Ventrikel, der transversal in die Länge gezogen und an beiden seitlichen Enden angeschwollen ist. Er wäre wohl am besten mit dem von MÉNÉGAUX untersuchten Ventrikel von *Arca scapha* CHEMNITZ zu vergleichen. Ob der Darm den Ventrikel durchbohrt, wie es den Anschein habe, oder ob er nur an den Ventrikel angeheftet sei, konnte er nicht feststellen.

Ich kann diese Beobachtungen nicht recht mit den von anderen Forschern und auch von mir selbst bei *Arca barbata* gemachten in Einklang bringen, weshalb ich vermute, daß FRANÇOIS nicht *Arca barbata*, sondern irgend eine andere Art unter der Hand gehabt habe. Schade ist, daß er die Form des Pericards nicht untersucht hat; das würde viel eher einen Anhaltspunkt zur Bestimmung abgegeben haben. Was mich aber bestimmt zu glauben, daß FRANÇOIS eine andere Art untersuchte, das ist 1) die Form des Ventrikels (alle Untersucher von *Arca barbata* sind mit Ausnahme von PELSENER darin einig, daß dieselbe zwei gesonderte Ventrikel besitzt); 2) der Ursprung der vordern Aorta, die er mitten aus dem Ventrikel entspringen läßt, während nach den Untersuchungen von MÉNÉGAUX aus jedem Ventrikel eine vordere Aorta entspringt, die sich dann über dem Darne vereinigen (eine hintere Aorta zeichnet er überhaupt nicht); 3) die Größe des hinteren Retractors, die viel zu gering angenommen ist. Seine beiden Hälften sind kaum so groß gezeichnet wie die seitlichen Anschwellungen des Ventrikels, währenddem sie tatsächlich bei *Arca barbata* viel größer sind. Er fügt dann noch bei, er habe die gleichen Verhältnisse bei einer nahe verwandten Form, „*Arca pilosa* (?)“, gefunden. Wenn es auch nicht möglich ist, die Art, die FRANÇOIS untersuchte, sicher wiederzuerkennen, so sind uns seine Angaben dennoch von Nutzen. Sie zeigen uns aufs deutlichste, daß nicht alle Arten von *Arca* ein doppeltes Herz besitzen, sondern daß bei gewissen Formen der Ventrikel noch einfach ist. Auch MÉNÉGAUX' Untersuchungen bei *Arca scapha* CHEMNITZ gewinnen dadurch an Gewißheit, da er dort ganz ähnliche Verhältnisse fand.

Eine fernere Notiz fand ich zufällig in einem Aufsatz von GARNER, *Malacological Notes* (1877). Er sagt dort: „Some *Arcae* and *Pectunculi* have two hearts, *Arca auriculifera* but one, of the shape of an inverted M.“ Was das für eine Species ist, und wo sie vorkommt, diese *Arca auriculifera*, konnte ich nicht ausfindig

machen. Auch in „Monograph of the Genus Arca“ by LOVELL REEVE, erschienen im Sammelwerk „Conchologia Iconica“, findet sie sich nicht, trotzdem dort nicht weniger als 122 Species beschrieben sind. Aus dieser letzteren Notiz von GARNER geht auch hervor, daß es Arten von Pectunculus gibt, welche zwei Ventrikel besitzen. Irgend eine weitere Literaturangabe über eine solche Pectunculus-Art, zumal auch Abbildungen von solchen, konnte ich aber nicht finden. Da Pectunculus mit Arca nahe verwandt ist, würden vielleicht Untersuchungen, die auf diverse Arten der beiden Gattungen ausgedehnt und namentlich die Pericardialverhältnisse genauer berücksichtigen würden, weitere Schlüsse auf die Phylogenie des Herzens der Lamellibranchier gestatten, insbesondere auch deshalb, weil diese Gattungen zu den ältesten Lamellibranchiern gehören.

**B. Arca barbata L.**

Ueber das Herz dieser Art, welche im Mittelmeere wohl so häufig ist, wie die bis jetzt am meisten untersuchte Arca Noae L., machen einige Angaben MÉNÉGAUX, PELSENEER und FRANÇOIS. Gerade deshalb, weil sie noch nicht so eingehend untersucht worden ist, beschäftigte ich mich am meisten mit derselben. Ich will sie deshalb zuerst behandeln, um hierauf den Vergleich mit den anderen, speziell mit der Arca Noae ziehen zu können.

Zur Darstellung der anatomischen Verhältnisse des Herzens von Arca barbata benutze ich eine Figur von MÉNÉGAUX. Dieser Forscher hat Injektionen gemacht; es war ihm deshalb möglich, die Blutgefäße genau zu verfolgen. In dieser Figur sehen wir, daß Arca barbata zwei voneinander total getrennte Pericardialhöhlen hat (*P*). Sie beginnen vorn etwa in der Gegend, wo die Gonaden ihre stärkste Entfaltung zeigen, und reichen hinten, sich über die Nieren lagernd, bis in den mittleren Teil dieses ebenfalls paarigen Organes. Ihre lange Seitenlinie läuft den beiden Kiemenachsen entlang. Dorsal stoßen sie durchwegs direkt an das Körperepithel; ebenso sind sie ventral begrenzt

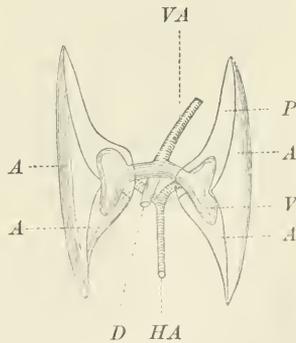


Fig. 5. Schema des Herzens von Arca barbata nach MÉNÉGAUX. *P* Perikard, *A* Vorhof, *V* Ventrikel, *VA* vordere Aorta, *HA* hintere Aorta, *D* Darm.

durch das äußere Körperepithel, das sich zwischen Kiemenachse und Körperwand ausdehnt. Weiter hinten aber schiebt sich dann auf der ventralen Seite das BOJANUSSCHE Organ oder die Niere ein. Die Begrenzung gegen die Mitte zu ist eine verschiedene. Während sich die beiden Pericardialhöhlen vorn weit voneinander entfernt halten, nähern sie sich in ihrem mittleren Verlaufe, um sich weiter hinten wieder voneinander zu trennen. Vorne liegen median von ihnen zunächst die Gonaden; es schiebt sich dann zwischen die beiden Pericardialhöhlen hinter den Gonaden der bei diesen Formen so mächtig entwickelte hintere Retractor des Fußes ein, der ungefähr in der Gegend aufritt, wo die Ventrikel liegen, um von hier weg bis zu hinterst die beiden Höhlen auseinanderzuhalten. Die beiden Höhlen sind also stets voneinander getrennt; sie nähern sich nur in ihren mittleren Partien.

Die Vorhöfe (*A*) erscheinen uns auf den ersten Blick schon als Einstülpungen der Pericardialwand von der Seite her. Die laterale Wand der Pericardien ist fast in ihrer ganzen Ausdehnung von vorn bis hinten eingestülpt. Die Vorhöfe sind also lateral begrenzt durch die Kiemenachsen, währenddem sie median ins Innere der Pericardien hineinragen. Sie wiederholen im allgemeinen die Gestalt der Pericardien, d. h. sie sind vorn und hinten schmal, währenddem sie in der Mitte, da, wo sie in den Ventrikel übergehen, eine Verbreiterung zeigen.

Die Vorhöfe sind folgendermaßen befestigt: Lateral sind sie in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Pericard verwachsen. Median geschieht die Befestigung einerseits am Ostium venosum des Ventrikels; andererseits ist fast der ganze hintere Teil des Vorhofs auch median mit dem an der Niere gelegenen Teile des Pericards verlötet.

Da wo die Pericardien am breitesten sind, liegen die beiden sehr starken Ventrikel (*V*). Ihre Gestalt ist ziemlich dreieckig; die Basis des Dreieckes ist gegen den jeweiligen Vorhof zugekehrt, währenddem die Spitze der medianen Seite zu gelegen ist. Die Rückströmung des Blutes aus dem Ventrikel in den Vorhof wird verhindert durch einen Sphinkter.

Der Ursprung der Arterien ist lediglich von MÉNÉGAUX dargestellt worden. Wie wir aus der Figur ersehen, entspringt jederseits aus dem Ventrikel ein kurzer Aortenstamm, der sich gegen die Mittellinie des Tieres wendet. Aus demselben entspringen aber sofort je eine vordere und eine hintere Aorta. Die beiden vorderen Aorten treffen sich über dem Darne, um eine einzige

vordere Aorta zu bilden (*LVA*, *RVA*, Fig. 1); die beiden hinteren, die übrigers viel schwächer ausgebildet sind, treffen sich unter dem Darne, um sich zu einer hinteren Aorta zu vereinigen (*HA*) — Ich möchte hier bemerken, daß man auf Querschnitten sehr leicht den Ursprung der vorderen Aorten verfolgen kann, daß es aber ungemein schwierig fällt, die nur ganz schwach ausgebildeten hinteren Aorten zu entdecken.

Der von vorn kommende Geschlechtsgang und der von hinten kommende Ausführungsgang der Nieren vereinigen sich zu einer gemeinsamen Urogenitalkloake, die zwischen Körperwand und Kiemen nach außen mündet. Kurz vor der Vereinigung der beiden Kanäle mündet in den Nierengang der Renopericardialgang. Derselbe ist auf den beiden Figg. 3 und 4 zu verfolgen (*R*). Die beiden Bilder stammen von der rechten Seite des Tieres (das Tier wurde von vorn nach hinten in Schnitte zerlegt, weshalb die linke Seite des Präparates und Bildes der rechten des Tieres entspricht und umgekehrt). Fig. 4 zeigt ihn in seiner ganzen Ausdehnung. Da diese Schnitte ziemlich genau in der dorso-ventralen Richtung gemacht wurden, so liegt er also im allgemeinen in einer Transversalebene. Er verläuft alsdann in dieser Ebene von der lateralen Seite gegen die Mitte zu. Von THIELE wurde bereits bei *Arca tetragona* POLI festgestellt, daß der Renopericardialgang nicht direkt in die Nieren, sondern nur in den Ausführungsgang derselben mündet. Die gleiche Beobachtung ist also auch hier bei *Arca barbata* zu machen. Auf Fig. 3 habe ich versucht, einige Details dieses Ganges anzugeben, soweit sie auf einem 30  $\mu$  dicken Celloidinschnitte zu erkennen sind. Wir können die epitheliale Auskleidung desselben und namentlich die Bewimperung erkennen.

Was bis jetzt im Blutkreislauf von *Arca* noch nie aufgedeckt worden ist, das betrifft den venösen Teil desselben. Im allgemeinen sammelt sich bei der Mehrzahl der Muscheln das venöse Blut aus dem Lakunensystem des Körpers in einem venösen Längssinus, welcher unter dem Pericard liegt. Von hier aus durchströmt dann der größte Teil des Blutes das komplizierte, venöse Kanalnetz der beiden Nieren, um sich jederseits in dem der Basis der Kiemen entlang verlaufenden Kiemengefäße zu sammeln und von hier aus in die beiden Kiemenlamellen einzutreten. Verfolgen wir den auf Fig. 3 und 4 mit *VS* bezeichneten Kanal nach hinten, so erstreckt er sich zwischen den Gängen der Nieren, wo man ihn dann nicht mehr genauer verfolgen kann. Folgt man seinem Verlaufe nach vorn, so zieht er zunächst parallel der Visceral-

kommissur auf der inneren Seite derselben, um sich hierauf allmählich auf die innere Seite der Kommissur zu verlegen. Man sieht dort nebeneinander den Gonodukt, die Visceralkommissur und diesen Hohlraum. Weiter vorn verliert er sich dann zwischen den Gonaden. Ich glaube, diesen Hohlraum als einen Teil des venösen Blutgefäßsystems erklären zu müssen. Es wäre dann offenbar eine Vene, welche das Blut im vorderen Teil des Körpers sammelt und es nach hinten in die Gegend der Nieren befördert. Wenn diese Vene direkt homolog sein sollte dem venösen Längssinus der meisten Lamellibranchier, so ist klar, daß dies Gebilde bei *Arca* eben auch doppelt vorkommen muß.

Ueber die Verbindung der abführenden Kiemengefäße mit den Vorhöfen konnte ich keine Literaturangaben finden. Es scheint aus meinen Präparaten hervorzugehen, daß eine scharfe Grenze zwischen beiden sich überhaupt nicht feststellen läßt. Die langgestreckte Gestalt der Vorhöfe läßt vermuten, daß eine Verbindung zwischen beiden auf einer größeren Strecke erfolge. In der Tat kann man erkennen, daß die Vorhöfe fast in ihrer ganzen Ausdehnung mit Kanälen der primären Leibeshöhle in Verbindung stehen, die die Kiemenchse entlang verlaufen und schließlich ein einheitliches abführendes Kiemengefäß bilden. Dieses verläuft nach meinen Präparaten mitten über der Kiemenchse, sammelt also das Blut von beiden Kiemenslamellen und steht in direkter Verbindung mit dem Vorhofe (Fig. 2 *KV*). Die beiden Längskanäle, welche jederseits am Grunde der beiden Kiemenslamellen verlaufen, wären dann die zuführenden Gefäße (Fig. 2 *KA*). Ich stelle mich in Gegensatz zu BONNET (1877), der umgekehrt das mittlere Gefäß als zuführendes und die beiden seitlichen als abführende bezeichnet. Es scheint mir aber von vornherein wahrscheinlicher zu sein, daß das mittlere Gefäß das Blut abführt, da es dann direkt mit dem Vorhof in Verbindung treten kann, während zwei seitliche Gefäße schwieriger in Kommunikation mit dem Vorhof zu bringen wären.

Es bleibt mir noch übrig, die Angaben von PELSENER (1891), betreffend das Herz von *Arca barbata*, zu erwähnen. Die Beobachtungen FRANÇOIS' wurden bereits eingangs gewürdigt. PELSENER gibt folgende Beschreibung des Herzens von *Arca barbata*: „Le ventricule est situé dorsalement au rectum. Sa forme correspond à celle du ventricule de *Nucula* c'est-à-dire qu'il est allongé dans le sens transversal et que ses deux moitiés sont renflées vers leurs extrémités (en longueur et en hauteur), ce qui fait dire, que

le cœur de Arca est double'. Les oreillettes ne sont plus musculaires". In der Fig. 37 seiner Abhandlung gibt PELSENER einen Querschnitt durch das Herz von Arca barbata bei 6-facher Vergrößerung. Aus dieser Figur, wie auch aus obiger Beschreibung geht nun hervor, daß PELSENER eine wirkliche Duplizität des Ventrikels nicht erkannt hat. Die beiden seitlichen Anschwellungen sollen schuld sein, daß man von einem doppelten Ventrikel gesprochen habe. Vergleichen wir diese Figur mit meiner Fig. 1, so liegt der Unterschied zunächst darin, daß PELSENER einen einzigen Ventrikelhohlraum zeichnet, der zwar in den beiden Hälften seines Ventrikels ausgedehnter ist als direkt in der Mitte über dem Darne, währenddem ich nie auf meinen Querschnitten eine Verbindung zwischen den beiden seitlichen Herzlumina erkennen konnte. Vom Pericard erwähnt er leider gar nichts. Hätte er dasselbe untersucht, so müßte ihm seine Duplizität gewiß aufgefallen sein; dann wäre er wohl auch auf die Idee gekommen, daß ein doppeltes Pericard mit einem einfachen Herzen nicht gut denkbar ist. Vergleichen wir übrigens die Herzen von Nucula und Arca barbata miteinander, so finden sich denn doch ganz typische Unterschiede. Während aus dem Ventrikel von Nucula nur eine vordere und nur eine hintere Aorta entspringen, hat jedes Herz von Arca barbata seine besondere vordere und hintere Aorta, die sich dann zu einer unpaaren vorderen und hinteren vereinigen. Zudem besitzt Nucula nur eine einzige Pericardialhöhle. Das sind offenbar zwei Gründe, welche einen typischen Unterschied zwischen den Herzen von Arca barbata und Nucula statuieren. Es geht demnach aus der Auseinandersetzung hervor, daß Arca barbata wirklich zwei voneinander gesonderte Ventrikel mit besonderem Pericard und besonderen Aorten hat, während der Ventrikel von Nucula einfach transversal in die Länge gezogen ist, so daß die beiden Enden aufgeblasen erscheinen.

### C. Arca Noae L.

Da Arca Noae L. bis jetzt das klassische Untersuchungsobjekt war, so habe ich es einstweilen unterlassen, neue Untersuchungen über das Herz dieser Form anzustellen. Am eingehendsten ist es untersucht worden von GROBBEN (1898); den Ursprung der Arterien hat uns genauer MÉNÉGAUX (1890) beschrieben. Injektionen sind gemacht worden von MÉNÉGAUX und THIELE, die übereinstimmend die gleichen Resultate betreffs des Ursprunges der Arterien gezeitigt haben.

Ich beschränke mich darauf, einen Vergleich mit *Arca barbata* zu ziehen, da die Unterschiede der beiden Formen gering sind. Wir können die Beschreibung der Verhältnisse der zentralen Teile des Blutgefäßsystems von *Arca barbata* ohne weiteres auf *Arca Noae* übertragen. Wie bei *Arca barbata* existieren auch hier zwei total gesonderte Pericardien, die von der lateralen Seite her zur Bildung der Vorhöfe eingestülpt sind. Der Unterschied der beiden Formen liegt nicht in den Verhältnissen des Herzens selbst, sondern außerhalb desselben im hinteren Retractor. Schon bei *Arca barbata* haben wir gesehen, daß der hintere Retractor des Fußes ziemlich stark ausgebildet ist, und daß er schuld ist an der Trennung der beiden Pericardialhöhlen. Bei *Arca Noae* ist dieser hintere Retractor noch viel mächtiger entwickelt. Betrachtet man eine *Arca Noae* und eine *Arca barbata* vom Rücken her, so erscheint die Rückenfläche der ersteren viel breiter als diejenige der letzteren. Das rührt von der stärkeren Ausbildung des Retractors her. Die starke Ausbildung desselben hat aber auch bedingt, daß die beiden Herzen in noch weit stärkerem Maße voneinander getrennt worden sind als bei *Arca barbata*. Der Ursprung der Aorten ist ebenfalls der gleiche wie bei *Arca barbata*; nur sind hier die Verbindungsstücke der vorderen und hinteren Aorta mit den seitlichen Herzen (also die Stücke, die ich als linke und rechte vordere, bzw. hintere Aorta bezeichnet habe) natürlich länger, was selbstverständlich wieder seinen Grund in der größeren Breite des Tieres hat.

#### D. *Arca lactea* L.

Literaturangaben, die sich direkt auf das Herz von *Arca lactea* beziehen würden, habe ich nie finden können. THEILE (1902) zeichnet aber in seiner Fig. 145 einen Frontalschnitt durch die linke Hälfte einer *Arca lactea* bei schwacher Vergrößerung. Aus dieser Figur glaubte ich erschließen zu können, daß diese Art ebenfalls zwei gesonderte Pericardien besitzt, wie die zwei bereits beschriebenen Arten. Ich war deshalb überrascht, hier ganz andere Verhältnisse zu finden.

Von der Zoologischen Station in Neapel wurden mir kleine Exemplare von *Arca lactea* zugeschickt, die auf meinen Wunsch in konzentrierter Sublimatlösung fixiert waren, welcher  $\frac{1}{2}$ —2 Proz. Eisessig je nach der Größe der Tiere zugesetzt worden war, um die Schale zu lösen. Die betreffenden Tiere wurden in toto ge-

färbt mit Boraxkarmin, eingebettet in Paraffin und in Schnitte von  $5 \mu$  zerlegt. Durchgeht man die Serie von vorn nach hinten, so erscheinen zunächst zwei seitliche Pericardien. Die Fig. 5 stammt aus der Gegend des Magens und der Leber. Man erkennt zwei seitliche Pericardialhöhlen, in welche bereits die Vorhöfe von der Seite eingestülpt sind. Auf der linken Seite erscheint bereits auch der angeschnittene Ventrikel. Der Schnitt ist demnach nicht genau senkrecht zur Längsachse des Tieres, sondern etwas schräg geführt, und zwar so, daß er links gegen hinten den kleineren Winkel mit der Längsachse bildet; d. h. links erscheinen die in Wirklichkeit symmetrischen Organe eher als rechts. Fig. 6 zeigt uns einen Schnitt, der beinahe am hinteren Ende des Magens geführt ist. Wir sehen nun deutlich, daß die Pericardialhöhlen durch einen Verbindungsgang miteinander im Zusammenhange stehen. Wir erkennen links und rechts wiederum die Vorhöfe und die Ventrikel. Der linke Ventrikel tritt bereits in Verbindung mit seinem Vorhofe. Fig. 7 stammt aus der Gegend des Enddarmes. Das Rectum ist ganz nahe an das Pericard herangetreten. Ueber den Darm weg zieht so nur die dünne Pericardialwand. Wir erkennen nun, daß die Höhlungen der beiden Ventrikel miteinander kommunizieren wollen. Links sehen wir den Sphinkter zwischen Vorhof und Ventrikel. Rechts ist die Verbindung zwischen Vorhof und Ventrikel noch nicht eingetreten. — Aus der Figur geht zwar nicht mit vollkommener Sicherheit hervor, daß die zwei seitlichen Ventrikelblasen miteinander kommunizieren; es ist dies Verhalten jedoch höchst wahrscheinlich; leider hatte ich kein geeignetes Material mehr zur Verfügung, um namentlich noch Sagittalschnitte herstellen zu können, die dann die beschriebenen Verhältnisse bestätigen würden. — Die beiden Pericardialhöhlen stehen aber miteinander nicht mehr in Kommunikation, da das Verbindungsstück der beiden Ventrikel oben und unten mit dem Pericard verwächst. Von hier weg bis hinten imponiert uns das Pericard also wieder als eine doppelte Höhlung wie bei den anderen Arten.

Fig. 8 zeigt uns noch einen Schnitt, der links bereits durch die Nierengegend geht. Links erkennen wir die Nieren und die letzten Anschnitte des Ventrikels und des Vorhofes. Rechts sehen wir Ventrikel und Vorhof in ihrer vollen Entfaltung. Kurz zusammengefaßt können wir sagen: Diese Art besitzt ein doppeltes Pericard, dessen beide Hälften aber durch einen schmalen Gang noch miteinander in Verbindung stehen. Im hinteren Teil des

Ganges ist das Verbindungsstück der beiden seitlichen Ventrikel gelegen, und zwar so, daß dieses Verbindungsstück oben, hinten und unten mit dem Pericard verwachsen ist, vorn aber nicht bis an die vordere Pericardwand hin reicht, sondern den erwähnten Verbindungsgang der zwei seitlichen Pericardhöhlen frei läßt. — Man könnte hier auch von einem einheitlichen Pericard sprechen, das aber fast ganz, bis auf eine schmale Strecke in zwei Teile gesondert ist, ähnlich wie es MÉNÉGAUX für *Arca scapha* CHEMNITZ tut. Da es aber feststeht, daß auch das einheitliche Pericard embryonal aus zwei Blasen hervorgeht, so ziehe ich es vor, hier von zwei seitlichen Pericardialhöhlen zu sprechen.

Fig. 9 stammt von einem ausgewachsenen Tiere. Wir finden ziemlich die gleichen Verhältnisse wieder. Es wurde derjenige Schnitt ausgewählt, auf dem die zwei Ventrikel einander am nächsten treten. Die beiden Pericardien stehen über den Ventrikeln immer noch miteinander in Verbindung; ein paar Schnitte weiter nach hinten zu hört dann diese Kommunikation auf. Von einer Vereinigung der beiden Ventrikelhöhlen aber kann gar keine Rede mehr sein. Ein Ventrikelhohlraum ist auf der Figur überhaupt nicht mehr wahrzunehmen, da einerseits die Muskulatur sehr mäßig entwickelt ist, andererseits der Raum mit Blutkörperchen vollgepfropft erscheint. Auch der Ursprung der Aorten konnte nicht bei diesem Exemplar gefunden werden; hingegen zeigte er sich sehr schön bei einem noch größeren Tiere. Er erfolgt in gleicher Weise, wie ich ihn bei *Arca barbata* beschrieben habe und für *Arca tetragona* noch beschreiben werde.

Wenn die Beobachtung, daß die beiden seitlichen Herzhöhlen in der Jugend kommunizieren, im Alter aber total getrennt sind, richtig ist, so bin ich mir einstweilen noch nicht klar, wie dies zu erklären wäre. Der nächstliegende Schluß wäre wohl der, daß ein einheitliches Herz angelegt, daraus aber im Verlaufe der Entwicklung ein doppeltes würde. — Da ich genötigt war, diese Arbeit rasch zu Ende zu führen, und da mir andererseits geeignetes Material fehlte — so junge Tiere sind nur selten zu finden, wie ich mich selbst in Neapel überzeugen konnte — so konnte ich diese Punkte nicht mehr mit Sicherheit eruieren.

*Arca lactea* zeichnet sich auch dadurch aus, daß in ihrem Blute eine Masse Hämocyten vorkommen, die sich absolut nicht von den bei *Arca tetragona* durch CUÉNOT beschriebenen Hämocyten unterscheiden.

E. *Arca tetragona* POLI.

Eine Notiz übrn die Herzverhältnisse bei dieser Species habe ich nur bei MÉNÉGAUX (1890) entdecken können. Er beschreibt eine *Arca scapha*, bei der ein einheitliches Pericard vorhanden ist. Er fügt dann bei, daß die Duplizität des Herzens auch nicht mehr existiere bei *Arca tetragona*, der man sie gewöhnlich beimesse. Diese Ausdrucksweise schien mir zu sagen, daß weitere Literaturangaben über das Herz von *Arca tetragona* vorhanden seien. Es war mir aber absolut unmöglich, eine weitere Notiz zu finden.

*Arca tetragona* ist eine kleine Muschel. Die größten Tiere werden 1, höchstens  $1\frac{1}{2}$  cm lang. Der Querdurchmesser auf der Rückenseite ist wohl die Hälfte bis zu  $\frac{3}{4}$  der Längsachse. Diese breite Rückenfläche ließ mich deshalb schon von vornherein vermuten, daß die Angaben MÉNÉGAUX' nicht richtig seien. Die nachherige Untersuchung ergab nun wirklich auch einige andere Resultate.

*Arca tetragona* hat zwei gänzlich voneinander getrennte Pericardien. In Fig. 10 habe ich diejenige Stelle gezeichnet, wo die beiden seitlichen Pericardien einander am nächsten gerückt sind. Nie aber konnte ich weder bei jüngeren noch älteren Exemplaren eine Verbindung zwischen den beiden Pericardien finden, wie dies bei *Arca lactea* der Fall ist.

Selbstverständlich sind auch die beiden Ventrikel gänzlich voneinander getrennt.

Bei dieser Art konnte ich nun auch bei einem besonders günstigen Exemplare den Ursprung der beiden vorderen Aorten genau verfolgen, wie er auf den Figg. 11—14 dargestellt ist. In Fig. 11 links erkennen wir bereits die linke vordere Aorta (das Tier wurde von hinten nach vorn in Schnitte zerlegt). Rechts bemerken wir den Ursprung der rechten vorderen Aorta. Ob die Lamelle, die in den Figg. 12 und 13 rechts ins Lumen des Gefäßes vorspringt, eine Klappe darstellt oder nur ein durch Läsion abgetrenntes Stück der muskulösen Wandung des Gefäßes, konnte ich nicht mit vollkommener Sicherheit erkennen. Die beiden seitlichen Aorten treffen schließlich in der Mittellinie über dem Darne zusammen, indem sie sich mehr und mehr nähern, und bilden nun eine einzige unpaare, vordere Aorta.

*Arca tetragona* zeigt nach CUÉNOT (1891) die Eigentümlichkeit, daß sie rote Blutkörperchen besitzt. Es ist bekannt, daß Hämozyten bei den Mollusken nur selten auftreten; eine der wenigen

bevorzugten Formen ist *Arca tetragona*. Es ist sehr auffallend, daß bei nahe verwandten Formen, wie sie doch die einzelnen Arten einer Gattung sind, das eine Mal Hämocyten im Blute vorkommen, das andere Mal nur Amöbocyten. CUÉNOT hat eine Erklärung versucht. Zweifellos ist die Anwesenheit von roten Blutkörperchen ein Vorzug bei der Atmung. Die *Arca tetragona*-Individuen leben nun gewöhnlich in Gruppen, die eine dicht an der anderen. Sie können ihre Schalen nur halb öffnen, da sie einerseits durch den Byssus, andererseits durch ihre eigenen Nachbarn daran gehindert sind. Die Erneuerung des Wassers ist also nicht sehr leicht. CUÉNOT glaubt nun, zur Erleichterung der Atmung könnten sich die Hämocyten gebildet haben. — Meine Beobachtung, daß Hämocyten auch bei *Arca lactea* vorkommen, könnte nur zur Bekräftigung dieser CUÉNOT'schen Anschauung dienen, da *Arca lactea* in Größe und Lebensweise in nichts sich von *Arca tetragona* unterscheidet, wie ich mich selbst in Neapel überzeugen konnte.

#### IV. Zur Histologie des Herzens von *Arca*.

Die histologischen Details des *Arca*-Herzens sind bis jetzt nur einmal einer Untersuchung gewürdigt worden, und zwar von GROBBEN, der in seiner Abhandlung über „die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten“ dieses Organ auch bei unserer Gattung nachzuweisen sucht. Seine Untersuchungen beschränken sich aber lediglich auf das Pericard. Meine eigenen Beobachtungen wurden angestellt an Ausbreitungspräparaten von Vorhöfen von *Arca barbata* und *Noae* und an Schnitten durch die Vorhöfe und Ventrikel der gleichen Arten.

Der histologische Bau von Vorhof und Ventrikel ist auch hier im großen und ganzen gleich. Beide sind außen, d. h. gegen das Lumen des Pericards hin überzogen mit dem Pericardialepithel, dem zunächst eine zarte Grenzlamelle oder Basalmembran anliegt. Einwärts davon liegen die Muskelfasern, welche durch Bindegewebe zusammengehalten werden. Der Unterschied zwischen Vorhof und Ventrikel ist lediglich der, daß bei letzterem die Muskulatur viel massiger entwickelt ist.

Auf den feineren Bau des Pericards brauche ich mich nicht einzulassen, da meine Untersuchungen sich mit denjenigen von GROBBEN decken. Ich beschränke mich auf die Wiedergabe von zwei Zeichnungen, von denen die eine (Fig. 15) einen Anschnitt

des Ventrikels von Arca Noae darstellend, die Zellgrenzen des Pericardepithels sehr schön erkennen läßt, die andere (Fig. 16), einen Querschnitt durch den Vorhof von Arca Noae wiedergebend, namentlich die zarte Basalmembran erkennen läßt, welche sich in nach VAN GIESONscher Methode behandelten Präparaten immer leuchtend rot färbt. Diese Basalmembran ist zuerst von BERGH im Atrium von Helix pomatia gefunden worden, findet sich nach C. SCHNEIDER auch bei Anodonta und scheint also ein stets vorkommender Bestandteil des Molluskenherzens zu sein. Der Drüsencharakter des Pericardepithels ist von GROBBEN genauer erkannt und beschrieben worden.

Die Muskulatur läßt sich am besten an Ausbreitungspräparaten der Vorhöfe studieren. Bei schwacher Vergrößerung erscheint die Muskulatur als ein feines Gitterwerk, aus in verschiedener Richtung verlaufenden Muskelfasern bestehend. Doch sind es vornehmlich zwei aufeinander senkrechte Richtungen, in denen die Fasern verlaufen. Dadurch scheint das Gitterwerk ziemlich regelmäßig aus viereckigen Feldern zusammengesetzt.

Bei starker Vergrößerung kann man nun erkennen, daß wir es hier mit typischen glatten Muskelzellen zu tun haben, und daß außerdem noch Bindegewebe vorhanden ist, das offenbar dazu dient, die einzelnen Muskelzellen zusammenzuhalten. Die einzelnen Muskelzellen erscheinen langgestreckt, spindelförmig, in der Mitte dicker und gegen die beiden Enden zu sich allmählich verjüngend, oft auch sich verzweigend (Fig. 17 u. 18). Ihre Länge konnte auf Ausbreitungspräparaten gar nicht mit Sicherheit bestimmt werden, da die einzelnen Fasern eben innig miteinander verflochten sind. Wir unterscheiden bekanntermaßen an jeder glatten Muskelzelle den Zellkörper, das Myosark nach SCHNEIDER, und die eigentliche aus kontraktile Substanz bestehende Faser. Das nicht differenzierte Protoplasma, das Myosark, findet sich vornehmlich in der Umgebung des Kernes und durchzieht als Sarkachse die ganze Faser, wie aus den Figuren hervorgeht. Es erscheint zusammengesetzt aus einer hellen Substanz, in der viele kleinere und größere Körner sich eingebettet finden. Die Körner werden besonders deutlich nach Fixierung mit einer Flüssigkeit, welche Osmiumsäure enthält, und sind wohl nach SCHNEIDER als Trophochondren, speziell hier bei den Muskelzellen als Myochondren zu bezeichnen. Freie Fäden im Sarkoplasma, die mit Desmochondren besetzt sind, wie sie bei Hirudo medicinalis von SCHNEIDER gezeichnet werden, konnte ich nicht finden.

Der Kern liegt in der Mitte der Faser, umgeben von dem eben beschriebenen undifferenzierten Protoplasma. Es erscheint dadurch die Faser an jener Stelle um das Mehrfache verdickt. Die sonst allgemein bekannte langgestreckte Form der Muskelkerne findet sich auch hier wieder. Doch ebenso häufig findet man ganz runde Kerne. Es zeigt sich deutlich, daß von der Form des Kernes auch die Form der ganzen Faser in der Umgebung desselben abhängt. Ist nämlich der Kern langgestreckt, so zeigt auch die Faser eine langgestreckte Gestalt; ist aber der Kern mehr oder weniger rund, so erscheint die Faser in seiner Umgebung mehr oder weniger stark vorgewölbt, und zwar gewöhnlich einseitig, indem die gegenüberliegende Seite fast ganz gerade verläuft. Es finden sich aber alle Uebergänge zwischen den extremen Fällen. Die Kerne zeigen in ihrem Innern eine Menge von Nucleinkörnern, von denen einzelne hie und da durch die Größe von der Masse abstechen.

Bei gut mit Eisenhämatoxylin gefärbten und differenzierten Ausbreitungspräparaten kann man deutlich bei hoher Einstellung erkennen, daß die kontraktile Substanz in längsverlaufenden Fibrillen angeordnet ist und mantelförmig die Sarkachse umgibt. In Fig. 17 links sehen wir den in der Mitte der Faser gelegenen Kern; bei hoher Einstellung wurden die kontraktile Fibrillen gezeichnet, die über den Kern hinziehen. Sichere Bilder von der Anordnung der kontraktile Substanz aber bekommt man nur auf Querschnitten. Auf solchen kann man ersehen, daß dieselbe wirklich die in der Mitte gelegene Achse von undifferenziertem Protoplasma meist allseitig umgibt. Die Bilder (Fig. 19), die ich davon gezeichnet habe, zeigen die größte Ähnlichkeit mit denjenigen, die KNOLL von der Muskulatur des Herzens von *Aplysia punctata* entworfen hat (Taf. IV, Fig. 33 u. 34 seiner Abhandlung). Daraus geht deutlich hervor, daß die Herzmuskulatur von *Arca* zur protoplasma-reichen Muskulatur KNOLLS zu rechnen ist, d. h. die kontraktile „Rinde“ gegenüber dem protoplasmatischen „Mark“ an Masse entschieden zurücktritt.

Die Beobachtung dieses Forschers, daß die Herzmuskulatur der Lamellibranchier durchgehends aus protoplasmareichen Fasern bestehe, gewinnt dadurch eine neue Stütze. Die Herzmuskulatur scheint mir zwar nicht zu Untersuchungen über den feineren Bau und die Anordnung der kontraktile Substanz geeignet zu sein. Doch läßt sich folgendes aus meinen Präparaten ersehen: Auf Querschnitten durch die Herzmuskulatur kann man erkennen, daß die kontraktile

Rinde abwechselnd aus dunkel gefärbten und helleren Partien besteht. Die geschwärzten Partien stellen die kontraktile Substanz dar, die helleren dazwischen eine hellere Zwischensubstanz. Ob diese letztere undifferenziertes Sarkoplasma oder eine aus diesem differenzierte Kittsubstanz darstellt, wollen wir dahingestellt sein lassen. Ebenso soll es mit der Frage gehalten sein, ob die dunkleren Stellen wirkliche Myofibrillen darstellen, oder ob, was mir wahrscheinlicher zu sein scheint, dieselben Muskelsälchen darstellen, deren Zusammensetzung aus Elementarfibrillen nicht mehr erkannt werden kann. Diese beiden Fragen sind auch nach den Untersuchungen von bedeutenden Histologen, wie HEIDENHAIN und APÁTHY, noch nicht klargelegt.

Die beschriebenen Muskelfasern werden zusammengehalten durch Bindegewebe. Es scheinen mir zwei Arbeiten wichtig zu sein, in denen vom Bindegewebe der Mollusken die Rede ist: GROBBEN (1891) und BERGH (1898). Im Bindegewebe des Arca-Herzens lassen sich nach meinen Beobachtungen folgende Elemente erkennen: 1) Zunächst viele rundliche, dunkel tingierte Kerne, die von wenig oder gar keinem Protoplasma umgeben sind; daneben finden sich viele gleich gebaute Kerne, die aber regelmäßig in einem deutlich körnigen Protoplasma eingebettet liegen (*Bz* Fig. 20 u. 21). Diese körnigen Bindegewebszellen sind ziemlich viereckig oder rautenförmig, und die Ecken sind ausgezogen. Doch konnte ich nicht erkennen, daß etwa diese Zellen miteinander durch die Ausläufer in Verbindung treten würden. 2) Eine zweite Art von Bindegewebszellen ist versehen mit langen Ausläufern und ganz dunklen Kernen; es sind gewöhnlich drei Ausläufer, die vom Kerne weggehen (*Bz. A* Fig. 21). Der eigentliche Zellkörper ist nur schwach ausgebildet; er besteht außer aus dem Kerne nur aus ganz wenig Protoplasma. Die Ausläufer erscheinen zum Teil auch körnig. Sie scheinen immer die einzelnen Muskelzellen miteinander zu verbinden. 3) Endlich findet sich ein Netzwerk von körnigem Protoplasma, lange dünne Fäden, die sich oft verzweigen, in denen ich aber keine Kerne finden konnte (*BN* Fig. 20). Alle diese Elemente finden sich eingebettet in einer homogenen Binde substanz, welche die Muskeln zusammenhält. Ich deute diese Befunde folgendermaßen: Die unter 1 angeführten Bindegewebskerne und -zellen halte ich für die von BROCK so genannten Plasmazellen, da sie nach meinen Beobachtungen weder unter sich noch mit anderen Zellen zusammenhängen und mit verschiedenartigen Konkretionen erfüllt erscheinen. Die unter 2 aufgeführten Binde-

gewebszellen mit Ausläufern scheinen mir zu dem Protoplasmanetz zu gehören, das ich unter 3 beschrieben habe, und das auch GROBBEN gesehen hat bei der Untersuchung des Bulbus arteriosus von *Venus verrucosa*.

## V. Zur Phylogenie des Herzens von *Arca*.

Nachdem wir im ersten Teile die Organisation des Herzens von *Arca* kennen gelernt haben, liegt es nun nahe, eine Erklärung zu suchen für die von der gewöhnlichen Form des Lamellibranchierherzens so abweichenden Verhältnisse. Ich beabsichtige deshalb, in diesem Abschnitte zunächst eine gedrängte Darstellung der verschiedenen Theorien über die Herleitung des doppelten Herzens von *Arca* zu geben, wobei es nötig sein wird, die Phylogenie des Herzens dieser ganzen Klasse im Auge zu behalten.

POLI (1795), der zuerst die Duplizität des *Arca*-Herzens erkannte, scheint noch nicht eine Erklärung versucht zu haben.

MILNE-EDWARDS (1858) ist der Ansicht, daß die Duplizität des Herzens hier als ursprüngliches Verhalten anzusehen und von ihr aus durch Vereinigung erst das einfache Herz der übrigen Lamellibranchier herzuleiten sei. Die Begründung findet er darin, daß bei den Lamellibranchiern in der Regel das Herz vom Darne durchbohrt wird, eine Bildung, welche schwer zu verstehen wäre, wenn das Herz als einfacher Sack angelegt würde.

GROBBEN (1888) erkennt als einfachste Herzform der Lamellibranchier einen ringförmigen Darmblutsinus, weil ein solcher bei den mit den Mollusken verwandten und einfachere Bauverhältnisse aufweisenden Anneliden ursprünglich vorkomme. Alle die Gründe, welche für die von MILNE-EDWARDS vorgebrachte Ansicht zu sprechen scheinen, nämlich die Entstehung des Annelidenrückengefäßes aus einer paarigen Anlage nach KOWALEVSKY und VEJDovsky, das Vorkommen eines doppelten Rückengefäßes bei gewissen Oligochäten und Polychäten und die paarige Anlage des Cephalopodenherzens nach BOBRETZKY, erklärt er als sekundäre Erscheinungen. Danach folgert er nun für *Arca*: Die Duplizität des Herzens ist nicht als phyletischer Zustand zu betrachten, sondern sie mag durch ontogenetische Verhältnisse sekundär bedingt sein. Es sind alsdann zwei Fälle denkbar: 1) das Organ legt sich ontogenetisch doppelt an; dann ist das sekundäre Verhalten von *Arca* eine Bildungshemmung; oder 2) das Organ legt

sich einfach an; dann ist die Duplizität vollständig sekundär. Sie wird auf alle Fälle hervorgerufen durch die mächtige Entwicklung des hinteren Retractors. Die Duplizität des Pericards sieht er hingegen als primär an, weil es paarig angelegt werde nach den Untersuchungen von ZIEGLER. Bei Arca können sich infolge der mächtigen Entwicklung des hinteren Retractors die beiden ursprünglichen Pericardialbläschen nicht treffen und verschmelzen.

MÉNÉGAUX (1890) betrachtet das suprarectale Herz als primär, und zwar denkt er zunächst an das von ihm zuerst beschriebene Herz von Nucula, das transversal in die Länge gezogen erscheint. Aus diesem wäre einerseits das circumrectale Herz der meisten Lamellibranchier entstanden nach der bereits bekannten Theorie von MILNE-EDWARDS, andererseits das Doppelherz von Arca durch die mächtige Entwicklung des hinteren Retractors. Seine Theorie gewinnt dadurch sehr, daß er uns mit einer neuen Art, Arca scapha CHEMNITZ, bekannt macht, welche einen Ventrikel besitzt, der sehr an denjenigen von Nucula erinnert. Er ist ebenfalls transversal in die Länge gezogen und läßt je eine einfache vordere und hintere Aorta aus seinem Lumen entspringen. Die Form desselben erinnert demnach auch an die von FRANÇOIS untersuchte Arca, die wir bereits früher gewürdigt haben. Das Pericard dieser Arca scapha ist ebenfalls noch einfach, zeigt jedoch bereits die Neigung zur Duplizität, indem die zwei großen seitlichen Hälften nur durch einen schmalen Gang miteinander in Verbindung treten, in welchem der Ventrikel liegt. In dieser Beziehung erinnert die Form bereits an die von mir genauer untersuchte Arca lactea, unterscheidet sich aber von ihr durch die Ausbildung des Ventrikels.

PELSENEER (1891) vertritt fast die nämlichen Ansichten wie MÉNÉGAUX. Primär ist nach ihm das suprarectale Herz, woraus wiederum sekundär das Doppelherz von Arca entstanden ist, aber nicht infolge der starken Entwicklung des hinteren Retractors, sondern durch das Auseinanderweichen der Kiemen und Vorhöfe. Der hintere Retractor kann deshalb die Duplizität nicht herbeigeführt haben, weil er bei Arca barbata und Nucula gar nicht bis zum Herzen hin sich erstreckt. In der Tat, wenn man eine Arca barbata von oben betrachtet, so reicht der hintere Retractor nicht ganz bis zum Herzen hinan. Derselbe verläuft nun aber nicht genau in dorsoventraler Richtung, sondern er zieht gleichzeitig etwas nach vorn, so daß wir ihn in jedem Querschnitt, der durch das Herz geht, direkt unter demselben liegen sehen. Bei Arca

Noae sind diese Verhältnisse genau die gleichen. Es scheint mir deshalb dieser Grund hinfällig zu sein.

THIELE (1891 und 1902) sieht das Doppelherz mit einem doppelten Pericard für primär an, das im Anschluß an die Kiemen entstanden sei; denn, sagt er, Atmungsorgane können nur dann existieren, wenn durch das Blutgefäßsystem die mit Sauerstoff beladenen Säfte auch den entfernteren Körperteilen zugeführt werden. Da bei den primitivsten Mollusken ein hinten gegabeltes Rückengefäß vorhanden ist, dessen Enden in die Kiemen hineinragen, so ist anzunehmen, daß jeder dieser Aeste sich zu einem Herzen ausgebildet habe, daß also die primitivsten Mollusken zwei Herzen hätten. Bei *Arca* ist der ursprüngliche Zustand erhalten. Davon sind leicht die anderen Verhältnisse abzuleiten. Vereinigen sich nämlich die beiden Ventrikel über dem Darne auf dem Wege der vorderen Aorta, so erhält man das supraintestinale Herz. Vereinigen sie sich aber auf dem Wege der hinteren Aorta, so entsteht das infrarectale Herz. Endlich, treffen sie sich auf beiden Wegen, so entsteht das weitverbreitete circumrectale Herz.

STEMPELL (1898) erkennt als primär das circumrectale Herz in Form eines Ringsinus. Daraus sind infolge der großen Variationsfähigkeit, die sich namentlich bei den primitivsten Vertretern bemerkbar machen mußte, die verschiedenen Herzlagen bei den primitivsten Lamellibranchiaten, den Protobranchiern entstanden, und zwar durch Abschnüren des dorsalen oder ventralen Teiles des Darmblutsinus.

---

Indem also MILNE-EDWARDS und THIELE das Doppelherz von *Arca*, MÉNÉGAUX und PELSENEER das einfache supraintestinale Herz, GROBBEN und STEMPPELL das circumrectale Herz in Form eines Darmblutsinus als primär erkennen, so sind also die verschiedensten Herzlagen und -formen von irgend einem Forscher als primär angenommen worden. Es bliebe nur noch das infrarectale Herz übrig, wie es z. B. bei *Malletia* vorkommt. STEMPPELL hat jedoch bereits diese Herzform als nicht primitiv zurückgewiesen.

---

LANG (1903) widmet in seiner Hämocöltheorie, die zum ersten Male die Ableitung des Blutgefäßsystems im ganzen Tierreich von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus versucht, den Mollusken die Thesen 60—75. Wir setzen hier nur diejenigen und nur so weit hin, als sie für das Verständnis der Verhältnisse bei *Arca* notwendig sind.

Aus These 60. Die ursprüngliche Form des Zentralteils des Hämocöls der Mollusken ist die eines den Enddarm allseitig umgebenden kontraktilen Blutsinus, dessen Innenwand vom Epithelrohr des Darmes, dessen Außenwand von der Muscularis der Splanchnopleura zweier seitlicher Cölomsäckchen gebildet wird. Diese stoßen über und unter dem Darne in der Mittellinie zusammen und bilden ein schmales dorsales und ventrales Mesenterium, das aber immer rasch resorbiert wird, so daß das rechte und das linke Cölom über und unter dem Blutsinus miteinander in offene Kommunikation treten. Der erwähnte Darmblutsinus wird bei den Mollusken als Herz bezeichnet, und von dem Herzen wird dann gesagt, daß es vom Enddarm durchbohrt werde. . . . Der Cölomabschnitt, der den Blutsinus umgibt, wird Pericard genannt.

---

Wie wir bereits wissen, haben schon GROBBEN und STEPELL die Idee vertreten, daß die ursprüngliche Form des Herzens der Mollusken die eines den Enddarm umgebenden Blutsinus sei. Sie sind aber auf anderem Wege dazu gelangt. Was diese These vor allem aber wertvoll macht gegenüber früheren Theorien, ist der Umstand, daß sie sich nicht nur mit dem Lumen an sich, sondern vielmehr mit dessen Wandungen beschäftigt. Der Zusammenhang von Pericard und Herz ist, soweit ich die Literatur kenne, nie so deutlich ausgesprochen worden.

---

Aus These 65. Das supraintestinale Herz kommt dadurch zu stande, daß die beiden pericardialen Cölomblasen nur über dem Darne zusammenstoßen.

Aus These 66. Es bildet sich dabei über und unter dem Herzen, wo die beidseitigen Cölomwände zusammenstoßen, je eine Naht, ein schmales Mesocardium. Die beiden Mesocardien werden frühzeitig resorbiert. . . .

---

Ein suprarectales Herz kommt bei der Species Arca scapha vor; doch stoßen hier die beiden Cölomblasen schon nicht mehr völlig zusammen; das gebildete Mesocardium kann also nur auf einer kurzen Strecke resorbiert werden. Noch weniger resorbiert kann es werden bei der von mir untersuchten Arca lactea, wo nur auf einer ganz kleinen Strecke die beiden Cölomblasen zusammenstoßen, und also durch Resorption der Mesocardien nur ein schmaler Gang entstehen kann.

---

These 68. Bei Arca Noae kommen zwei getrennte laterale pericardiale Cölomblasen vor und zwei getrennte laterale Herzen. Die Verhältnisse sind so entstanden zu denken, daß die mediane Vereinigung der beiden Cölomblasen unterbleibt. Dabei schließt sich jede trogförmige Herzeinstülpung der medialen Cölomwand für sich vollständig zu einem Rohr, das also in Wirklichkeit nur einer Herzhälfte entspricht. Das Vorkommen eines einzigen Herzens bei zwei getrennten Pericardien ist undenkbar; denn die Herzwand ist ja nur die eingestülpte mediale Wand der beiden Pericardblasen.

---

Die in dieser These geforderten Voraussetzungen treffen auch zu für Arca barbata und die von mir untersuchte Arca tetragona.

---

Es ist nach den bei jeder These gemachten Bemerkungen klar, daß wir der Hämocöltheorie von LANG den Vorzug geben gegenüber den vorher aufgeführten Theorien verschiedener Forscher. Vergleichen wir sie nochmals miteinander, so fällt uns besonders auf, daß hier der Streit, was ist primär, was ist sekundär, geschlichtet erscheint. Das circumrectale Herz würde überall gebildet werden, wenn nicht ontogenetische Verhältnisse es bedingen würden, daß hie und da die seitlichen Cölomtaschen sich nur oberhalb oder unterhalb des Darmes oder gar nicht treffen können. Welche ontogenetischen Verhältnisse diese einzelnen Fälle hervorgerufen, sagt uns LANG nicht. Sie sind eben nicht immer die gleichen. Es mag nun die nächste Aufgabe sein, bei den einzelnen „anormalen“ Lagen des Herzens durch ontogenetische Untersuchungen die Entwicklung des Herzens genau festzustellen. Leider wird es für Arca sehr schwer halten, die Entwicklungsgeschichte zu studieren, da man, wie mir in Neapel der Konservator der zoologischen Station, Herr Dr. LO BIANCO, sagte, bis jetzt kein Entwicklungsstadium dieser Gattung kennt.

## VI. Zusammenfassung.

Es geht aus der Literatur (namentlich PELSENER) zur Genüge hervor, daß bis jetzt ein klarer Unterschied zwischen einem einfachen und einem doppelten Herzen nicht richtig statuiert war. Aus meinen Untersuchungen geht nun hervor, daß man nur dann von einem doppelten Herzen sprechen kann, wenn jeder Ventrikel

für sich funktioniert. Das Kriterium dafür ist das Vorhandensein einer besonderen Aorta an jedem Ventrikel.

Es trifft dies zu bei Arca Noae, barbata, tetragona und lactea (sicher bei ausgewachsenen Formen), die alle gesonderte Ventrikel mit eigenen Aorten haben.

Zwei Ventrikel können nur dann vorkommen, wenn auch zwei Pericardien vorhanden sind; das trifft wiederum zu bei Arca Noae, barbata und tetragona.

Arca lactea zeigt insofern ein einheitliches Pericard, als die beiden seitlichen Höhlen durch einen schmalen Gang miteinander verbunden sind. Ich erkläre diese Tatsache damit, daß ich eine teilweise Resorbierung des oberen Mesocardiums annehme, wodurch eine Kommunikation der beiden Cölomblasen entstehen muß. Ob in der Jugend die beiden Ventrikel von Arca lactea miteinander in Verbindung sind, ist nicht ganz sicher.

MÉNÉGAUX hat uns eine weitere Art kennen gelehrt, Arca scapha CHEMNITZ, bei welcher ein einheitliches Pericard mit einheitlichem Ventrikel vorkommt, der zwar noch Andeutungen einer Duplizität zeigt, aber faktisch einfach ist, da nur eine vordere und nur eine hintere Aorta vorkommen.

Damit hätten wir eine Reihe, welche vom einfachen zum doppelten Herzen führt, wenn wir die fünf untersuchten Formen in folgender Anordnung nebeneinander stellen: Arca scapha, lactea, tetragona, barbata, Noae.

Der histologische Bau des Arca-Herzens stimmt im allgemeinen überein mit den bis jetzt bei anderen Gattungen eruierten Verhältnissen.

---

Zum Schlusse bleibt mir noch die höchst angenehme Pflicht, meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Prof. Dr. ARNOLD LANG und Prof. Dr. KARL HESCHELER, den verbindlichsten Dank auszusprechen für die mannigfachen Anregungen und Ratschläge, die sie mir haben angedeihen lassen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1791/95 POLI, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome, Vol. II.
- 1858 MILNE EDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. III.
- 1877 BONNET, ROBERT, Der Bau und die Zirkulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morphol. Jahrb., Bd. III.
- 1877 GARNER, Malacological Notes. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 4, Vol. XIX.
- 1883 BROCK, Untersuchungen über die interstitiellen Binde-substanzen der Mollusken. Zeitschr. wissensch. Zool., Bd. XXXIX.
- 1888 GROBBEN, CARL, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. Inst. Wien, Bd. VII.
- 1890 MÈNÉGAUX, A., Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins, Besançon.
- 1891 CUÉNOT, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques. Série II. Arch. Zool. expériment., Ser. 2, T. IX.
- 1891 FRANÇOIS, PH., Choses de Nouméa. I. Sur la circulation des Arches. Im gleichen Band wie CUÉNOT.
- 1891 GROBBEN, CARL, Ueber den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten. Arb. Inst. Wien, Bd. IX.
- 1891 KNOLL, PH., Ueber protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. Kais. Akademie der Wissensch. Wien, Bd. LVIII.
- 1891 PELSENEER, PAUL, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biol., T. XI.
- 1891 THIELE, JOHANNES, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr., Bd. XXV.
- 1892 WACKWITZ, JULIUS, Beiträge zur Histologie der Molluskensmuskulatur, speziell der Heteropoden und Pteropoden. Zool. Beiträge, begründet von SCHNEIDER, Bd. III.
- 1898 BERGH, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. I. Ueber die Gefäßwandung bei Mollusken. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. X, Heft 1.

- 1898 STEMPELL, WALTER, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb., Suppl., IV, 2.
- 1900 LANG, ARNOLD, Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., 1. Lief.: Mollusca (HESCHELER).
- 1901 HEIDENHAIN, M., Struktur der kontraktilen Materie. II. Abschnitt: Histologie des glatten Muskelgewebes und Struktur der glatten Muskelzelle. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. X.
- 1902 SCHNEIDER, KARL CAMILLO, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
- 1902 THIELE, JOHANNES, Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Zeitschr. für wissensch. Zool., Bd. LXXII.
- 1903 LANG, ARNOLD, Beiträge zu einer Trophocöltheorie, Jena.
-

## Erklärung der Figuren.

### Tafel IX.

Fig. 1. Mittlerer Teil eines Querschnittes durch *Arca barbata*. *P* Pericard, *V* Ventrikel, *LVA* und *RVA* linke und rechte vordere Aorta, *D* Darm, *G* Geschlechtsgang, *VC* Visceralkommissur. Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 2. Seitlicher Teil eines Querschnittes durch *Arca barbata* in der Nierengegend. *P* Pericard, *V* Ventrikel, *A* Vorhof, *N* Niere, *VC* Visceralkommissur, *KV* Kiemenvene, *KA* Kiemenarterie. Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 3. Teil eines Querschnittes durch *A. barbata* mit dem Renopericardialgang *R*. *N* Niere, *NO* Nierenöffnung, *VS* venöser Sinus.

Fig. 4. Do. mit ganzem Renopericardialgang.

Fig. 5—7. Querschnitte durch *A. lactea*, junges Tier, Bezeichnung wie bei Fig. 2. Obj. 3, Ok. 2.

### Tafel X.

Fig. 8. Querschnitte durch *A. lactea*, junges Tier, Bezeichnung wie bei Fig. 2. Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 9. Do., aber älteres Exemplar. Obj. 3, Ok. 0.

Fig. 10. Querschnitt durch *A. tetragona*. Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 11—14. Teile von Querschnitten durch *A. tetragona*, um den Ursprung der vorderen Aorten zu zeigen. *LVA* und *RVA* linke und rechte vordere Aorta. Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 15. Anschnitt eines Ventrikels von *A. Noae*. Fixiert in Osmiumsäure, gefärbt mit Eisenhämatoxylin. Immers., Komp.-Ok. 4.

Fig. 16. Querschnitt durch den Vorhof von *A. Noae*. Sublimat, VAN GIESON. Immers., Zeichenokular 2. *P* Pericardzellen mit Konkretionen, *B* Basalmembran, *M* Muskelfasern. Immers., Komp.-Ok. 8.

Fig. 17 u. 18. Mittlerer Teil von glatten Muskelzellen des Vorhofes von *A. Noae*. Aus einem Ausbreitungspräparat. FLEMMINGSche Lösung, Eisenhämatoxylin.

Fig. 19. Querschnitte durch solche Muskelzellen. Immers., Komp.-Ok. 8.

Fig. 20. Ausbreitungspräparat vom Vorhof von *A. Noae*. FLEMMINGSche Lösung, Eisenhämatoxylin. *M* Muskelfasern, *Bz* Bindegewebszellen, *BN* Netzwerk von körnigem Protoplasma. Immers., Komp.-Ok. 4.

Fig. 21. Einzelne Bindegewebszellen aus einem Ausbreitungspräparat des Vorhofes von *A. Noae*. *Bz* Bindegewebszellen, *BzA* Bindegewebszellen mit Ausläufern. Immers., Komp.-Ok. 4. Eisenhämatoxylin nach Fixierung mit FLEMMINGScher Flüssigkeit.

# Die Spermatogenese von *Forficula auricularia* L.

Von

Herbert Zweiger, Kolmar i. P.

Hierzu Tafel XI—XIV.

---

In demselben Maße als man die Beziehungen zwischen den Chromosomen und den Vererbungserscheinungen erkannt hat, und allmählich eine Chromosomentheorie der Vererbung ausgebildet wurde<sup>1)</sup>, haben die Studien über die Chromosomenverhältnisse verschiedener Tiere immer mehr an Wichtigkeit gewonnen. So zahlreiche Arbeiten auf diesem Gebiet gemacht wurden, so sind doch noch weitere Forschungen nötig, um die noch unentschiedenen Fragen zu lösen. Dies gilt besonders hinsichtlich der Insekten, welche in Bezug auf die Chromosomen zum Teil sehr eigenartige und interessante Verhältnisse zeigen<sup>2)</sup>.

Auf den Vorschlag von Herrn Professor H. E. ZIEGLER untersuchte ich die Spermatogenese und das in derselben zu Tage tretende Verhalten der Chromosomen bei einem Insekt aus der Ordnung der Orthopteren, nämlich bei dem sog. Ohrwurm, *Forficula auricularia* L.

Allerdings ist die Spermatogenese des Ohrwurms schon von einigen Autoren bearbeitet worden, nämlich von CARNOY (1885)

---

1) H. E. ZIEGLER, Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena 1905.

2) Die Insekten zeichnen sich außerdem dadurch aus, daß ihre Chromosomen in den Mitosen scharf umschriebene Umrisse besitzen, so daß die Chromosomenzahl mit Sicherheit festzustellen ist. Nicht in allen Tierklassen sind die Chromosomen mit gleicher Deutlichkeit zu erkennen. Ehe ich an die Untersuchung von *Forficula* herantrat, untersuchte ich verschiedene Vogelarten (*Gallus dom.*; *Fringilla coelebs*; *Passer dom.*), fand aber auch bei Anwendung der besten Methoden die Chromosomen in den Mitosen untereinander verklumpt, so daß weder ihre Zahl noch Gestalt erkennbar war. Ähnliche Erfahrungen machte einer meiner Kollegen mit *Parus coeruleus* und einigen anderen Singvögeln.

LA VALETTE ST. GEORGE (1887) und SINÉTY (1901). Diese Forscher stimmen jedoch zum Teil nicht unter sich überein, außerdem kann man die Vorgänge mit den neueren Methoden vollständiger und genauer erkennen, als es CARNOY und LA VALETTE möglich war.

CARNOY<sup>1)</sup>, LA VALETTE ST. GEORGE<sup>2)</sup> und SINÉTY<sup>3)</sup> machen Angaben über die Zahl der Chromosomen in den Spermatocyten, wobei die drei genannten Autoren zu verschiedenen Ergebnissen gelangen. Die Bildung der Vierergruppen kommt nach SINÉTY bei Forficula in derselben Weise zu stande wie bei den Acridiern; der Modus der Vierergruppenbildung bei letzteren verhält sich jedoch nach den Untersuchungen von Mc CLUNG<sup>4)</sup> anders, als er von SINÉTY geschildert wurde. Nach den Untersuchungen des Verfassers verläuft die Umwandlung der Vierergruppen auch bei Forficula nicht in der von SINÉTY angegebenen Weise.

In Bezug auf andere wichtige Fragen der Spermatogenese finden sich überhaupt keine Angaben in der Literatur und ich kann also die früheren Berichte ergänzen, z. B. hinsichtlich des Vorkommens des sog. accessorischen Chromosoms, der Bedeutung der Mitochondrien für die Reifungsteilungen, des Verhaltens der Centrosomen in den Spermatiden und der Entstehung des Spitzestücks der Spermatozoen.

Kurze Angaben über die gefundenen Resultate sind vom Verfasser bereits an anderer Stelle gemacht worden<sup>5)</sup>. Im folgenden soll die Spermatogenese von Forficula mit Berücksichtigung der einschlägigen Literatur ausführlich dargelegt werden.

### Material und Methode.

Die für das Studium der Spermatogenese erforderlichen Hoden entnahm ich ausgewachsenen Forficula-Männchen, welche in der Umgebung Jenas gefangen waren, in den Monaten Juli und August.

1) CARNOY, La Cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule, T. I, 1885.

2) v. LA VALETTE ST. GEORGE, Zellteilung und Samenbildung bei Forficula auricularia. Festschrift für KÖLLIKER, 1887.

3) SINÉTY, Recherches sur les Phasmes. La Cellule, T. XIX, 1901.

4) Mc CLUNG, The Spermatocyte Divisions of the Acrididae. Kansas Quart., 1900.

5) ZWEIGER, Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Zool. Anzeiger, 1906, p. 220—226.

Man findet in dieser Zeit die Sexualzellen in allen Stadien der Entwicklung von der Spermatogonie bis zum ausgereiften Spermatozoon. Die Hoden wurden gleich nach der Herausnahme aus dem Abdomen in die Fixationsflüssigkeit gebracht; als das geeignetste Fixierungsmittel erwies sich FLEMMING'S starkes Gemisch, in demselben verweilten die Hoden 1—2 Tage. Mit Vorteil wurde auch ein aus Platinchlorid-Chrom-Essigsäure bestehendes Gemisch angewandt, insofern als bei diesem das Mitosoma ein charakteristisches Aussehen gewann. Von den angewandten Färbemethoden zeitigte mit Rücksicht auf die Darstellung der Chromatinstrukturen die HEIDENHAIN'SCHE Methode die besten Resultate in Verbindung mit der erwähnten Konservierung nach FLEMMING. Nach mehrstündigem Verweilen der 3—4  $\mu$  dicken Schnittpräparate in der Hämatoxylinlösung konnten lediglich durch verschieden lange Differenzierung entweder nur die Centrosomen (besonders als Mittelstück im unreifen Spermatozoon) oder Centrosomen und Chromosomen distinkt schwarz gefärbt werden, wobei auch die Plasmastrukturen in Erscheinung traten. Besonders die Chondromiten traten je nach der Dauer der Einwirkung seitens der Fixier- und Farblösung mehr oder weniger deutlich hervor. Von den angewandten Färbemethoden verdienen noch die kombinierte Safranin-Gramfärbung<sup>1)</sup> und ferner die Fuchsin-Methylenblaufärbung sowie die CAJAL'SCHE Methode Erwähnung. In der Safranin-Gramfärbung wurde das „Nucleolus-Chromosom“ intensiv blaurot gefärbt, während das übrige Chromatin im Knäuelstadium eine mattbraune Farbe annahm, so daß das Schicksal des „Nucleolus-Chromosom“ bis zur 1. Reifungsteilung zu verfolgen war. Hier nahmen sämtliche Chromosomen die intensiv blaurote Farbe an und traten in ihren Umrissen scharf zutage. Das Chromatin der degenerierten Zellen färbte sich nach dieser Methode leuchtend rot. Die Spermatozoen zeigten eine Doppelfärbung bei Anwendung der Methode Safranin-Gram, die Spermatozoenköpfe waren intensiv rot, die Schwänze schwach blau gefärbt. In der Färbung mit Fuchsin-Methylenblau zeigten die Köpfe der Spermatozoen blaue, die Schwänze rote Farbe.

Die mikroskopische Untersuchung wurde mit Zeiß Apochromat 1,30, Okular 8 und 12 unter Zuhilfenahme einer künstlichen Licht-

1) Die Schnitte werden 24—48 Stunden in einer Lösung bestehend aus: Safranin 1,0, Alcohol. absol. 10,0, Anilinwasser 90,0 gefärbt. Hierauf folgt: Entfärben mit Alkohol, Färbung mit Gentiana und Jod-Jodkaliumlösung (vergl. E. HÄCKER, Die Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1904).

quelle ausgeführt. Die Figuren wurden bei diesem Objektiv, welches eine 1200—1500fache Vergrößerung ergibt, aus freier Hand gezeichnet.

### Die Keimzone des Hodens.

Der Hoden zeigt auf seinem Querschnitt großmaschige Struktur. Die Maschen stellen Querschnitte durch die Wände der einzelnen nebeneinander gelegenen Hodenbläschen — der *Spermatocysten* von LA VALETTE — dar. Diese Cysten durchsetzen den Hoden in seiner Längsrichtung in Gestalt blind endigender Schläuche, die auf dem Querschnitt die Gestalt eines sechsseitigen Polygons besitzen. Das Innere der Cysten ist von den Sexualzellen erfüllt, während ihre Wände aus den Cysten-(Nähr-) Zellen bestehen.

Die jüngsten Entwicklungsstadien der Sexualzellen findet man an dem der Hodenspitze zugewandten blinden Ende der Cysten, von hier aus nehmen sie nach dem entgegengesetzten Ende an Alter stetig zu. An der Spitze des Hodens findet man dementsprechend auch den Beginn der Cystenbildung. Fig. 1 zeigt eine jugendliche Cyste, die nur aus 2 Zellen besteht. Den Binnenraum der Cyste erfüllt eine Spermatogonie, deren Chromatin in Form einzelner durch feine Fäden miteinander verbundener Brocken im Kernraum gelegen ist, während das Protoplasma den ovalen Kern gleichmäßig als dunkelgranulierte, schmale Zone umgibt. Das Protoplasma der Cystenzelle, das im Gegensatz hierzu von hellem Aussehen ist, umgibt die Spermatogonie ringsum. Der Kern der Cystenzelle besitzt die Form eines eingebuchteten Ovals, sein gesamtes Chromatin liegt im Zentrum zu einem nucleolus-ähnlichen Klumpen angehäuft.

Die Spermatogonie vermehrt sich durch mitotische Teilung; die aus den ersten Teilungen hervorgegangenen Zellen liegen rosettenförmig nebeneinander, so daß jede Zelle im Durchschnitt die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks besitzt (Fig. 2).

Durch die Vermehrung der Spermatogonien wird das Protoplasma der sie umgebenden Cystenzelle stark ausgedehnt. Auch die Cystenzelle vermehrt sich, so daß die Cyste weiterhin von mehreren Zellen umgeben ist, die ich Zellen der Cystenhülle nennen will. Offenbar geht die Ernährung der Cyste durch diese Zellen vor sich. Ihre Kerne erreichen eine außergewöhn-

liche Größe und zeigen oft eine lappige Form, eine Gestalt, welche auf amitotische Kernteilung hindeutet (Fig. 9).

Sobald nun die Spermatogonien in die Vorbereitung zur Teilung eintreten, sieht man das Chromatin, das im Ruhestadium peripher im Kern gelegen war, in Form von würfelförmigen Klumpen im Kernraum regellos verteilt liegen. Es bildet also das Linin ein zusammenhängendes Gerüst, das den Kern durchsetzt, und auf dem das Chromatin an einzelnen Punkten zu kompakten Gebilden, den Chromosomen, angehäuft ist. Sobald nun die Teilung eingeleitet wird, schwindet die Kernmembran, die Chromosomen liegen im Zentrum des Kernes in einer Ebene und von ihnen gehen in der Richtung der Pole feine Fäden, die Zugfäden der Spindel, aus. — Die Zahl der Chromosomen ist, von der Polseite der Zelle betrachtet, mit Sicherheit festzustellen. Sie beträgt in den meisten Spermatogonien 26, in einigen nur 24. Das Plus von 2 Chromosomen kommt auf Rechnung des später zu beschreibenden accessorischen Chromosoms. An Größe waren die Chromosomen unter sich verschieden. In den meisten Zellen befanden sich 18 unter sich gleich große Chromosomen, 6 Chromosomen, die ungefähr  $\frac{2}{3}$  von der Größe der Erstgenannten besaßen und 2 mittelgroße Chromosomen, die an Größe zwischen den beiden Kategorien standen. Falls nur 24 Chromosomen vorhanden waren, zählte man 16 große, 6 kleinere und 2 mittelgroße.

Von der Aequatorialeseite der Zelle aus bemerkt man an den Chromosomen in der Mitte eine ringförmige Einschnürung, die erst im Verlauf der Teilung entsteht und weiterhin an Intensität zunimmt. Die Spalthälften der Chromosomen weichen auseinander, bleiben jedoch noch eine Zeitlang miteinander an einer Stelle in Berührung, ihre Ecken runden sich ab, und es entsteht so das hantelförmige Aussehen der Chromosomen (Fig. 5). Sodann trennen sich die Tochterchromosomen ganz und weichen nach den Polen hin auseinander. Fig. 6 zeigt eine Spermatogonie im Diasterstadium. Zwischen den einzelnen Tochterchromosomen sieht man die Verbindungsfasern, in deren Mitte schwarze Körnchen, die FLEMMINGSchen Zwischenkörperchen, eingelagert sind. In der Ebene dieser Zwischenkörperchen findet die Durchschnürung des Protoplasmas statt.

In dem Protoplasma fast einer jeden Spermatogonie befindet sich ein scharf umschriebener Körper, der seinem Aussehen nach ein Konglomerat mehrerer größerer Körner bildet und anscheinend mit dem Spindelrestkörper (*Mitosoma*) von MEYES identisch

ist. Dieser Körper findet sich in den Spermatogonien und Spermatocyten in allen Stadien der Zellen und ist auch noch in den jüngeren Spermatiden nachweisbar, wo er indes schwindet, ohne eine Beteiligung an dem Aufbau des Spermatozoons erkennen zu lassen. In den Präparaten, die mit FLEMMINGScher Lösung konserviert und mehrere Stunden mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, zeigt das Mitosoma grauschwarze Farbe, seine Färbung ist nicht so intensiv wie die des Chromatins. In den Präparaten, die mit Platinchlorid-Chrom-Essigsäure konserviert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, nimmt das Mitosoma einen eigentümlich goldgelben Ton an. Im Verlauf der Mitosen beobachtet man, daß das Mitosoma bald durch mechanische Durchschnürung auf beide Tochterzellen verteilt wird, bald vor Durchschnürung des Protoplasmas in einzelne Stücke zerfällt.

In der Keimzone des Hodens bemerkt man hie und da Cysten, deren Zellen sämtlich eine eigenartige Umformung des Chromatins aufweisen, die anscheinend auf Degeneration zurückzuführen ist. Das Chromatin dieser Zellen liegt an einer Stelle der Kernperipherie zusammengeballt und weist in seinem Innern eine oder mehrere Vakuolen auf. In der Färbung Safranin-Gram nimmt das Chromatin dieser Zellen leuchtend rote Farbe an. Fig. 7 und 8 zeigen derartige Zellen.

Nachdem sich die Spermatogonien durch fortgesetzte Teilungen bedeutend vermehrt haben, treten sie aus dem Stadium der Vermehrung in das Wachstumsstadium über. Der größte Durchmesser ihrer Kerne beträgt in diesem Stadium ungefähr 9  $\mu$ .

### Die Wachstumszone des Hodens.

Der Uebergang von der Keimzone zur Wachstumszone des Hodens, von den Spermatogonien zu den Spermatocyten wird eingeleitet durch Auflösung der Chromosomen, d. h. durch eine feinere Verteilung des Chromatins. Die Chromosomen lagen nach Beendigung der letzten Spermatogonienteilung im Kern unregelmäßig zerstreut; jetzt breiten sich die Chromatinmikrosomen gleichmäßig über das Lininnetz aus, so daß die chromatische Substanz die Gestalt eines dichten Knäuels annimmt. Dieser Auflösung widerstehen einige Chromosomen, ihre Zahl beträgt meist 2—3.

Das Protoplasma, das in den Spermatogonien ein gleichmäßig granuliertes Aussehen zeigte, differenziert sich in den Spermato-

cyten in eigenartiger Weise. Sobald die Auflösung der Chromosomen beginnt, bemerkt man an einer Stelle des Protoplasmas eine Anhäufung mehrerer intensiv schwarz gefärbter Körner. An Stelle dieser Körner sieht man in einem späteren Stadium ein umschriebenes Gebilde von sichelförmiger Gestalt, das mit seiner konkaven Seite dem Kern haubenähnlich aufsitzt. Dieses Plasma-gebilde tritt in allen Spermatocyten durch seine Größe so auffallend in Erscheinung, daß es von LA VALETTE, der es bei *Forficula* beschrieb, mit dem Namen „Nebenkern der Spermatocyten“ bezeichnet wurde. LA VALETTE erkannte, daß aus diesem Körper der Nebenkern der Spermatiden hervorgeht und er sprach die Ansicht aus, daß derselbe durch dichtere Anhäufung der Plasmafäden entstanden sei. MEVES vermutet in seiner Kritik der Arbeit LA VALETTES<sup>1)</sup>, daß der von diesem Autor mit dem Namen „Nebenkern der Spermatocyten“ belegte Körper den Mitochondrien entspreche, die von MEVES in den Spermatocyten von *Pygera* und *Paludina* nachgewiesen wurden. Das kernähnliche Aussehen des sog. Nebenkerns sei vermutlich durch eine Anhäufung der Mitochondrien in der Umgebung des Idiozoms zu erklären.

Was die Bedeutung des von LA VALETTE in den Spermatocyten gefundenen „Nebenkerns“ betrifft, so besteht in dieser Hinsicht, wie die weitere Entwicklung des letzteren und seine Beteiligung am Aufbau des Spermatozoons lehren, eine Uebereinstimmung zwischen ihm und den Mitochondrien, die von MEVES in den Spermatocyten von *Pygera* gefunden wurden. Da jedoch die Mitochondrien bei *Forficula* bereits in den Spermatogonien einen einheitlichen, scharf umschriebenen Körper bilden, so empfiehlt es sich der Gesamtheit der Mitochondrien den Namen „Mitochondrienkörper der Spermatocyten“ beizulegen.

Den Anfang der Mitochondrienbildung stellt, wie bereits oben geschildert wurde, eine Ansammlung schwarzer Körner an einer Stelle des Protoplasmas dar (Fig. 11). Aus diesen Körnern geht weiterhin der Mitochondrienkörper hervor, dessen Aussehen in den nach Heidenhain gefärbten Präparaten je nach der Dauer der Konservierung und Färbung ein verschiedenes war. In der Regel zeigte er sich als ein dem Kern anliegender sichelförmiger Körper, der in seinem Innern und besonders an seiner Peripherie kleine Bläschen erkennen ließ. In den schwächer gefärbten Präparaten

1) MEVES, FR., Ueber den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anatom., Bd. LVI, 1900.

erweckte es den Eindruck, als sei der Mitochondrienkörper durch eine umschriebene Anhäufung von Plasmafäden entstanden.

Andere Präparate zeigten den Mitochondrienkörper als eine Anhäufung intensiv schwarz gefärbter, körniger Fäden während das Protoplasma nahezu ungefärbt erschien und keine Struktur erkennen ließ. Das abweichende Aussehen dieser Präparate von dem der früher geschilderten führe ich hauptsächlich auf verschieden starke Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit zurück. Am schärfsten trat nämlich der Mitochondrienkörper in denjenigen Zellen zutage, die infolge Platzens der Hodenhülle außerhalb des Hodens isoliert lagen. Eine derartige Zelle zeigt Fig. 14. In der Zelle bemerkt man 2 Kerne; das Chromatin ist im Gegensatz zu dem Chromatin der innerhalb der Hodenhülle gelegenen Zellen nur schwach gefärbt. Auffallend stark ist der Mitochondrienkörper gefärbt. Er besteht aus einer Anhäufung von Bläschen, die eine intensiv schwarz gefärbte Schale und einen hellen Innenraum besitzen. Das abweichende Aussehen der isolierten Spermatozyten von den innerhalb des Hodens in ihrer Lage verbliebenen läßt sich nur durch das stärkere Einwirken der Konservierungsflüssigkeit auf jene erklären, da sowohl Farb- wie Differenzierungslösung auf alle Zellen des Schnittpräparates gleichmäßig einwirken. Während also in den isolierten Zellen das Chromatin überfixiert ist, so daß seine Strukturverhältnisse an Deutlichkeit eingebüßt haben, hat sich die stärkere Fixierung als vorteilhaft in Bezug auf die Darstellung des Mitochondrienkörpers erwiesen.

Der dünne Chromatinfaden, der als ein gewundener Knäuel den Inhalt des Spermatozytenkernes durchsetzte, nimmt weiterhin an Dicke zu und zeigt eine Zusammensetzung aus lauter perlschnurartig hintereinander gereihten Körnern. Die Zahl der kompakten Chromosomen, welche nicht in feine Fäden aufgelöst sind, hat in den meisten Zellen bis auf eins abgenommen und es hat den Anschein, als ob dieses durch Verschmelzung zweier Chromosomen entstanden sei. In weniger intensiv gefärbten Präparaten, besonders bei Färbung mit Methylenblau oder mit Safranin läßt dieses nucleolusähnliche Chromosom in seinem Innern 2—3 Vakuolen erkennen; das Chromosom entspricht dem „Chromatinnucleolus“, der von verschiedenen Autoren bei Insekten beschrieben wurde. In denjenigen Präparaten, die nach der Safranin-GRAMSchen Methode gefärbt sind, zeigt der „Chromatinnucleolus“ rote Farbe und unterscheidet sich hierdurch von dem übrigen braunviolett gefärbten Chromatin.

Die Chromatinfäden nimmt stetig an Dicke zu und verkürzt sich hierbei zu gleicher Zeit, bis schließlich an ihm eine Längsspaltung sichtbar wird. Nach erfolgter Längsspaltung tritt eine Segmentierung des Fadens in mehrere kürzere Fadenstücke ein, die Abspaltung sämtlicher Fäden tritt jedoch nicht zu gleicher Zeit ein, einzelne segmentierte Stücke haben bereits weitere Veränderungen erlitten, bevor die Segmentierung sämtlicher Teilstücke erfolgt ist. Die beiden durch die Längsspaltung entstandenen Fadenhälften laufen meist parallel nebeneinander her, gelegentlich entfernen sie sich auch an einer Stelle, so daß hier eine ringförmige Ausbuchtung entsteht (Fig. 60b).

Nach erfolgter Segmentierung liegen die Segmente als Doppelfäden im Kernraum, ihre Zahl beträgt die Hälfte der Chromosomenzahl in den Spermatogonien. Bald darauf tritt an den Fäden Verkürzung und Verdickung ein, wobei die voneinander getrennten Fadenhälften sich wieder aneinander legen, so daß die Längsspaltung nicht mehr zu erkennen ist. Zu gleicher Zeit tritt eine Krümmung der Fäden ein, wobei sie teils U-förmige, teils winklige Gestalt annehmen (Fig. 17, 18, 60).

Sobald an den Fäden die Krümmung auftritt, macht sich in der Mitte fast eines jeden Fadens eine quere Einschnürung bemerkbar, durch die derselbe in zwei an den Enden miteinander in Verbindung stehende Teilfäden segmentiert wird. Diese Sonderung der Chromatinfäden in zwei Hälften läßt sich von nun an in fast sämtlichen Stadien der weiteren Entwicklung nachweisen, oft sind die beiden Teilsegmente fast ganz voneinander abgesetzt und nur durch eine schmale Chromatinbrücke miteinander verbunden.

Die anfangs angedeutete Längsspaltung teilte den Chromatinfäden in zwei gleichartige Hälften, sie entspricht dem Typus der Aequationsteilung nach WEISMANN. Die späterhin angedeutete Querteilung läßt erkennen, daß jeder Faden aus 2 an den Enden miteinander verbundenen Chromosomen besteht. Der ganze Faden setzt sich also aus 4 Chromatinelementen zusammen, er entspricht einer sog. Vierergruppe. Obwohl also die Zahl der im Kern vorhandenen Fäden nur die Hälfte der Normalzahl beträgt, so ist diese Reduktion in Wirklichkeit nur eine scheinbare, da jeder einzelne Faden aus 2 Chromosomenindividuen besteht. Bezeichnet man diese beiden Chromosomen mit a und b, so kommt dem längsgespaltenen Faden die Formel

die Formel  $\frac{a \mid b}{a \mid b}$  zu.

Nachdem nun die Knickung der Fäden an der Stelle der Querteilung immer weiter fortgeschritten ist, liegen die beiden je einem Chromosom entsprechenden Fadensegmente schließlich parallel nebeneinander. Weiterhin treten auch die beiden freien Fadenenden miteinander durch eine Chromatinbrücke in Verbindung, so daß die Form eines Ringes entsteht. Durch die weiter fortschreitende Verdichtung des Chromatins und die hiermit verbundene Verkürzung und Verdickung der Chromosomen nimmt jedes derselben die Gestalt einer Kugel an; jetzt schwindet auch der Zwischenraum, der die beiden Chromosomen trennte, und die beiden kugelförmigen Chromosomen bilden zusammen eine kompakte Figur von der Gestalt einer Semmel (Fig. 19 u. 60). Diese Semmelform bildet das Endprodukt der Umwandlung der Vierergruppen; sämtliche Vierergruppen nehmen diese Gestalt an, durch welche ihre Doppelnatur schon äußerlich zum Ausdruck kommt. Es beschränkt sich also die Chromatinverdichtung nur auf die einzelnen Chromosomenindividuen, welche nun parallel nebeneinander liegen, niemals beobachtete ich, daß die beiden Chromosomen zu einem einheitlichen Klumpen verschmolzen wären.

Es wurde bereits die Eigentümlichkeit des Chromatins hervorgehoben, sich in einzelne kugelförmige Teile zu gliedern, so daß infolgedessen der Chromatinfaden ein rosenkranzähnliches Aussehen annahm. Diese Gliederung des Chromatins wird bei zunehmender Verdichtung desselben undeutlicher. In einzelnen Fällen läßt sich jedoch an den ringförmigen Vierergruppen eine nahezu regelmäßige Gliederung in 4 Abschnitte beobachten, so daß eine Aehnlichkeit mit den Vierergruppen entsteht, die als charakteristisch für verschiedene Insektenarten gelten und die z. B. nach VOM RATH in den Spermatozyten von *Gryllothalpa* regelmäßig in Erscheinung treten. Eine derartige Gliederung der Vierergruppen in 4 kuglige Abschnitte ist jedoch bei *Forficula* nur ausnahmsweise zu beobachten, und keineswegs entspricht, wie die Entwicklung der Vierergruppen lehrt, jeder kuglige Abschnitt einem Chromatinelement.

Während also anfangs jede Vierergruppe die Zusammensetzung  $\frac{a}{a} \mid \frac{b}{b}$  besaß, kommt ihr nach erfolgter Umbiegung die Formel  $\frac{a}{\frac{a}{b}}$  zu. Die 1. Reifungsteilung führt nun die voll-

kommene Trennung der beiden Chromosomenindividuen  $\frac{a}{a}$  und  $\frac{b}{b}$  herbei, sie ist also eine Reduktionsteilung im Sinne von WEISMANN. Im Gegensatz hierzu ist die 2. Reifungsteilung, welche die bereits durch die Längsspaltung des Fadens angedeutete Teilung eines Chromosomenindividuums in zwei gleichwertige Hälften wirklich vollzieht, eine Aequationsteilung. — Da die Reduktions- der Aequationsteilung zeitlich voraufliegt, so ist dieser Teilungsmodus als Präreduktionsteilung zu bezeichnen.

Bereits von verschiedenen Autoren ist an den von ihnen untersuchten Objekten gefunden worden, daß die Reduktionsteilung der Aequationsteilung voraufliegt. Ich erwähne z. B. die Befunde von MONTGOMERY<sup>1)</sup> bei *Peripatus*. Bei diesem Tier kommt nach dem genannten Autor die Entstehung ringförmiger Vierergruppen ebenfalls durch Umbiegung zweier an den Enden miteinander verbundenen, längsgespaltene Chromosomen zu stande. Die erste Reifungsteilung führt dann gleichfalls zu einer Trennung der Einzelchromosomen, während die zweite Reifungsteilung im Sinne einer Aequationsteilung verläuft.

SINÉTY wendet in seiner Abhandlung „Recherches sur les Plasmes“ seine Aufmerksamkeit auch der Vierergruppenbildung bei *Forficula auricularia* zu. Dieser Autor gelangt jedoch zu einem Resultat, das von dem oben geschilderten abweicht.

Auch SINÉTY beobachtete die Ringform der Vierergruppen bei *Forficula*, ferner bei *Orphania denticauda*, *Stenobothrus parallelus*, *Oedipoda minuta*. Bei den letztgenannten Tieren beschreibt SINÉTY eingehend die Entstehung der Ringe, er erklärt sie durch die Längsspaltung des Chromatinfadens, dessen Spalthälften an den Enden miteinander in Verbindung bleiben. Dieser Längsspaltung folgt nach SINÉTY eine zweite, das Resultat ist ein Doppelring, dessen Längsspaltung durch die Kondensation des Chromatins wieder schwindet. Bei *Forficula* wurde die Entstehung der Ringform von diesem Forscher nicht näher studiert; wegen der Aehnlichkeit der ringförmigen Vierergruppen bei *Forficula*, *Stenobothrus*, *Orphania* und *Oedipoda* nimmt jedoch SINÉTY auch

1) MONTGOMERY, TH. H., The spermatogenesis of *Peripatus Balfouri* up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie u. Ontog., Bd. XIV, 1900.

für Forficula denselben Entstehungsmodus, nämlich doppelte Längsspaltung, an. Man beachte das Schema Fig. 62 A.

Ebenso wie die Ringform führt SINÉTY die Form der spitzwinkligen Vierergruppen auf die 1. Längsspaltung zurück; nach erfolgter Längsspaltung sollen die entstandenen Hälften an dem einen Ende miteinander in Verbindung bleiben, an dem anderen auseinanderweichen, worauf dann eine zweite Längsspaltung erfolgt.

Auch nach meinen Ergebnissen tritt, wie bereits oben geschildert wurde, die Ringform der Vierergruppen auf. Diese Ringe sind zwar Doppelringe, ihre Längsspaltung entspricht jedoch der 1. Längsspaltung SINÉTYs, die bereits vor der Segmentierung des Fadens zu beobachten war und späterhin wieder undeutlich wurde. Außer der genannten Längsspaltung wurde eine zweite von mir nicht beobachtet. Allerdings treten auch gelegentlich infolge der Längsspaltung der Fäden, wie bereits angegeben wurde, vorübergehend ringähnliche Formen auf, nach der Umbiegung der Fäden schwinden jedoch die angedeutete Längsspaltung und diese teilweise angedeutete Ringbildung. Die vollkommen ausgebildeten Ringe sind nicht infolge der ersten Längsspaltung entstanden, sondern durch Umbiegung des längsgespaltenen Fadens, dessen Längsspaltung bei Beginn der Krümmung wieder schwand; bliebe sie in einzelnen Fällen noch bestehen, so würde dies noch nicht zur Annahme einer zweiten Spaltung berechtigen. Auch die von SINÉTY zur Darstellung gebrachten Vierergruppen könnten durch Umbiegung eines längsgespaltenen Fadens entstanden sein, wobei einige derselben an der Biegungsstelle eine Durchbrechung erlitten haben müßten, eine Ansicht, die auch von KORSCHOLT und HEIDER<sup>1)</sup> geltend gemacht wird. Die Reihenfolge in der weiteren Umwandlung der Vierergruppen ergibt sich aus dem Grade der Chromatinverdichtung, die allmählich zunimmt. Ordnet man die einzelnen Vierergruppen nach diesem Grundsatz den aufeinanderfolgenden Perioden entsprechend an, so ergibt sich die in Figur 60 dargestellte Reihenfolge, deren einzelne Gruppen möglichst naturgetreu wiedergegeben sind. Den Angaben SINÉTYs entsprechend, müßten spitzwinklige Vierergruppen auftreten, die in Bezug auf ihre Länge insgesamt der doppelten Länge des geraden Fadens und in Bezug

---

1) KORSCHOLT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena 1903.

auf ihre Dicke der halben Dicke des Fadens entsprechen. Nun zeigen jedoch alle Vierergruppen von spitzwinkliger Form bereits starke Chromatinverdichtung, woraus hervorgeht, daß sie bereits sämtlich von ihrem Ausgangspunkt der Entwicklung, dem geraden Faden aus eine längere Periode der Umwandlung durchgemacht haben. Im Gegensatz zu den spitzwinkligen Vierergruppen sind die stumpfwinkligen und schwach gekrümmten länger und schmaler, an ihnen ist höchstens erst geringe Chromatinverdichtung vorhanden, und teilweise auch die Längsspaltung noch sichtbar, sie gehen also den spitzwinkligen Vierergruppen zeitlich voraus.

Wie auffällig die Krümmung der Fäden bei *Forficula* in Erscheinung tritt, dafür sprechen Angaben von CARNOY, welcher einige Stadien aus der Spermatogenese von *Forficula* kurz beschreibt. Dieser Autor erwähnt als ein häufiges Vorkommnis in den Spermatocyten U-förmig gekrümmte Stäbe, die nach seiner Auffassung durch Umbiegung der geraden Stäbe entstanden sind.

In ähnlicher Weise wie SINÉTY die Entstehung der Ringe in seiner Abhandlung „Recherches sur les Plasmes“ schildert, findet dieselbe nach VOM RATH bei *Grylotalpa* statt<sup>1)</sup>. Auch hier entstehen die Ringe dadurch, daß die Fadenhälften in der Mitte auseinanderweichen und an den Enden miteinander in Verbindung bleiben. Eine zweite Längsspaltung findet jedoch bei *Grylotalpa* nicht statt, sondern ähnlich wie bei *Forficula* eine Querspaltung an der Lötstelle der beiden Chromosomen. Da nun bei *Grylotalpa* die beiden Spalthälften der Chromosomen dauernd voneinander getrennt bleiben, so gliedert sich der Chromatinring in 4 kugelförmige Abschnitte. Die auf diese Weise entstandenen Formen besitzen eine äußerliche Aehnlichkeit mit einzelnen bei *Forficula* vorübergehend auftretenden Vierergruppen, deren innere Zusammensetzung jedoch, wie oben geschildert, eine andere ist.

Während die Vierergruppen bei *Forficula* zuletzt sämtlich einen zweigliedrigen Bau zeigen, bestehen sie bei *Grylotalpa* aus 4 einander im Aussehen gleichenden Kugelabschnitten, so daß also hier nicht mit Sicherheit zu entscheiden ist, welche Chromosomen bei den Reifungsteilungen voneinander getrennt werden, ob also die Teilungen nach dem Typus der Prä- oder Postreduktion verlaufen.

---

1) VOM RATH, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Grylotalpa vulgaris*. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XL, 1892.

Es wurde bereits das Vorkommen eines sog. „Chromatin-nucleolus“ im Knäuelstadium der Spermatozyten erwähnt. Sobald die Vierergruppenbildung einsetzt, schwinden die Vakuolen in diesem Gebilde und statt dessen treten helle Trennungslinien in seinem Innern auf, welche eine Gliederung in 3—4 Abschnitte herbeiführen. Weiterhin nimmt dann auch der „Chromatinnucleolus“ die Semmelform der übrigen Vierergruppen an. Da jetzt auch die letzteren in ihrem Verhalten gegenüber der Safranin-GRAMSchen Methode keine Abweichung von dem „Chromatinnucleolus“ zeigen, so ist derselbe beim Eintritt in die 1. Reifungsteilung nicht mehr von den übrigen semmelförmigen Chromatingebilden zu unterscheiden.

### Die 1. Reifungsteilung.

Sobald sich die typische Semmelform der Vierergruppen ausgebildet hat, liegen dieselben regellos im Kernraum zerstreut. Der Mitochondrienkörper hat von dem Zeitpunkt der Segmentierung des Chromatinfadens an in Bezug auf den Umfang immer mehr abgenommen dadurch, daß ein Teil desselben sich um den Kern gelegt hat. Bei Beginn der 1. Reifungsteilung sammeln sich die Vierergruppen im Zentrum des Kernes an, die Mitochondrien legen sich in gleichmäßiger Schicht um seine Peripherie. Nun bilden sich von zwei entgegengesetzten Seiten der Zelle aus dem Protoplasma die Polstrahlungen aus. Sobald die Kernmembran zu schwinden beginnt, bemerkt man, daß von den beiden entgegengesetzten Enden der Vierergruppen, die sich jetzt gleichmäßig in einer Ebene nebeneinander gelagert haben, nach den Polen zu Fäden ausgehen. Die Bildung der Fäden beginnt an ihrer Ansatzstelle an die Vierergruppe und setzt sich nach den Polen zu weiter fort, die Substanz der Zugfäden entstammt wahrscheinlich dem Linin; man bemerkt nämlich die Bildung der Fäden von den Vierergruppen aus, ehe die Kernmembran noch vollkommen aufgelöst ist. Schließlich schwindet die Kernmembran ganz und an den Polen werden die Zentralkörper deutlich sichtbar; die Zugfäden, die sich von ihnen nach den Vierergruppen zu erstrecken, bilden in ihrer Gesamtheit die achromatische Spindelfigur, um die sich die Mitochondrien herumlegen, gewissermaßen eine sekundäre, die primäre Spindel umhüllende Spindel bildend. Das Aussehen der Mitochondrien schwankt auch in den Mitosen je nach der angewandten Behand-

lungsmethode. Einzelne Spermatocyten zeigen die Mitochondrien als intensiv schwarz gefärbte Fäden vom Aequator polwärts verlaufend, indem sie sich teilweise an den Polen wieder umbiegen und wiederum äquatorwärts zurücklaufen (Fig. 22). Andere Spermatocyten wiederum zeigten die Mitochondrien als undifferenziertes Fadenwerk. Derartige Präparate können allerdings über das Verhalten der Mitochondrien in den Mitosen zu falschen Schlüssen Veranlassung geben, und es erklären sich hieraus die Ansichten der Autoren, welche von einer Beteiligung der Mitochondrien am Aufbau der Zugfasern sprechen. Nach den von mir gefundenen Resultaten beteiligen sich die Mitochondrien an der Bildung der Zugfäden nicht; vielmehr bilden die Mitochondrien die Umhüllung der aus den Zugfasern bestehenden Spindel in der Art, wie es von MEYER für *Paludina* und *Pygera* beschrieben wurde.

Betrachtet man die Aequatorialplatte von der Polseite der Spindel, so ist man im stande, die Zahl der Vierergruppen mit voller Sicherheit festzustellen. Ihre Zahl ist nicht in allen Spermatocyten dieselbe. Weitans in der Mehrzahl der Fälle kommen Spermatocyten mit 13 Vierergruppen vor. Dieselben sind als Abkömmlinge der Spermatogonien mit 26 Chromosomen aufzufassen, da auch die letzteren sich unter allen Spermatogonien in der großen Mehrzahl befinden. In 3 Cysten eines Hodens betrug die Zahl der Vierergruppen nur 12 in sämtlichen Spermatocyten dieser Cysten, während sich in 2 anderen Cysten dieses Hodens durchweg 13 Vierergruppen vorfanden; es läßt sich dieser Befund damit in Zusammenhang bringen, daß in einigen Spermatogonien nur 24 Chromosomen vorhanden waren (vergl. p. 147).

Im Gegensatz hierzu fanden sich in 2 Cysten eines anderen Hodens 14 Vierergruppen in der Aequatorialplatte der 1. Reifungsteilung, in den übrigen Cysten dieses Hodens 13 Vierergruppen, dementsprechend müßten in den Spermatogonien dieses Hodens 28 und in anderen Cysten 26 Chromosomen vorhanden gewesen sein. Da jedoch sämtliche Zellen dieses Hodens die Keimperiode bereits überschritten hatten, so war die Chromosomenzahl der Spermatogonien nicht zu ermitteln.

Die Zahl der Vierergruppen war in allen Spermatocyten einer Cyste dieselbe, was sich daraus erklärt, daß alle Sexualzellen einer Cyste sich von einer Spermatogonie herleiten. Die Verschiedenheit in der Chromosomenzahl der Cysten eines Hodens muß also bereits auf die ersten Teilungen der Urogenitalzelle zurückzuführen sein.

SINÉTY gibt die Zahl der Chromosomen auf 24 in den Spermatogonien und 12 in den Spermatocyten an, Spermatocyten von 13 und 14 Chromosomen wurden von SINÉTY nicht beobachtet. Wie sich aus dem weiteren Verlauf der Reifungsteilungen ergibt, ist das Plus von 1 und 2 Chromosomen auf Rechnung eines, bezw. zweier Chromosomen von abnormer Funktion, der sog. accessorischen Chromosomen, zu setzen.

CARNOY gibt die Zahl der Chromosomen in den Spermatocyten auf 10—14 an, was wohl daraus zu erklären ist, daß einige Chromosomen sich gelegentlich deckten und infolgedessen übersehen wurden.

LA VALETTE fand wie SINÉTY durchweg 12 Chromosomen in den Spermatocyten 1. Ordnung, in den Teilprodukten derselben fand jedoch LA VALETTE, abweichend von SINÉTY, 12—14 Chromosomen.

Was die Größenverhältnisse der Vierergruppen betrifft, so bestehen unter denselben ebenso wie unter den Chromosomen der Spermatogonien nicht unbedeutende Verschiedenheiten. In den Spermatocyten mit 13 Vierergruppen findet man 9 große, 3 kleine und eine mittelgroße Vierergruppe. Der Dickendurchmesser der großen Vierergruppen beträgt ungefähr  $1,4 \mu$ , der der kleinen  $0,9 \mu$ . Diese Größenverhältnisse entsprechen denen der Chromosomen in den Spermatogonien (vergl. p. 147).

Eine eigenartige Differenz in der Chromosomenzahl der Spermatocyten wird durch die häufig vorkommenden Riesenzellen herbeigeführt. Derartige Riesenspermatocyten besitzen im Ruhestadium 2 nebeneinander gelegene Kerne, deren jeder einen Mitochondrienkörper an seiner Peripherie aufweist (Fig. 14). Während der 1. Reifungsteilung konnte die Gesamtzahl der Vierergruppen festgestellt werden, sie betrug in einigen Riesenspermatocyten 24, in anderen 26.

Die in den verschiedenen Spermatocyten auftretenden Vierergruppen betragen also an Zahl 12, 13, 14 und ferner das Doppelte dieser Zahlen.

Bei der 1. Reifungsteilung wird die Durchtrennung der beiden zusammenhängenden Chromosomen einer jeden Vierergruppe wirklich durchgeführt. Die beiden auseinanderweichenden kugelförmigen Hälften jeder Vierergruppe stellen je ein Chromosomenindividuum dar, dessen früher angedeutete Spaltung jetzt unsichtbar ist. In den Spermatocyten II. Ordnung ist also nur noch die Hälfte der

Chromosomenindividuen vorhanden, und es stellt die 1. Reifungsteilung, wie bereits oben erwähnt wurde, eine Reduktionsteilung dar (vergl. oben p. 153).

Fig. 25 zeigt eine Spermatocyste im Diasterstadium der 1. Reifungsteilung aus einer Cyste, deren Spermatocyten sämtlich 13 Vierergruppen besitzen. Auch bei der in Rede stehenden Zelle sind die beiden Chromosomen jeder Vierergruppe nach den entgegengesetzten Polen zu auseinander gewichen. Ein auffallendes Verhalten zeigt nur ein Chromosomenpaar, bei dem die Durchschnürung noch nicht völlig vor sich gegangen ist und das infolgedessen hinter den übrigen Chromosomen in der Bewegung zurückgeblieben ist. Da sich in Spermatocyten mit 12 Vierergruppen kein derartiges abnormes Chromosomenpaar findet, in Spermatocyten mit 13 Vierergruppen jedoch stets ein solches Paar und in Zellen mit 14 Vierergruppen stets 2 abnorme Chromosomenpaare vorhanden sind, so geht daraus hervor, daß sich bei der Teilung stets 12 Vierergruppen normal verhalten, daß jedoch die 13. und 14. Vierergruppe in physiologischer Beziehung ein von den übrigen abweichendes Verhalten zeigen. Derartige abnorme Chromosomen sind bei verschiedenen Insekten beschrieben worden, man hat sie, wie bereits erwähnt, mit dem Namen „accessorische Chromosomen“ belegt. MONTGOMERY<sup>1)</sup> hat für das accessorische Chromosom den Namen „Chromatinnucleolus“ gewählt, da sich dasselbe nach seinen Untersuchungen teils wie ein Nucleolus, teils wie ein Chromosom verhält. Dieselben Eigenschaften zeigt das accessorische Chromosom nach SINÉTY bei *Orphanina denticauda*. Auch bei *Forficula* war, wie oben erwähnt wurde, im Knäuelstadium der Spermatocyten ein „Chromatinnucleolus“ festzustellen; derselbe entwickelte sich späterhin zu einer semmelförmigen Vierergruppe. Dieses Gebilde war, wie erwähnt, in den meisten der untersuchten Spermatocyten vorhanden und durch Verschmelzung zweier Chromosomen im Knäuelstadium entstanden.

Da in den Spermatocyten einzelner Cysten außer den beiden im Knäuelstadium sich vereinigenden Chromosomen noch ein oder zwei weitere kompakte Chromosomen vorhanden waren, so ist anzunehmen, daß diese dem in einzelnen Cysten zu beobachtenden zweiten accessorischen Chromosom entsprechen. Die aus dem „Chromatinnucleolus“ hervorgegangene Vierergruppe läßt sich

---

1) MONTGOMERY, TH. H., Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1901.

während der Mitose zwar nicht von den übrigen Vierergruppen unterscheiden, doch läßt die Aehnlichkeit mit den von den genannten Autoren gegebenen Darstellungen es als sicher erscheinen, daß die accessorischen Chromosomen aus den „Chromatin-Nukleoli“ entstanden sind.

## Die 2. Reifungsteilung.

Nachdem die 1. Reifungsteilung vollzogen ist, gehen die Spermatocyten in ein kurzes Ruhestadium über. Der Längsdurchmesser ihres ovalen Kerns beträgt ungefähr  $9\mu$ , es hat also der Kern gegenüber den Spermatocyten 1. Ordnung von  $12\mu$  Durchmesser um die Hälfte seines Volumens abgenommen, das Verhältnis seiner Größe zur Zahl der Chromosomen ist demnach dasselbe geblieben.

In den ruhenden Spermatocyten 2. Ordnung liegen die Chromosomen regellos im Kern zerstreut, sie bilden kompakte Klumpen von ungefähr würfelförmiger Gestalt (Fig. 26 u. 27).

Die Mitochondrien haben im Verlauf der 1. Reifungsteilung eine Durchschnürung in der Aequatorgegend erlitten und liegen nun im Ruhestadium wieder als umschriebene Anhäufung neben dem Kern. In einzelnen Spermatocyten nehmen sie vor Beginn der 2. Reifungsteilung eine deutliche Spindelfigur an; an den Polen der Spindel liegt je ein schwarzes Körnchen, welche vermutlich die Centrosomen darstellen. Die anfangs neben dem Kern gelegene Mitochondrienspindel nähert sich dem Kern immer mehr und umgibt ihn schließlich ringsum. Sobald nun die Kernmembran geschwunden ist, sieht man die beiden Centralkörper, zwischen denen sich die Mitochondrienspindel ausdehnt und im Zentrum derselben die Chromosomen sozusagen auf einem Haufen unregelmäßig durcheinander liegend; die Zugfäden sind noch nicht ausgebildet. In einem späteren Stadium sieht man alsdann die Zugfäden von den in einer Ebene nebeneinander liegenden Chromosomen nach den Centrosomen verlaufend und die Gestalt einer Spindel bildend, die von der Mitochondrienspindel rings umgeben wird (Fig. 28—30).

TOYAMA<sup>1)</sup> beschreibt in den Spermatocyten von *Bombyx mori* eine neben dem Kern gelegene Spindel, bei der es sich vermutlich

1) TOYAMA, K., On the spermatogenesis of the silk worm. Bull. Imp. Coll. Agricult., Vol. II, 1894.

um eine Mitochondrienspindel handelt; aus dieser Spindel gehen nach TOYAMA die Zugfäden hervor. Eine Beteiligung der Mitochondrien am Aufbau der Zugfäden ist von mir bei *Forficula* niemals beobachtet worden.

Die Zahl der Chromosomen beträgt in der Aequatorialplatte der Spermatocyten 2. Ordnung 12, 13 und 14, in den Riesenzellen das Doppelte dieser Zahlen; die in einer Cyste vorhandenen Spermatocyten weisen in der Aequatorialplatte der 1. wie der 2. Reifungsteilung dieselbe Chromosomenzahl auf. Fig. 33 zeigt eine Riesenspermatocyte in der 2. Reifungsteilung mit 2 Aequatorialplatten, deren jede 13 Chromosomen besitzt, Fig. 32 eine derartige Zelle von der Aequatorialeseite her. In anderen Riesenspermatocyten wiederum findet man die Chromosomen beider Kerne in einer Aequatorialplatte beisammen liegend.

Fig. 31 zeigt das Diasterstadium einer Spermatocyte, die aus einer Cyste, deren Spermatocyten je 14 Chromosomen besitzen, stammt; man bemerkt in derselben die beiden accessorischen Chromosomenpaare, deren Hälften teilweise noch miteinander in Verbindung stehen.

Die Zerlegung in ihre beiden Hälften macht sich bei den einzelnen Chromosomen während der 2. Reifungsteilung zunächst durch das Auftreten einer hellen Zone in ihrer Mitte geltend; bereits bei Beginn der Vierergruppenbildung war diese Trennung der beiden Chromosomenhälften angedeutet, und zwar durch die Längsspaltung des Chromatinfadens. Jetzt wird die Trennung durch das Auseinanderweichen der Chromosomen wirklich vollzogen. Diese Teilung ist also, da durch sie die Chromosomen in ihre Hälften zerlegt werden, eine Aequationsteilung, und jede der Spermatiden erhält, da auch das accessorische Chromosom sich wiederum teilt, ebensoviel Chromosomen als in den Spermatocyten 2. Ordnung vorhanden waren. Alle 4 aus einer Samennutterzelle (Spermatocyt 1. Ordnung) hervorgegangenen Spermatiden besitzen demnach dieselbe Chromosomenzahl. Da sich nun in den verschiedenen Cysten Spermatocyten mit 12, 13 und 14 Chromosomen vorfinden, so müssen auch in den verschiedenen Spermatozoen 12, 13 und 14 Chromosomen vorhanden sein. Diese Verschiedenheiten werden durch das Auftreten der accessorischen Chromosomen hervorgerufen. In den Riesenspermatozoen findet sich dementsprechend das Doppelte dieser Chromosomenzahlen.

Was die Bedeutung des accessorischen Chromosoms betrifft, so erscheint die Vermutung von Mc CLUNG, daß es von Einfluß auf die Bestimmung des Geschlechts sei, unwahrscheinlich, da ja 3 verschiedene Kategorien von Spermatozoen bei dem vorliegenden Objekt durch dasselbe entstehen. Vielmehr erscheint die Hypothese von PAULMIER<sup>1)</sup> wahrscheinlicher, nach der die accessorischen Chromosomen Rudimente früherer normaler Chromosomen darstellen. Ebensowenig wie Artcharaktere sich im Laufe der Zeiten immer konstant erhalten, ebensowenig bleibt auch die Zahl der Chromosomen bei jeder Art stets konstant. Es erscheint somit die Annahme berechtigt, daß die Spermatozoen von Forficula früher 14 Chromosomen besaßen, eine Zahl, die jetzt auf 12 verringert ist. Die beiden Chromosomen, um welche die Verringerung erfolgt ist, haben sich als accessorische Chromosomen noch teilweise weiter erhalten, und zwar finden sich beide Chromosomen nur noch in wenigen Zellen, in den meisten findet sich noch ein Chromosom und in einigen Zellen gar kein accessorisches Chromosom mehr. — Bei den von SINÉTY untersuchten Forficula-Exemplaren waren bereits sämtliche accessorische Chromosomen geschwunden, so daß dieser Autor in den Spermatogonien stets 24 und in den Spermatocyten 12 normale Chromosomen vorfand.

### Die Umwandlung der Spermatide.

Nachdem im Anschluß an die 2. Reifungsteilung die Durchschnürung der Spermatocyten 2. Ordnung stattgefunden hat, beginnt die letzte Periode der Spermatogenese, die Umbildung der durch die letzte Teilung entstandenen Spermatide zum Spermatozoon (Fig. 34—59).

Im Zentrum der jungen Spermatide sieht man die Chromosomen zu einem Haufen zusammengeballt, neben dem auf der Polseite der Zelle 2 Centrosomen liegen. Auf der Gegenpolseite liegen die Mitochondrien, sie stellen einen einheitlichen Körper, der noch deutlich seine Zusammensetzung aus Fäden erkennen läßt, den Mitochondrienkörper der Spermatide, den Nebenkern nach BÜTSCHLI, dar. Neben dem Mitochondrienkörper liegen das Mitosoma, sowie ein oder zwei mit Eisenhämatoxylin intensiv

1) PAULMIER, F. C., The spermatogenesis of *Anasa tristis*. Journ. Morph. Suppl., Vol. XV, 1899.

schwarz färbbare Körner. Diese Körner erhalten sich noch längere Zeit während der Umwandlungsperiode, sie liegen dem Mitochondrienkörper stets dicht an und stellen vermutlich Ueberbleibsel der Plasmakörner dar, aus denen die Mitochondrien in den Spermatocyten entstanden. Das Mitosoma schwindet im weiteren Verlauf der Spermatogenese ganz, ohne eine Beteiligung am Aufbau des Samenfadens erkennen zu lassen.

Nachdem sich die Kernmembran neugebildet hat, weichen die Chromosomen, die vorher zu einem Klumpen zusammengeballt lagen, wieder auseinander und zerstreuen sich über den Raum des Kerns. An den einzelnen Chromosomen tritt nun, wie es in den Uebergangsstadien von Spermatogonien zu Spermatocyten der Fall war, eine allmähliche Auflösung ein. Hierbei verteilt sich die chromatische Substanz gleichmäßig über das Lininnetz in Form kleiner Körnchen, nur an einer Stelle erhält sich noch ein nucleolusähnlicher Klumpen für längere Zeit.

Der Durchmesser des Spermatidenkernes beträgt in Kernen von normaler Größe 6—7  $\mu$ , in den Riesenkernen, die die doppelte Chromosomenzahl enthalten und durch Verschmelzung zweier Kerne während der Reifungsteilungen entstanden sind, 9  $\mu$ .

Der Mitochondrienkörper hat sich zu einem kugeligen Gebilde geformt, das die Struktur eines Maschenwerks zeigt, das Maschenwerk wird durch die Wandungen kleiner Bläschen gebildet (Fig. 36).

Zwischen Kern und Mitochondrienkörper tritt jetzt das vermutlich aus dem Centrosom entstandene Endknöpfchen in Erscheinung, welches zur Bildung eines Achsenfadens führt, der vom Endknöpfchen ausgehend das Protoplasma durchsetzt (Fig. 36 u. 37).

Während nach Abschluß der 2. Reifungsteilung die Spermatiden regellos in der Cyste verteilt lagen, beginnen jetzt sämtliche Kerne der Spermatiden sich einem in der Cystenwand gelegenen Cystenkerne zuzuwenden, während der Achsenfaden in einer diesem Cystenkerne entgegengesetzten Richtung auswächst.

Die äußere Vakuolenzone des Mitochondrienkörpers nimmt weiterhin an Größe zu, die Scheidewände zwischen diesen Bläschen schwinden bis auf eine geringe Anzahl und es entsteht schließlich an der Peripherie des Mitochondrienkörpers ein Hohlraum, der ähnlich, wie es von MEYER bei *Pygera* beobachtet wurde, durch wenige Scheidewände in einzelne Kammern zerlegt wird. In diesen peripheren Hohlraum des Mitochondrienkörpers senkt sich nun der Achsenfaden ein und verläuft an der Innenseite der Außenlamelle des Hohlraumes. Zu gleicher Zeit tritt eine Streckung

des Mitochondrienkörpers ein, sowie des gesamten Cytoplasmas. Der Mitochondrienkörper nimmt hierbei Spindelform an, wobei die dem Kern zugewandte Spitze der Spindel mit dem Kern in Verbindung bleibt. In diesem Stadium sieht man statt des einen Endknöpfchens deren zwei, von denen jedes einen Achsenfaden entsendet; beide Achsenfäden laufen eine Zeitlang in schlängelförmiger Windung parallel nebeneinander, um sich im weiteren Verlauf zu einem zu vereinen. Fig. 38 zeigt den langgestreckten Mitochondrienkörper in der Längsansicht, Fig. 39 im Querschnitt. Letztere Figur zeigt als innere kreisförmige Zone den zentralen Teil des Mitochondrienkörpers, um den sich der periphere Hohlraum des letzteren, der nur von einigen Scheidewänden durchsetzt ist, herumlegt. An der äußeren Wand des Hohlraumes liegen die beiden parallelen Achsenfäden, die wegen ihrer schlängelförmigen Windung auf dem Querschnitt halblängs getroffen sind. Die äußerste Zone bildet das Cytoplasma, das den Mitochondrienkörper rings umgibt und wabenförmige Struktur besitzt.

Die Teilung des Mitochondrienkörpers in 2 Teile, die von LA VALETTE bei *Forficula* beobachtet wurde, konnte ich an den von mir untersuchten Objekten nicht feststellen. LA VALETTE behauptet ferner, daß der Mitochondrienkörper sich in einen Faden ausziehe; nach meinen Befunden geht jedoch der Achsenfaden stets vom Endknöpfchen aus, ohne anfangs mit dem Mitochondrienkörper in Verbindung zu stehen.

Der Mitochondrienkörper entfernt sich nun immer mehr vom Kern, bleibt jedoch mit letzterem noch durch einen schmalen Stiel in Verbindung, er sondert sich also in einen vorderen schmalen, einen mittleren spindelförmigen und in einen hinteren schmalen Abschnitt; alle Abschnitte besitzen im wesentlichen dieselbe Struktur. Die zentrale Zone des Mitochondrienkörpers nimmt eine deutlich alveoläre Struktur an, sie besteht aus mehreren kugeligen Bläschen, die mit einem zentralen Hohlraum in Verbindung stehen; derselbe ist in der Längsachse des Mitochondrienkörpers gelegen.

Verfolgt man weiterhin die Beziehungen des Achsenfadens zum Mitochondrienkörper, so ergibt sich folgendes: Im vorderen und mittleren Abschnitt des Mitochondrienkörpers steht die äußere Lamelle des peripheren Hohlraumes mit dem zentralen Teil des Mitochondrienkörpers durch 2 einander gegenüberliegende Längsscheidewände in Verbindung; der Achsenfaden verläuft an der Innenseite der Lamelle, dort, wo sich die eine der Längsscheidewände an die Lamelle ansetzt (Fig. 42 a). Verfolgt man den

Mitochondrienkörper in seinem weiteren Verlauf nach dem Ende zu, so sieht man, daß die genannten Längsscheidewände ganz schwinden und der Achsenfaden dem zentralen Teil des Mitochondrienkörpers, der jetzt seine alveoläre Struktur verloren hat, dicht anliegt. Im Endabschnitt des Mitochondrienkörpers hat sich sein zentraler Teil ganz verschmälert, er umgibt den Achsenfaden als schmale Zone und durchsetzt den Hohlraum als dünne Scheidewand (Fig. 42 c). In einem weiteren Stadium der Spermatogenese ist der mittlere spindelförmige Teil des Mitochondrienkörpers bis auf einen kleinen Rest unsichtbar geworden, bis schließlich nur noch die äußere Lamelle sichtbar ist. Fig. 44 zeigt diese Lamelle, die durch eine quer verlaufende Einschnürung in 2 hintereinander gelegene Spindeln geteilt ist.

Die Umbildung der Spermatide kommt schließlich an einen Punkt, wo von dem Mitochondrienkörper nichts mehr nachzuweisen ist; man sieht im Zentrum der unausgebildeten Spermatozoengeißel den Achsenfaden, umhüllt vom Protoplasma. Wie jedoch aus obigen Darlegungen hervorgeht, ist der Achsenfaden auch noch vom Mitochondrienkörper umhüllt, und zwar beteiligen sich sowohl der zentrale Teil als auch die äußere Lamelle des Mitochondrienkörpers an seiner Umhüllung.

Die chromatische Substanz des Kerns hat sich, wenn der Mitochondrienkörper geschwunden ist, ganz in kleine Körnchen aufgelöst und erfüllt gleichmäßig den Innenraum des Kerns. Die beiden Endknöpfchen sind miteinander verschmolzen, ebenso ihre beiden Achsenfäden.

In der Spermatide finden sich jetzt bereits sämtliche Bestandteile des ausgebildeten Spermatozoons. Das Protoplasma ist am vorderen Ende des Spermatischenkerns bis auf einen kleinen Rest geschwunden, aus diesem Plasmarest entwickelt sich das Spitzenstück des Spermatozoons. Die Beteiligung irgend eines anderen Zellbestandteiles am Aufbau des Spitzenstückes, insbesondere des Idiozoms, aus dem bei vielen Tieren das Spitzenstück hervorgeht, ist von mir nicht beobachtet worden.

Der Kern der Spermatide entspricht dem Kopfe des Spermatozoons, wie weiterhin dargelegt werden soll.

Das aus der Verschmelzung der beiden Endknöpfchen (Centrosomen) hervorgegangene Knöpfchen ist zwar im ausgebildeten Spermatozoon nicht mehr nachzuweisen, entspricht aber, wie aus seiner Entwicklung hervorgeht, dem Mittelstück, welches an den Spermatozoen der Vertebraten nachzuweisen ist.

Der Achsenfaden mit seiner aus dem Mitochondrienkörper und dem Cytoplasma bestehenden Umhüllung entspricht dem Geißelteil des Spermatozoons; der von jeder Umhüllung freie Endabschnitt des Achsenfadens entspricht dem Endstück der Geißel.

Der geschilderte Entwicklungsgang bezieht sich auf Spermatischen, deren Kerne von normaler Größe sind. Eine Abweichung zeigen die bereits erwähnten Riesenspermatischen.

In diesen Riesenspermatischen, deren Kerne durch Verschmelzung zweier Kerne entstanden sind, bemerkt man dementsprechend auch 4 Endknöpfchen am hinteren Ende des Kerns, und von jedem Endknöpfchen einen Achsenfaden ausgehend. Je 2 von den Achsenfäden laufen eine Zeitlang parallel nebeneinander, um sich dann, ebenso wie es bei den normalen Spermatischen der Fall war, zu vereinen. Die beiden durch Verschmelzung je zweier Fäden entstandenen Achsenfäden laufen dann ebenfalls parallel nebeneinander, bis schließlich eine Vereinigung auch dieser Fäden erfolgt. Fig. 45 zeigt eine Spermatische mit 4 Achsenfäden in der Seitenansicht, Fig. 46 a, b zeigen Querschnitte durch den Geißelteil. In Fig. 46 a stehen je 2 Achsenfäden kurz vor ihrer Vereinigung; in Fig. 46 b sind alle Fäden bereits vereinigt, der zentrale Teil des Mitochondrienkörpers ist bis auf einen kleinen, dem Achsenfaden dicht anliegenden Rest ganz geschwunden. Es zeigt jetzt die Riesenspermatische auf ihrem Querschnitt den Bau der normalen Spermatische.

Es kommt auch vor, daß die beiden Kerne einer Riesenspermatische während der Reifungsteilungen nicht miteinander verschmelzen und sich auch noch in den Spermatischen nebeneinander erhalten. Eine derartige Spermatische zeigt Fig. 49. Außerdem ist an dieser Figur beachtenswert, daß ebenso wie in der vorhergehenden Figur je 2 Endknöpfchen mit ihren dazu gehörigen Achsenfäden verschmolzen sind.

Das Vorkommen von Spermatischen mit abnorm großen Kernen wurde bereits von LA VALETTE bei Forficula beobachtet, ohne daß jedoch dieser Autor auf dieselben näher eingegangen wäre.

In einem weiteren Stadium der Spermato-genese sieht man den anfangs kugelrunden Spermatischenkern sich in die Länge strecken, wobei er die Form eines vorn zugespitzten Ovals annimmt. Das Chromatin ist im Kernraum gleichmäßig fein verteilt, nur an der Peripherie verdichtet es sich zu einer schmalen

Zone. Läßt man bei der Färbung nach HEIDENHAIN die Hämatoxylinlösung mehrere (ca. 12) Stunden einwirken und differenziert längere Zeit, so ist der Kern mit Ausnahme der peripheren Zone, in der die Verdichtung des Chromatins stattgefunden hat, nahezu ungefärbt. Am stärksten ist das Endknöpfchen gefärbt, das durch seine intensiv schwarze Färbung unter den Bestandteilen der Spermatide am deutlichsten hervortritt.

Der Kern streckt sich immer mehr in die Länge, seine Gestalt wird lanzettlich, auf dem Durchschnitt besitzt er die Form einer gedrungenen Spindel (Fig. 52 b). Das Endknöpfchen hat an Größe zugenommen. Mit der weiteren Längsstreckung des Kernes setzt auch eine stärkere Verdichtung des Chromatins ein, und zwar findet dieselbe jetzt nicht nur an der Peripherie des Kernes, sondern vor allem an seinem hinteren Ende statt; an einzelnen Kernen bemerkt man auch in ihrem vorderen Teil Verdichtung der chromatischen Substanz. Im Verlaufe der Chromatinverdichtung am hinteren Ende des Kernes ist eine Verschmelzung von Endknöpfchen und Kern eingetreten, so daß ersteres in seinen Umrissen un deutlich wird und zuletzt nicht mehr nachzuweisen ist.

Am vorderen Ende der Spermatide findet sich ein geringer Cytoplasmarest, derselbe besitzt die Form einer Spitze und sitzt der Kernspitze vorne auf. Das übrige Cytoplasma findet sich in der Umgebung des Achsenfadens und umgibt denselben als schmale Hülle. Eine Plasmaverbindung zwischen dem Spitzenstück und der plasmatischen Umhüllung des Achsenfadens war nicht nachzuweisen, es muß jedoch dahingestellt bleiben, ob der Kern nicht doch von einer zarten Plasmahülle umgeben ist.

Infolge weiterer Chromatinverdichtung nimmt der Kern schließlich die in Fig. 57 dargestellte Form an; seine Gesamtlänge beträgt jetzt  $35 \mu$ . Der Kern der Spermatide läßt sich jetzt in 3 Abschnitte einteilen: einen vorderen Abschnitt, der infolge totaler Chromatinverdichtung die Form einer langen gedrungenen Spitze angenommen hat; sodann in einen mittleren Abschnitt, in dem das Chromatin nur an zwei Seiten verdichtet ist, während in der Mitte keine Verdichtung erfolgt ist. Fig. 57 b stellt einen Querschnitt durch diesen Teil der Spermatide dar. Das Chromatin des Endabschnittes ist vollkommen verdichtet und mit dem Endknöpfchen in den meisten Fällen zu einem einheitlichen Ganzen verschmolzen. Nur an einigen Spermatiden läßt sich noch das Endknöpfchen nachweisen, wenn auch nicht mehr so scharf vom Kern abgesetzt wie in früheren Stadien.

Das cytoplasmatische Spitzenstück der Spermatide besitzt jetzt die Form eines langen schmalen Fadens, seine Länge betrug z. B. in einer Spermatide  $5 \mu$ . Infolge seines zarten Baues war jedoch das Spitzenstück nicht an allen Spermatiden nachzuweisen. — Die Bedeutung des Spitzenstückes ist aus Fig. 58 ersichtlich. In derselben liegen die Spermatiden der Cyste mit ihrem vorderen Ende in nächster Nähe des Kernes ihrer Nährzelle und stehen mit dem Cytoplasma derselben durch das Spitzenstück in Verbindung. Das Zustandekommen dieser eigenartigen Verbindung ist nach der Ansicht vieler Autoren, wie GILSON, v. EBNER, v. LENHOSSÉK, PETER und GROBBEN auf das Nahrungsbedürfnis der sich entwickelnden Spermatide zurückzuführen. Nach PETER soll der Spermatidenkern durch die starke Verdichtung des Chromatins seine Assimilationsfähigkeit einbüßen. Im Einklange mit dieser Hypothese steht es, daß die Verbindung der Nährzelle mit den Spermatiden, wie ich an sämtlichen Samenkörperbündeln feststellen konnte, erst dann eine vollkommene geworden ist, sobald die Chromatinverdichtung an allen Teilen des Spermatidenkerns eingetreten ist. Das Eindringen des Spitzenstückes der Spermatide in die Nährzelle ist wohl als chemotaktische Bewegung aufzufassen.

Die auf diese Weise entstandenen Spermatozoenbündel sind bei verschiedenen Insekten beobachtet worden. Ein derartiges Spermatozoenbündel zeigt Fig. 59. An den Spermatozoen ist nur der intensiv gefärbte, gerade gestreckte Kopfteil und der weniger intensiv gefärbte, leicht geschlängelte Geißelteil zu unterscheiden; der Achsenfaden ist jetzt nicht mehr nachzuweisen, ebensowenig das Endknöpfchen.

Die Spermatozoenbündel zeigen an ihrem vorderen Ende einen kompakten Klumpen; dieser besteht seinerseits aus einem vorderen intensiv gefärbten Teil, welcher sich offenbar aus den vorderen Enden der Spermatozoenköpfe und dem sie verbindenden Chromatin der Nährzelle zusammensetzt und ferner aus einem hinteren schwächer gefärbten Teil. Der letztere läßt die parallel verlaufenden Spermatozoenköpfe hindurchschimmern und enthält vermutlich die achromatischen Bestandteile des Nährzellenkernes.

Um eine deutlichere Unterscheidung zwischen Kopf- und Geißelteil des Spermatozoons herbeizuführen, bedient man sich mit Vorteil der mikrochemischen Chromatinreaktion. So färbt z. B. ein aus gleichen Teilen Methylenblau und Säurefuchsin bestehendes Farbstoffgemisch den basophilen Kopf des Spermatozoons blau, den acidophilen Geißelteil rot. Die Färbemethode nach CAJAL ver-

leht dem Geißelteil ebenfalls rote, dem Kopf gelbe Farbe. In der des öfteren erwähnten Methode Safranin-Gram wird der Kopf leuchtend rot, die Geißel schwach blau gefärbt.

Auch LA VALETTE, der seine Untersuchungen nur an lebendfrischen Objekten vornahm, beschreibt in seiner Spermatogenese von *Forficula* die Spermatozoenbündel. Am Kopfende der Bündel bemerkte LA VALETTE ein glänzendes Klümpchen, welches offenbar dem Rest der Nährzelle entspricht; an den einzelnen Spermatozoen unterscheidet dieser Autor einen starren, stäbchenförmigen Kopf und einen lebhaft undulierenden Faden.

Nachdem die Spermatozoen vollkommene Reife erlangt haben, lockert sich ihre Verbindung mit der Nährzelle, und man findet alsdann die einzelnen Samenfäden frei im Raume des Samenleiters.

---

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Jena ausgeführt.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor H. E. ZIEGLER, für die Anregung zur Bearbeitung des vorliegenden Themas, sowie für das dem Fortgange der Arbeit dargebrachte Interesse meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

---

### Erklärung der Abbildungen.

Betreffs der Vergrößerung siehe die Bemerkung p. 145.

*Sp* Spermatogonie.  
*Ms* Mitosoma.  
*Mch* Mitochondrien.

*Id* Idiozom.  
*a.Chr* accessorisches Chromosom.  
*Cy* Cystenzelle.

#### Tafel XI.

Fig. 1. Spermatogonie von dem Protoplasma einer Cystenzelle umgeben. (Aelteste Spermatocyste.)

Fig. 2. Spermatocyste mit mehreren rosettenförmig angeordneten Spermatogonien.

Fig. 3. Spermatogonie im Stadium der Aequatorialplatte von der Aequatorialseite aus gesehen.

Fig. 4. Spermatogonie im Stadium der Aequatorialplatte von der Polseite aus gesehen.

Fig. 5. Spermatogonie, in der die Tochterchromosomen auseinander zu weichen beginnen.

Fig. 6. Spermatogonie in der Anaphase.

Fig. 7 und 8. Zwei degenerierte Spermatogonien.

Fig. 9. Kern der Cystenhülle in amitotischer Teilung (vergl. p. 146).

Fig. 10. Spermatogonie im Uebergangsstadium zur Spermatocyte.

Fig. 11. Junge Spermatocyte 1. Ordnung, in der sich die Chromosomen soeben aufgelöst haben.

Fig. 12. Spermatocyt 1. Ordnung. Das Chromatin besitzt die Form eines Fadens; die Mitochondrien erscheinen als feines, intensiv gefärbtes Netzwerk.

Fig. 13. Spermatocyt 1. Ordnung im Knäuelstadium.

Fig. 14. Isolierte Spermatocyte 1. Ordnung mit 2 Kernen. Infolge starker Fixierung erscheinen die Mitochondrien intensiv schwarz, das Chromatin nur schwach gefärbt.

#### Tafel XII.

Fig. 15. Spermatocyt mit beginnender Längsspaltung des Chromatinfadens.

Fig. 16. Spermatocyt mit beginnender Segmentierung des Chromatinfadens.

Fig. 17 und 18. Spermatocyt mit Umwandlung der Chromatinsegmente zu semmförmigen Vierergruppen (vgl. p. 152).

Fig. 19. Spermatocyt vor Beginn der 1. Reifungsteilung.

Fig. 20. 1. Reifungsteilung, von der Äquatorialebene der Spindel her gesehen.

Fig. 21. 1. Reifungsteilung, von der Polseite der Spindel her gesehen.

Fig. 22 und 23. Spermatocyt im Äquatorialplattenstadium der 1. Reifungsteilung. Die Mitochondrien sind intensiv gefärbt.

Fig. 24. Spermatocyt in der Anaphase.

Fig. 25. Spermatocyt mit einem accessorischen Chromosom in der Anaphase. Mitochondrien schwach gefärbt.

Fig. 26. Ruhende Spermatocyte 2. Ordnung.

Fig. 27. Ruhende Spermatocyte 2. Ordnung, der Mitochondrienkörper hat Spindelform angenommen.

Fig. 28. Spermatocyt vor Beginn der 2. Reifungsteilung. Die Kernmembran ist geschwunden; die Mitochondrienspindel umgibt die zum Klumpen zusammengeballten Chromosomen.

Fig. 29, 30. Äquatorialplattenstadium der 2. Reifungsteilung.

### Tafel XIII.

Fig. 31. Diasterstadium der 2. Reifungsteilung von einer Spermatocyte mit 2 accessorischen Chromosomen.

Fig. 32, 33. Diasterstadium der 2. Reifungsteilung von einer Spermatocyte mit 2 Kernen.

Fig. 34, 35. Jugendliche Spermatisden.

Fig. 36, 37. Spermatisden mit beginnender Bildung des Achsenfadens.

Fig. 38. Spermatisde mit langgestrecktem Mitochondrienkörper.

Fig. 39. Querschnitt durch eine Spermatisde in der Gegend der spindelförmigen Erweiterung des Mitochondrienkörpers.

Fig. 40. Spermatisde mit bläschenförmigem Mitochondrienkörper.

Fig. 41. Spermatisde mit 2 Endknöpfchen und 2 Achsenfäden.

Fig. 42. Querschnitte durch 3 aufeinanderfolgende Abschnitte derselben Spermatisde.

Fig. 43, 44. Spermatisden mit schwindendem Mitochondrienkörper. In Fig. 44 ist nur noch die äußere Lamelle desselben sichtbar.

Fig. 45. Riesenspermatisde mit 4 Endknöpfchen und 4 Achsenfäden in Längsansicht.

Fig. 46. Querschnitt durch dieselbe Spermatisde; a in einem vorderen, b im hinteren Abschnitt des Mitochondrienkörpers.

Fig. 47. Spermatisde. Die Endknöpfchen sind miteinander verschmolzen.

Fig. 48. Riesenspermatisde, in der je 2 von den Endknöpfchen miteinander verschmolzen sind.

Fig. 49. Riesenspermatisde, in der sich beide Kerne nebeneinander erhalten haben.

Fig. 50. Spermatisde mit seitlich ansitzendem Endknöpfchen.

Tafel XIV.

Fig. 51—56. Längsstreckung der Spermatidenköpfe mit zunehmender Chromatinverdichtung. Fig. 55 b Querschnitt durch einen Spermatidenkopf.

Fig. 57. Isolierte Spermatide, b Querschnitt durch den Kopfteil, c durch den Geißelteil derselben.

Fig. 58. Spermatiden in Verbindung mit der Cystenzelle.

Fig. 59. Spermatozoenbündel.

Fig. 60. Allmähliche Umwandlung eines Fadensegmentes zur Semmelform (vergl. p. 151—154).

Fig. 61. Umwandlung des „Chromatinnucleolus“ zur semmelförmigen Vierergruppe.

Fig. 62. Schematische Darstellung des Zustandekommens der ring- und winkelförmigen Vierergruppen. A. Nach den Anschauungen SINÉTYS. B. Nach den Anschauungen des Verfassers (vergl. p. 154).

# Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere.

## II. Ueber Wulstbildungen am Introitus vaginae der Ursiden.

Von

Dr. med. et phil. **Ulrich Gerhardt**,  
Privatdozenten und Assistenten am Institut.

Mit 5 Figuren im Text.

---

Bei Untersuchungen über Vorkommen und Bau des Hymens bei Säugetieren traf ich bei einigen Ursiden auf eine eigenartige Bildung an der Vestibulovaginalgrenze. In der Literatur finde ich über diesen Gegenstand nur bei CUVIER (Leçons d'anatomie comparée, herausgegeben von DUVERNOY, deutsche Uebersetzung von MECKEL, Bd. IV, p. 523) eine kurze Angabe.

„Beim Weibchen des braunen Bären haben wir die Oeffnung der äußeren Scham in die Scheide durch einen dicken Vorsprung der inneren Haut, der eine Art Lefzen bildete, in eine einfache Querspalte verwandelt gefunden. Durch diesen Bau wird eine ebenso vollkommene Scheidewand zwischen der Höhle der Scheide und der äußeren Scham als zwischen der Scheide und Gebärmutter in anderen Tieren gebildet. Beim Koati ist dieser Vorsprung etwas schmaler.“

Die eigenartige Beschaffenheit des Introitus vaginae bei Ursiden regt die Frage an, ob es sich hier um eine dem Hymen vergleichbare Bildung handle, wie CUVIER sie anzunehmen geneigt ist. Um diese Frage zu beantworten, ist es nötig, Vergleichen zwischen den betreffenden Organen verschiedener Ursiden und mit dem anderer Carnivoren anzustellen.

Mir lagen als Untersuchungsobjekte vor Urogenitalsysteme je in einem Exemplar von:

Ursus malayanus,	Procyon cancrivorus,
Ursus labiatus,	Nasua socialis,
Ursus isabellinus juv.,	

sämtliche aus der Sammlung des hiesigen Zoologischen Instituts.

Es ist zuerst notwendig, das Verhalten der einzelnen Formen zu beschreiben. Bei *Ursus malayanus* und *U. labiatus* finden wir in sehr ausgesprochener Weise die von CUVIER beschriebene Bildung wieder. Wenn man das Vestibulum vaginae von der Vulva aus nach oben verfolgt, so kommt man in einen Raum, der außerordentlich dem Scheidengewölbe höherer Primaten ähnelt. Wie der Muttermund dort in die Scheide, so

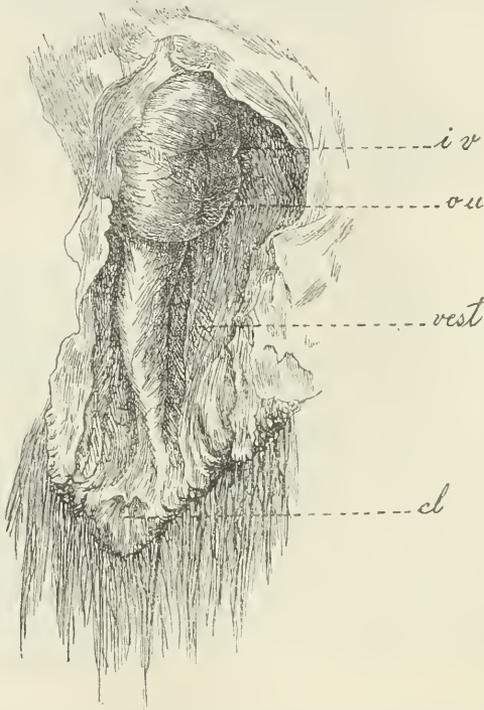


Fig. 1. Geöffnetes Vestibulum vaginae von *Ursus malayanus*. Nat. Gr. *iv* Introitus vaginae, *ou* Os uteri, *vest* Vestibulum vaginae, *cl* Clitoris.

ragt hier in den Vorhof ein derber, massiver Zapfen herab. Die Ähnlichkeit dieses Zapfens mit der Portio vaginalis höherer Säuger ist auch bereits CUVIER aufgefallen, wie aus dem oben angeführten Zitat hervorgeht. Dagegen vermisste ich darin eine sehr wesentliche Angabe, auf die besonderes Gewicht zu legen ist. CUVIER spricht davon, daß der Introitus vaginae durch die dicke Wulstung der Schleimhaut zu einem engen Querspalt geworden ist. Es zeigt sich aber unterhalb dieses queren Spaltes noch ein deutlicher Längsspalt, der

gleichfalls in die muttermundartige Bildung miteingeschlossen ist, und der sich als *Orificium urethrae* zu erkennen gibt.

Bei den beiden angeführten Species von *Ursus* ist das Verhalten dieser beiden Spalten zu ihrer Umgebung nicht ganz gleich. Bei *Ursus malayanus* zeigt sich das Vestibulum vaginae bei der Eröffnung als ein ziemlich weites Gewölbe, in das von oben her, scharf abgesetzt, der Zapfen hineinragt, der die Harnröhrenmündung und den Introitus vaginae trägt. Unterhalb dieses

Zapfens, von ihm scharf getrennt, zieht ein nicht sehr bedeutender Längswulst an der vorderen (ventralen) Wand des Vestibulum hinab, bis in die Nähe der Clitoris (Fig. 1).

Der vorspringende Zapfen mit den beiden Oeffnungen ist abgeplattet, auf der dorsalen Seite kürzer als auf der ventralen, so daß das Orificium urethrae etwas hinter dem Introitus vaginae liegt. Die Vaginalöffnung ist ein außerordentlich enger, 1 cm langer Spalt, der von rechts nach links zieht. Die Urethralöffnung ist bei dieser Species ganz auffallend klein, nur  $\frac{1}{2}$  cm lang, von konvergierenden Falten umgeben, genau sagittal gestellt.

Bei *Ursus labiatus* ist der muttermundartige Zapfen weniger scharf umschrieben, er läßt vielmehr einen Uebergang in den distal davon gelegenen Längswulst unterhalb der Urethralöffnung erkennen, der bei *U. malayanus* deutlich von dem Zapfen getrennt ist. Fig. 2 zeigt die Gebilde

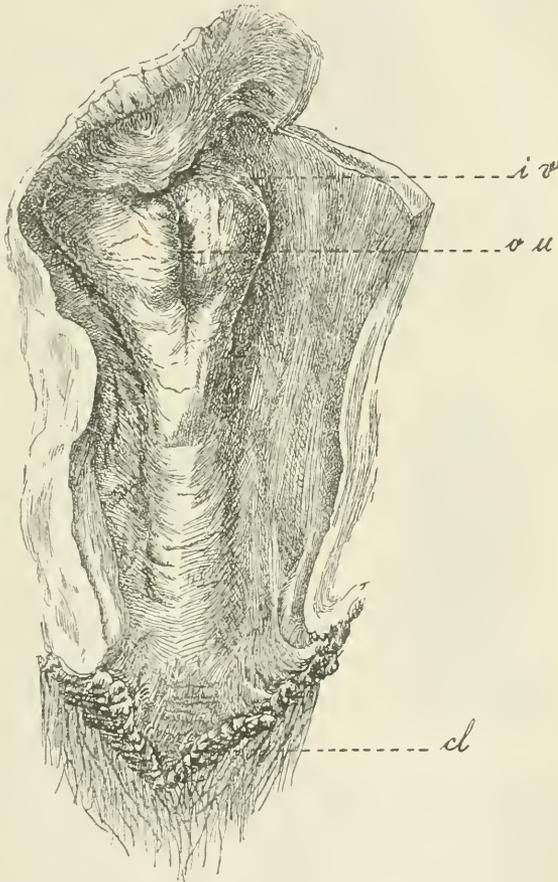


Fig. 2. Geöffneter Scheidenvorhof von *Ursus labiatus*. Nat. Gr. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 1.

an der ventralen Wand des Scheidenvorhofes und läßt deutlich erkennen, daß hier kein deutliches ventrales Gewölbe des Vorhofes ausgebildet ist. Vielmehr sind zwar um den Introitus vaginae und die Urethralöffnung herum auch hier starke Wulstbildungen vorhanden,

aber der Zapfen, der bei *U. malayanus* so scharf abgesetzt ist, ist hier als eine Bildung erkennbar, die in erster Linie in der Umgebung der Urethra ausgeprägt ist. Der Introitus vaginae ist ein querer, 3 cm langer Spalt, dessen dorsale Lippe etwas vorspringt. Die Lippen des Spaltes sind weniger rigid als bei *U. malayanus*. Die hintere Lippe ist nach beiden Seiten hin verdickt, und diese Verdickungen springen in das Lumen des Vorhofes vor. Die Urethralöffnung liegt dicht hinter dem Introitus vaginae, ist ein reichlich 1 cm langer medianer Längsspalt und auch hier von konvergierenden kleinen Falten umstellt. Zu beiden Seiten der Urethralmündung ist die Wulstung der ventralen Wand besonders stark. Nach hinten zu geht der Urethralwulst ganz allmählich in einen bis zur Clitoris reichenden, dem von *U. malayanus* vollständig entsprechenden Längswulst über, der nach beiden Seiten hin scharf abgegrenzt ist.

Bei einem jungen Exemplar von *Ursus isabellinus* liegen die Dinge insofern anders als bei den beiden bisher beschriebenen

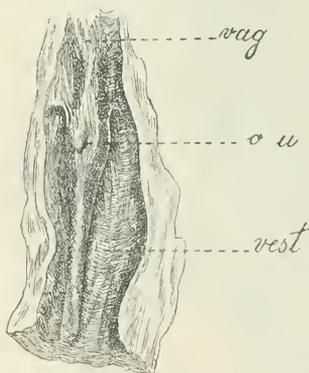


Fig. 3. Vagina und Vestibulum vaginae eines jungen Exemplares von *Ursus isabellinus*, dorsal geöffnet. Nat. Gr. *vag* Vagina, übrige Bezeichnungen wie in den vorigen Figuren.

Arten, als der Introitus vaginae nicht miteinbezogen ist in die Aufwulstung der ventralen Vorhofswand, die sich vielmehr lediglich auf die unmittelbare Umgebung der Urethralmündung beschränkt (s. Fig. 3). Der Eingang in die Vagina ist zwar auch hier nur eng, aber er ist nicht von muttermundartigen Lippen begrenzt und ist im wesentlichen so beschaffen, wie wir es bei anderen Carnivoren zu sehen gewohnt sind. Wird die dorsale Wand des Scheidenvorhofes durchschnitten, so gelangt man, ohne ein Hindernis überwinden zu müssen, in den Hohlraum der Vagina hinein, deren Wände ungewulstet sind. Es zeigt sich aber, daß die Urethralmündung ebenso wie bei *Ursus labiatus* in einer starken Längswulstung der ventralen Wand des Vestibulum gelegen ist, wo sie als sagittaler Medianspalt bemerklich ist.

Fast den gleichen Befund wie bei diesem jungen *Ursus isabellinus* treffen wir bei *Nasua socialis* und *Procyon cancri-*

vorus an, wie die Abbildung der geöffneten Vagina samt Vestibulum von *Nasua* zeigt (Fig. 4). Wir haben hier ebenfalls eine Vagina, deren Eingang keine Verdickungen aufweist und völlig dem anderer Carnivoren ähnelt, ferner finden wir den gleichen Längswulst, der die Oeffnung der Urethra umgibt, der aber hier in seinem distalen Teil, zwischen Orificium urethrae und Clitoris, weniger stark entwickelt ist als bei *Ursus isabellinus*. Bei *Procyon* finde ich den Urethralpalt länger, den Wulst flacher als bei *Nasua*.

Bei anderen Carnivoren, außer bei *Hyaena*, habe ich vergeblich nach Bildungen gesucht, die denen an der Urethralmündung der Ursiden und *Procyoniden* auch nur einigermaßen vergleichbar wären. Ich habe daraufhin *Felis leo*, *F. catus*, *Paradoxurus hermaphroditus*, *Canis familiaris* und *C. azarae* untersucht. Die Urethralmündung ist überall ein Längsspalt, der von keiner nennenswerten Wulstung umgeben ist.

Für *Hyaena* finde ich bei CUVIER (l. c. p. 523) die Angabe: „Bei der Hyäne bildete ein (sc. dem der Bären) ähnlicher, gleichfalls breiter und dicker Vorsprung zwei übereinander liegende Vertiefungen, die gegen die Scham hin gewölbt waren und eine schnabelförmige Gestalt hatten. Zwischen beiden führte eine enge Querspalte in die Scheide.“

Es mußte mir natürlich daran liegen, festzustellen, ob diese Wulstung der bei den Ursiden vorhandenen entspricht. Ein Urogenitalsystem von *Hyaena crocuta* aus der Sammlung des hiesigen Zoologischen Instituts stand mir zur Verfügung, und es zeigte sich, daß doch recht beträchtliche Unterschiede zwischen *Hyaena* und Ursiden bestehen, die es sehr fraglich erscheinen lassen, ob es sich in beiden Fällen um homologe Bildungen handelt. Die Urethralmündung selbst ist nämlich bei *Hyaena* nicht von einem Wulst umgeben, auch zieht kein solcher nach hinten zur Clitoris hin, sondern die Partie zwischen dem Orificium urethrae und Introitus vaginae ist stark aufgetrieben und bildet eine Art Querwulst. Dorsal vom Introitus vaginae

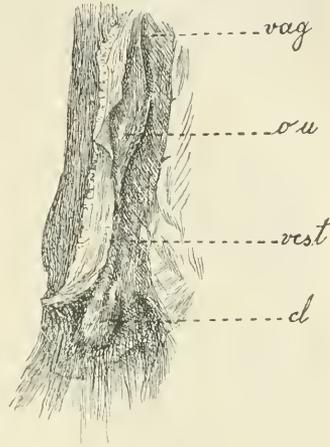


Fig. 4. Scheide und Vorhof von *Nasua socialis*, geöffnet. Nat. Gr. Bezeichnungen wie bisher.

kann ich keine lippenartige Bildung oder irgend eine Wulstung erkennen.

Das verschiedene Verhalten der beiden Öffnungen und der Wulstbildungen erläutert vielleicht am besten eine Vergleichung von Sagittalschnitten der Einmündung von Scheide und Harnröhre in den Sinus urogenitalis bei Ursiden und Hyaena, wie sie Fig. 5 schematisch darstellt.

Fig. 5a und b zeigen Längsschnitte durch die Scheidenvorhofsgrenze von *Ursus malayanus* und *U. labiatus*. Die bereits geschilderte Einmündung der Vagina und Urethra von *Ursus malayanus* in einen scharf abgesetzten Zapfen, bei *U. labiatus* in einen starken, proximal zapfenartig aufgetriebenen, beide Öffnungen umschließenden Längswulst läßt sich hier deutlich erkennen.

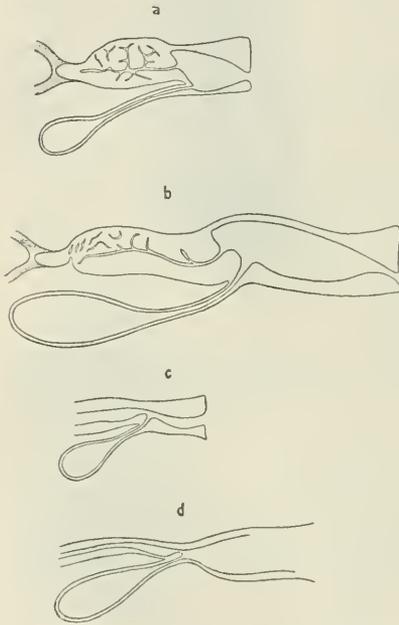


Fig. 5. Sagittalschnitte durch Vagina, Vestibulum und Urethra von a *Ursus malayanus*, b *U. labiatus*, c *Procyon* und *Nasua*, d *Hyaena*.

Besonders bemerkenswert ist bei beiden Species das Verhalten der Wand der Vagina, die außerordentlich verdickt ist, während das Scheidolumen in mannigfachen Divertikeln sich in diese verdickte Wand kryptenartig hinein erstreckt. Die Vagina teilt sich an ihrem proximalen Ende bereits in zwei Ausläufer, die sich in den Hohlraum der beiden Uterushörner hinein erstrecken.

Auffallend ist bei *Ursus labiatus* noch der Umstand, daß sich im Grunde des zwischen der Urethra und Clitoris gelegenen Wulstes kavernöses Gewebe findet, das mit dem der Clitoris in Zusammenhang zu stehen scheint.

Fig. 5c gibt schematisch das Verhalten bei *Ursus isabellinus* juv., *Procyon cancrivorus* und *Nasua socialis* wieder. Hier haben wir als einzig Auffallendes den vor und hinter der Urethralmündung gelegenen ventralen Wulst des Vestibulum vaginae. Bei *Hyaena crocuta* dagegen (Fig. 5d)

st zwischen dem Blasenhalss und der Scheide eine nach hinten zu verdickte Anschwellung bemerkbar, während hinter dem Orificium urethrae keine Wulstung zu finden ist.

Aus diesen Befunden glaube ich schließen zu dürfen, daß der bei den Procyoniden, älteren Verwandten der Ursiden, vorkommende und bei einem jungen Exemplar eines echten Ursiden (*U. isabellinus*) gleichfalls allein vorhandene Urethralwulst das Ursprüngliche und der Ausgangspunkt für die weit komplizierteren Bildungen ist, die wir bei *U. malayanus*, *labiatus* und nach CUVIER auch bei *Ursus arctos* antreffen. Da *Ursus isabellinus* nur eine Unterart des braunen Bären ist, so können wir als höchst wahrscheinlich annehmen, daß auch bei dieser „Species“ beim erwachsenen Weibchen die eigenartige Einbeziehung der Vagina, ihrer Wandung und ihrer Eingangsöffnung in das verdickte periurethrale Gewebe stattfindet. Bei *Ursus malayanus* hat diese Einbeziehung des Introitus vaginae in den Urethralwulst einen besonders hohen Grad erreicht, weniger stark, aber auch sehr deutlich festzustellen ist sie bei *Ursus labiatus*.

Die von CUVIER bei *Hyaena* gesehene Wulstung am Introitus vaginae dagegen hat mit der bei den Ursiden deshalb nichts Näheres zu tun, weil sie nicht von den seitlichen Lippen des Urethralspaltes ihren Ursprung nimmt, sondern von der unmittelbar kopfwärts von der Urethra gelegenen Partie, zwischen Harnröhre und Vagina.

Wenn nun die hier aufgestellte Ansicht richtig ist, daß der Urethralwulst der Procyoniden der Ausgang für die Wulstbildung am Introitus vaginae der Ursiden ist, dann ist damit auch die Meinung ausgesprochen, daß es sich bei dieser Wulstbildung nicht um ein dem Hymen des Menschen vergleichbares Organ handelt. In einer Arbeit über das Urogenitalsystem des Gorilla (diese Zeitschr., Bd. XLI, p. 632) habe ich darzulegen versucht, daß die Bildung eines Hymens auf zwei Wegen denkbar ist: entweder durch Zusammenfluß der Begrenzungswände der Sinus mucosae vestibuli, oder durch besondere Ausbildung der untersten Ringfalte der Vagina. Der Urethralwulst der Procyoniden ist dagegen ein ausgesprochen longitudinal verlaufendes Gebilde, und auch bei *Ursus labiatus* findet sich dieser Charakter noch sehr ausgeprägt. Wenn also auch ein Längswulst an der Urethralmündung einem Hymen nicht wohl homolog sein kann, so ist es doch immerhin von Interesse, einen dritten Weg der Trennung von Vagina und Vestibulum kennen zu lernen.

Aus der eigenartigen Gestaltung der Vagina und des Vestibulum der Bären ergeben sich einige beachtenswerte physiologische Konsequenzen. Bei den Procyoniden kann, wie bei anderen Säugetieren, die Vagina und das Vestibulum zusammen als Kopulations-schlauch benutzt werden. Bei den erwachsenen Ursiden dagegen ist dies nicht möglich, es müßte denn sein, daß während der Brunstzeiten eine Ausweitung des engen Scheidenlumens und vor allem des Introitus vaginae stattfände. Theoretisch möglich ist eine derartige Erweiterung sehr wohl, weil sie auch eine notwendige Bedingung jedes Geburtsaktes ist. Indessen ist es auch durchaus denkbar, daß bei der Kopulation lediglich das Vestibulum zur Aufnahme des Penis dient. Es ist ja von anderen Säugetieren (Elephas) bekannt, daß hier nur das außerordentlich lange Vestibulum als Begattungskanal dient, während die eigentliche Vagina nur bei der Ausstoßung des Foetus in Funktion tritt. Es scheint mir in der Tat sehr wohl möglich, daß der Penis des Bären von dem in der Brunst wohl besonders dehnbaren Vestibulum in seiner ganzen Länge aufgenommen werden kann. Dabei dürfte wohl der Längswulst an der ventralen Vorhofswand, wenigstens bei *Ursus labiatus*, anschwellen (ich schließe das aus seinem kavernösen Bau) und als aktives und passives Reizorgan dienen.

Die Länge des Scheidenvorhofes ist wahrscheinlich als die Vorbedingung der eigentümlichen Verdickung der Scheidenwand anzusehen. Diejenigen Teile des Genitalschlauches, die während der Begattung nicht gebraucht werden, also Corpus und, wo vorhanden, Cornua uteri, finden wir bei anderen Säugetieren in der Ruhe mit eng zusammenliegenden, dicken Wänden. Ganz ähnlich, uterusartig, ist die Vaginalwand bei den Bären gebildet. Der Ausgangsort für die Wulstbildungen ist der Urethralwulst, der schließlich auch die Scheidenmündung umgreift, zu einer Verfestigung der Vaginalwand führt und so an der Grenze von Vagina und Vestibulum Bildungen entstehen läßt, wie wir sie sonst nur an der Uterovaginalgrenze anzutreffen gewohnt sind, Bildungen, die mit einem echten Hymen nichts zu tun haben.

Ich bemerke zum Schluß noch, daß ich die diesen Studien zu Grunde liegenden Präparate auf der 16. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Marburg demonstriert habe.

Breslau, 31. August 1906.

---

# Das Muskelsystem des Gorilla.

Von

Dr. med. Alfred Sommer,

Prosektor am Anatomischen Institut der Universität Würzburg.

Hierzu Tafel XV—XVIII.

---

## Einleitung.

Seitdem PH. S. SAVAGE, JEFFRIES WYMAN und R. OWEN in der Mitte des vorigen Jahrhunderts die ersten genaueren Beschreibungen über die äußeren Merkmale und die Osteologie des Gorilla geliefert, sind mehrere Arbeiten und sogar eine umfangreiche Monographie über das Muskelsystem dieses Anthropoiden veröffentlicht worden. Da kann man sich die Frage vorlegen, ob eine neue Bearbeitung dieses Themas überhaupt am Platze ist. Nur der, welcher die Myologie der Affen im allgemeinen und die der Anthropoiden im besonderen nicht kennt, wird dieselbe verneinen. Der mit derselben Vertraute muß jede Gelegenheit ergreifen, um unsere Kenntnis auf diesem Gebiete zu erweitern und zu vervollständigen. Mit Recht sagte R. HARTMANN: „Leider ist das gesamte uns bis jetzt vorliegende Material immer noch zu dürftig, um daraus für alle Fälle genügende Schlüsse ziehen zu können. Wir vermögen daher künftig noch nicht zu entscheiden, was in den vorliegenden Verhältnissen des Muskelbaues eines Anthropoiden Norm, was Variation ist.“ Ebenso bezeichnet BISCHOFF die Häufigkeit der Muskelvarietäten bei den Anthropoiden gegenüber der beim Menschen beobachteten als auffallend. Was für die Jahre 1880 (BISCHOFF) und 1883 (HARTMANN) Geltung hatte, trifft trotz der seit dieser Zeit veröffentlichten Arbeiten immer noch zu, namentlich betreffs des Gorilla. Gern ging ich daher auf die freundliche Aufforderung des Herrn Professor W. KÜKENTHAL ein, die Bearbeitung des Muskelsystems eines im Herbst des Jahres 1904 im Breslauer zoologischen Garten ge-

storbenen Gorilla zu übernehmen. Für das überlassene Material sowie für mancherlei wertvolle Literaturhinweise spreche ich auch an diesem Ort Herrn Professor KÜKENTHAL meinen ergebenen Dank aus.

Der Gorilla, dessen Muskelsystem ich zu bearbeiten übernahm, war ein erwachsenes Weibchen. Er bildete im Verlauf einer Reihe von Jahren den Stolz des Breslauer zoologischen Gartens und erregte das wachsende Interesse der zahlreichen Besucher desselben. Gleich nach dem Tode des Tieres war das Fell abgezogen und behufs Herausnahme des Gehirns die Schädelkapsel eröffnet worden. Bei diesen Manipulationen wurden die Kopf- und Gesichtsmuskeln beschädigt, so daß sie nicht weiter präpariert werden konnten. Der Kadaver war in Spiritus konserviert und gestattete, wenn auch mit einigen Schwierigkeiten, die genaue Zergliederung der Muskeln des Stammes und beider Extremitäten.

Die Maße, welche an dem ca. 3 Monate lang im Spiritus aufbewahrten Kadaver abgenommen werden konnten, waren folgende:

Körperlänge (Schädel—Ferse)	103,0(?)
Länge des Gesichts (oberer Stirnrand—Kinn)	14,7(?)
"    "    Rumpfes (Scheitel—Damm)	61,0(?) <sup>1)</sup>
Kopfhöhe (Scheitel—Unterkieferrand nach HOFFMANN)	16,3(?)
Halslänge (Hinterhaupt—Proc. spin. vert. cerv. VII nach HOFFMANN)	12,2(?)
Rumpflänge (Proc. spin. vert. cerv. VII—Damm nach HOFFMANN)	45,0
Entfernung des Nabels von der Ferse	53,0
"    "    "    "    dem oberen Rand der Symphyse	6,0
Länge des Armes (Schulterkuppe—Fingerspitze)	70,5
"    "    Humerus	27,5
"    "    Radius	25,0
"    der Ulna	26,0
"    des Handtellers	7,5
"    "    Daumens ohne Metacarpalknochen	4,7
"    "    "    mit    "	7,7
"    "    Zeigefingers	8,8
"    "    3. Fingers	10,5
"    "    4.    "	9,8
"    "    5.    "	8,0
"    "    Beines (Damm—Ferse)	45,5
"    "    Femur	26,0

1) Vor Abziehen des Felles vom Präparator des Breslauer Zoologischen Instituts gemessen mit 66,0.

Länge der Tibia	21,5
„ „ Fibula	19,5
„ des Fußes (Calcaneus—2. Zehe)	20,5
„ „ „ ( „ —3. „ )	21,5
„ der großen Zehe	5,0
„ „ 2. „	7,0
„ „ 3. „	7,5
„ „ 4. „	7,8
„ „ 5. „	6,0
Breite des Gesichts (größte Distanz der Backenwülste)	12,6 (?)
Länge der Schädelhöhle (Crista front.—Cr. occip. int.)	10,0
Breite „ „ (vor der Pyramid.-Basis)	9,0
Schulterbreite	31,0
Größter Thoraxumfang	72,0
Beckeneingang: d. conjug.	12,5
„ d. obliq.	11,4
„ d. transv.	8,1
Umfang des Oberarmes (in der Mitte)	14,5
„ am Ellbogengelenk	20,0
„ des Unterarmes (in der Mitte)	16,5
„ „ Handgelenkes	15,5
Breite des Handtellers	6,6
Umfang des Mittelfingers	5,5
„ „ Oberschenkels (in der Mitte)	22,0
„ „ Unterschenkels („ „ „ )	17,0

Die Präparation der Muskeln wurde im Verlauf der Monate Januar, Februar und März des Jahres 1905 im Anatomischen Institut der Universität Breslau vorgenommen. Hierbei erfreute ich mich der ausgezeichneten Hilfe des Herrn cand. med. ARTHUR KNICK, dem ich zu großem Dank verpflichtet bin. Die Beschreibung der Muskeln erfolgte im Verlauf der Präparation sofort, sobald die betreffenden Verhältnisse klar zu übersehen waren.

Meine Arbeit zerfällt in 3 Abschnitte; diese enthalten:

I. Die Beschreibung sämtlicher Muskeln des Stammes und der Extremitäten des von mir präparierten Gorilla. Letztere wurden stets auf beiden Seiten bloßgelegt. In diesem sowie in dem nächstfolgenden Abschnitte habe ich dieselbe Reihenfolge eingehalten, welche GEGENBAUR in seinem Lehrbuch befolgt und nach demselben auch der „anatomischen Nomenklatur“ zu Grunde gelegt worden ist. Ich habe versucht, eine möglichst genaue Beschreibung zu liefern, und mich nur dann mit einem kurzen Hinweis auf die entsprechenden Verhältnisse beim Menschen begnügt, wenn in der Tat die Anordnung des Muskels völlig die gleiche war.

II. Eine Zusammenstellung der in der Literatur niedergelegten Angaben über die Untersuchung des Muskelsystems der Anthropoiden und der niederen Affen, einen Vergleich derselben sowohl untereinander und mit den von mir beim Gorilla erhaltenen Resultaten als auch mit den normalen und anomalen Verhältnissen des Menschen, sowie Schlußfolgerungen, die sich aus denselben ergeben. Hierbei wurden die beim Menschen beobachteten Muskelvarietäten insofern berücksichtigt, als sie zu den normalen und anomalen Verhältnissen bei den Affen in Beziehung gestellt werden müssen. Meine Bemühungen, alle betreffenden Arbeiten im Original einzusehen, fanden ihre begreifliche Grenze in dem Umstande, daß einige derselben mir nicht zugänglich gemacht werden konnten. Ferner ist es auch möglich, daß einzelne Arbeiten mir überhaupt nicht bekannt wurden.

III. Eine Zusammenstellung der Ergebnisse, und zwar nur so weit, als sie nicht bereits im II. Abschnitt Erwähnung gefunden hatten. Ich hatte anfänglich die Absicht, diesem Abschnitt einen größeren Umfang zu geben. Da aber die Veröffentlichung meiner Arbeit schon jetzt eine große Verspätung erlitten hat und nicht länger aufgehalten werden darf, so werde ich später nochmals auf die hier nicht oder nur in Kürze berührten Punkte zurückkommen.

Die zur Vervielfältigung bestimmten Tafeln stammen von der geschickten Hand des Herrn Malers K. HAJEK und wurden von letzterem nach Zeichnungen ausgeführt, die Fräulein HELENE LIMPRICHT in Breslau nach meinen Präparaten angefertigt hatte.

## I.

### Rückenmuskeln.

M. trapezius (Fig. 1) ist in der kranialen Hälfte mehr als doppelt so stark entwickelt als in der kaudalen: dort besitzt er eine Dicke von 0,5 cm, hier nur eine von 0,2 cm. Ein Sehnenjoch ist im kaudalen Hals- und kranialen Brustabschnitt nicht vorhanden. Der Muskel entspringt von der Linea nuchae suprema oss. occipit., an welcher der Ursprung lateralwärts bis zum Ansatz des Sternocl.-mast. reicht, und von den Dornfortsätzen aller Halswirbel und des 1.—11. Brustwirbels. Ein Ligamentum nuchae fehlt. Sowohl der Trapezius als auch die übrigen breiten Rückenmuskeln, welche beim Menschen von demselben entspringen, nehmen

beim Gorilla ihre Ursprünge von den sehr langen Processus spinosi der Halswirbel. Betreffs der Insertion, welche an denselben Knochenteilen wie beim Menschen erfolgt, ist hervorzuheben, daß sie an der Clavicula mit dem Ansatz des Cleido-atlanticus (omocervicalis) zusammenstößt. — Innervation: N. accessorius.

M. latissimus dorsi ist außerordentlich kräftig. Er entspringt mit einer breiten aponeurotischen Sehne, welche im kaudalen Abschnitt mit dem dorsalen Blatt der Fascia lumbodorsalis verschmolzen und im kranialen Teil von dem Trapezius bedeckt ist, von den Dornfortsätzen der 5 letzten Brust- und aller Lendenwirbel sowie von der dorsalen Fläche des Kreuzbeins und der Crista oss. iliac., an welcher der Ursprung  $3\frac{1}{2}$  cm hinter der Spina ant. sup. sein laterales Ende erreicht. Von hier erstreckt sich der laterale, kurze freie Rand der Ursprungssehne zum Knorpelende der 13. Rippe. Ferner erhält der Latissimus fleischige Ursprünge von den 5 letzten Rippen (v. M. serratus anterior und obliq. abdom. ext.). Der Uebergang des aponeurotischen Teiles des Muskels in den fleischigen erfolgt in einer Linie, die sich vom Knorpelende der 13. Rippe bogenförmig mit kaudal- und medianwärts gerichteter Konvexität zur Scapula hinzieht. Der Muskelbauch streicht über die letztere, ohne von ihr accessorische Ursprungsbündel zu erhalten, hinweg und wird allmählich schmaler und dicker.  $3\frac{1}{2}$  cm vor dem Ansatz verwächst die 4 cm breite Endsehne mit der des Teres major. Die Insertion erfolgt wie beim Menschen an der Crista tuberc. min. hum. — Innervation: N. thoracodorsalis.

Der laterale kurze freie Rand der Ursprungssehne des Latissimus und der laterale Rand des Obliq. abd. ext. divergieren von dem Knorpelende der 13. Rippe kaudalwärts zur Crista iliaca. Gemeinsam mit letzterer umschreiben diese Ränder eine kleine dreieckige Spalte, die dem Trigonum lumbale entspricht. Durch dieselbe tritt der letzte N. intercostalis.

M. rhomboideus wird durch einen Ast der Art. dors. scapul. in 2 Abschnitte, die Rhomb. maj. et min., zerlegt. Er entspringt von den Dornfortsätzen des 2.—7. Halswirbels und der 3 ersten Brustwirbel und stellt eine kräftige Muskelplatte dar, welche auf ihrer ventralen Fläche starke sehnige Faserzüge aufweist. Die Insertion erfolgt an dem 14 cm langen medialen Rande der Scapula in einer Ausdehnung von  $11\frac{1}{2}$  cm vom kaudalen Winkel des Schulterblattes kranialwärts. Der kraniale Abschnitt des Ansatzes ist in einem 1 cm weit ausgedehnten Bezirk durch

die Insertion des Levator scapulae in 2 Blätter geteilt, ein ventrales dickeres und ein dorsales dünneres. — Innervation: N. dorsalis scapulae.

Die Spina scapulae läuft in den medialen Rand des Schulterblattes ungefähr in der Mitte der Insertion des M. rhomboideus aus.

M. levator scapulae entspringt mit 5 ziemlich gleichstarken Bündeln von den Querfortsätzen der 5 ersten Halswirbel und ist von dem Serratus anterior durch eine breite Spalte getrennt. Er inseriert sich am medialen Rande der Scapula in einer Ausdehnung von  $3\frac{1}{2}$  cm vom kranialen Winkel derselben kaudalwärts (v. Rhomboideus). — Innervation: N. dorsalis scapulae und Plex. cervic.

M. serratus posterior inferior fehlt auf beiden Seiten völlig.

M. serratus posterior superior ist auf beiden Seiten gut entwickelt und entspringt von den Dornfortsätzen der 5 letzten Halswirbel. Seine Ursprungssehne ist in einer Ausdehnung von 1—2 cm lateralwärts von den Dornen mit der des Rhomboideus verwachsen. Der Muskel inseriert sich an der 2.—6. Rippe lateralwärts von den Ansatzstellen des Iliocostalis. — Innervation: Nn. intercostales.

M. splenius (Fig. 3) ist bereits am Ursprunge in 2 Teile, den Splenius cervicis und den Splenius capitis gesondert: auf der rechten Seite ist die Trennung eine vollständige, auf der linken Seite sind die beiden Teile vom Ursprunge an in geringer Ausdehnung verwachsen. Der Splenius capitis bildet die stärkere Partie und bedeckt dorsalwärts den Splenius cervicis fast völlig.

a) Splenius cervicis entspringt von den Dornfortsätzen des 6. und 7. Halswirbels und inseriert sich rechts an den Querfortsätzen des Atlas und Epistropheus, links nur an dem Querfortsatz des Atlas.

b) Splenius capitis entspringt rechts von den Dornfortsätzen des 2.—5., links von denen des 2.—7. Halswirbels. Seine Insertion erfolgt an der Linea nuchae suprema und wird von dem Stern.-cl.-mast. und dem Trapez. bedeckt.

M. sacrospinalis bezieht seine Ursprünge zwar von denselben Stellen wie beim Menschen, hat aber beim Gorilla durch die Gestaltung der Lendenwirbelsäule und des Kreuzbeins, sowie durch die große Ausdehnung des Ursprungs an der Crista iliaca

— er nimmt die dorsale Hälfte derselben ein — eine andere Form erhalten: die gemeinsame Muskelmasse ist beim Gorilla breiter und kürzer und dabei schwächer als beim Menschen. Auf der 13. Rippe gibt der Sacrospinalis auf der lateralen Seite den Iliocostalis ab und teilt sich auf der 10. Rippe in den Longissimus und Spinalis: der Longissimus ist der stärkste, der Spinalis der schwächste der 3 Muskelbäuche.

a) *M. iliocostalis* läßt 2 Abschnitte erkennen:

1) *M. iliocostalis dorsi* inseriert sich mit 10 lateralen langen, sehnigen Zacken an den 10 ersten Rippen in der Gegend der Rippenwinkel und mit 9 medialen kurzen, zum größeren Teil fleischigen Zacken an der 6.—13. Rippe. Mit der Abgabe dieser Insertionen ist die aus dem Sacrospinalis stammende Ursprungspartie fast völlig erschöpft.

2) *M. iliocostalis cervicis* wird aus dem Rest der letzteren und aus accessorischen Ursprungsbündeln zusammengesetzt, die von den 5 ersten Rippen medial von den sehnigen Insertionen des Iliocost. dorsi entspringen und an einzelnen Stellen mit denselben verbunden sind. Der Ansatz erfolgt an den hinteren Höckern der Querfortsätze des 4.—7. Halswirbels. — Der Iliocostalis dorsi ist in seinem kaudalen Abschnitt 7 cm breit, ungefähr so breit wie der Longissimus, aber bei weitem nicht so dick wie dieser.

b) *M. longissimus* (Fig. 3) läßt 2 Hauptabschnitte erkennen. Der erste derselben stellt den

1) *Longissimus dorsi* dar. Er hat wie beim Menschen 2 Reihen von Insertionszacken: die laterale weist 13 Zacken auf, die mediale jedoch nur 6, die sich an der 4.—9. Rippe festsetzen.

Mit diesen Insertionen ist die vom Sacrospinalis gelieferte Ursprungsmasse völlig erschöpft. Zur Bildung des zweiten Hauptabschnittes werden medial von den Insertionszacken des Longissimus dorsi accessorische Ursprungszacken von den Querfortsätzen der 6 ersten Brust- und aller Halswirbel abgegeben. Auf diese Weise entsteht eine Muskelmasse, die in ihrem kaudalen Teil mehr oder weniger innig mit den Ursprüngen des Semispinalis capitis verwachsen, im kranialen jedoch völlig von demselben getrennt ist. Sie gibt ab den

2) *Longissimus cervicis* auf der lateralen Seite. Er inseriert sich an den hinteren Höckern der Querfortsätze aller Halswirbel.

3) *Longissimus capitis* auf der medialen Seite. Er ist bedeutend stärker als der vorhergehende, wird vom Splenius

capitis bedeckt und geht an das Hinterhaupt, an welchem sein Ansatz zwischen der Insertion des *M. atlantomastoideus* und der des *M. semispinalis capitis* sich befindet.

Anfangs liegen *Longissimus cervicis* und *Long. capitis* nebeneinander, bald aber schlagen sich die Muskelbündel des letzteren dorsal- und lateralwärts über die des ersteren.

*Mm. intertransversarii* sind in gleicher Weise wie beim Menschen vorhanden. Der *M. rectus capitis lateralis* (Fig. 3) ist gut entwickelt.

Hierher muß ein kleiner Komplex von Muskelbündeln gerechnet werden, welchen ich als

*M. atlantomastoideus* anführe (Fig. 3). Er entspringt vom Querfortsatze des Atlas, und zwar vom oberen Rande der vorderen Spange desselben. Anfangs ebenso dick wie der *Cleidoatlanticus*, wird er kranialwärts dünner und schmaler und inseriert sich mit kurzer kräftiger Sehne an der Stelle des Schläfenbeins, welche dem *Proc. mastoid.* entspricht, dicht neben dem Ansatz des *Longiss. capit.* Die Insertionspartie des Muskels wird von dem *Splenius capitis* bedeckt. Auf der linken Seite greift ein schmaler Sehnenzug von dem kranialen Ende des *Splen. cervicis* auf den Muskel über. — Die Innervation konnte leider nicht festgestellt werden.

*M. spinalis* ist nur als *Spinalis dorsi* durch schwache Muskelbündel vertreten.

*M. semispinalis* hat dieselbe Anordnung wie beim Menschen und kann in den sehr schwachen *Semisp. dorsi* und in die *Semisp. cervicis* und *capitis* getrennt werden. Letztere beiden stellen anfangs eine gemeinsame platte Muskelmasse dar, die sich in der Höhe des 5. Halswirbels in eine ventrale Partie, den *Semispin. cervicis*, und eine stärkere dorsale, den *Semisp. capitis*, teilt. Der letztere ist in der Längsrichtung in 2 Bäuche gespalten, von denen der mediale schwächere ungefähr in der Mitte eine breite, schräg gestellte Zwischensehne aufweist und als *Biventer cervicis* bezeichnet werden kann.

*M. multifidus*,

*Mm. rotatores longi et breves*,

*Mm. recti major et minor*,

*Mm. obliqui capitis superior et inferior* und

*Mm. interspinales* sind alle deutlich ausgebildet und zeigen dieselbe Anordnung wie beim Menschen.

**Obere Zungenbeinmuskeln.**

*M. digastricus* (Fig. 3) setzt sich aus einem hinteren und einem vorderen Bauch zusammen, die durch eine dünne Zwischensehne miteinander verbunden sind. Der hintere (besser dorsale) Bauch entspringt am Hinterhaupt lateral von der Insertion des *M. obliq. capit. sup.* mit breiten sehnigen Faserzügen, welche von den Ansatzpartien des *Longissimus capitis* und *Atlantomastoideus* bedeckt sind. In seinem Verlauf medial- und ventralwärts zieht der Muskel zwischen dem letzteren und dem *Rectus capitis lateralis* hindurch, streicht über die großen Halsgefäße hinweg und geht in der Nähe des Zungenbeins in die rundliche Zwischensehne über. Dieselbe tritt durch die Schenkel der Endsehne des *Stylohyoideus* hindurch und vereinigt sich mit der des andersseitigen *Digastricus* zu einem Sehnenbogen, der durch straffes Bindegewebe am oberen Rande des Zungenbeins befestigt ist. Von ihm gehen die beiderseitigen vorderen (besser ventralen) kräftigen Bäuche des Muskels aus. Sie sind in der Mittellinie miteinander verwachsen und setzen sich in einer Ausdehnung von je  $2\frac{1}{2}$  cm von der letzteren am Unterkiefer fest. — Innervation: für den hinteren Bauch *N. facialis*, für den vorderen *N. mylohyoideus*.

*M. stylohyoideus* (Fig. 3),

*M. mylohyoideus* und

*M. geniohyoideus* haben denselben Ursprung und Verlauf, dieselbe Insertion und Innervation wie beim Menschen. Der *Stylohyoideus* ist sehr schwächig. Die beiderseitigen *Mylohyoidei* verwachsen in der Mittellinie, wobei die medialen Muskelbündel einen stark schrägen, fast queren Verlauf zeigen; eine bindegewebige Raphe ist nicht vorhanden.

**Halsmuskeln.**

*Platysma* (Fig. 2) wird durch dünne Muskelfaserzüge repräsentiert, die vom Unterkieferrande entspringen und über den Hals (den Kehlsack) hinwegziehen. Es reicht in der Mittellinie bis zur 2. Rippe, seitlich nur bis zum Acromion. Ein Zusammenhang der Faserzüge des *Platysma* mit denen des *Deltoideus* ist nicht nachzuweisen.

*M. sternocleidomastoideus* (Fig. 1, 2 u. 3) zeigt, wie beim Menschen, 2 getrennte Ursprungsabschnitte, die in der Mitte des Halses verschmelzen, indem die *Pars clavicularis* hinter die *Pars sternalis* tritt. Die Insertion erfolgt an der Stelle des Schädels,

welche dem Proc. mastoideus entspricht, und reicht dorsalwärts bis an den Ansatz des Trapezius. — Innervation: N. accessorius; eine Beteiligung der Cervikalnerven an derselben wurde nicht gefunden. Der kaudale Abschnitt des Muskels wird von der kaudalen Partie des Kehlsackes bedeckt und mit derselben durch lockeres Bindegewebe verbunden.

*M. cleidoatlanticus* (cleidocervicalis oder acromio-trachealis CUVIER, omocervicalis BISCHOFF) ist (Fig. 1, 2 u. 3) ebenso stark entwickelt wie der Sternocleidomastoideus, entspringt am oberen Rande des akromialen Endes der Clavicula unmittelbar neben dem Ansatz des Trapezius und steigt steil am Halse hinauf. Er verläuft anfangs neben dem Trapezius, entfernt sich aber dann von ihm und wird von dem Sternocleidomast. überlagert. Er inseriert sich fleischig am unteren Rande der vorderen Spange des Proc. transv. des Atlas in einer Ausdehnung von  $1\frac{1}{2}$  cm. Lateralwärts hört der Ansatz  $\frac{1}{2}$  cm vom Ende des Querfortsatzes auf. — Innervation: Aeste des 3. und 4. Cervikalnerven. Rechts treten Zweige derselben durch den Muskel hindurch und verbreiten sich in der Schultergegend.

*M. sternohyoideus* (Fig. 2) ist 1 cm breit und entspringt an der hinteren Fläche des Manubrium sterni. Während die beiderseitigen Muskeln sich am Ursprunge berühren, divergieren sie kranialwärts — eine Folge des sich dazwischen drängenden Kehlsackes. Der Muskel inseriert sich seitlich am unteren Rande des Zungenbeinkörpers. 2 cm über der Incisura jugularis zeigt die vordere Fläche desselben eine deutliche Inscriptio tendinea.

*M. omohyoideus* (Fig. 1 u. 2) verhält sich wie beim Menschen. Die Partie des Muskels, welche vom Sternocleidomast. bedeckt wird und den großen Halsgefäßen aufliegt, zeigt an der ventralen Fläche starke sehnige Faserzüge, die nicht bis auf die dorsale Fläche durchgreifen. In seinem Verlauf parallel der Clavicula wird der Muskel durch straffes Bindegewebe an dieselbe befestigt.

*M. sternothyreoideus* (Fig. 2) ist 1 cm breit und entspringt an der hinteren Fläche des Manubr. sterni, lateralwärts vom Ursprunge des Sternohyoideus. Die beiderseitigen Muskeln divergieren in ihrem Verlauf kranialwärts; am Ursprunge beträgt der Abstand der medialen Ränder der Muskeln 2 cm, an der Insertion 3 cm. Letztere erfolgt wie beim Menschen.

*M. thyreo-hyoideus* (Fig. 2) verhält sich wie beim Menschen.

Die Innervation der letzten 4 Muskeln erfolgt wie beim Menschen.

*M. longus colli*,

*M. longus capitis* und

*M. rectus capitis anterior* haben denselben Ursprung und Verlauf, dieselbe Insertion und Innervation wie beim Menschen.

Von den *Mm. scaleni* sind nur 2 vorhanden. Ich führe sie an als:

a) *M. scalenus primus*. Er entspringt von den vorderen Höckern der Querfortsätze des 4.—6. Halswirbels und inseriert sich kurzsehlig an dem kranialen Rande der 1. Rippe.

b) *M. scalenus tertius*. Er entspringt von den hinteren Höckern der 5 letzten Halswirbel und setzt sich als relativ kräftiger Muskel fleischig an der äußeren Fläche der 1. Rippe fest.

Ein *Scalenus secundus* fehlt.

Zwischen den beiden *Scaleni* treten die *Art. subclavia* und der *Plex. brachialis* hindurch.

Die Innervation der prävertebralen Muskeln wird von Zweigen der vorderen Cervikalnerven besorgt.

#### Brustmuskeln.

*M. sternalis* ist nicht vorhanden.

*M. pectoralis major* (Fig. 1) ist sehr kräftig und besteht aus 2 Teilen, die durch den dazwischen tretenden Kehlsack resp. den *Recessus infraclavicularis* desselben voneinander getrennt werden und sich erst unweit ihres Ansatzes miteinander vereinigen:

a) *Pars clavicularis* entspringt in einer Ausdehnung von  $6\frac{1}{2}$  cm von der medialen Hälfte des unteren Randes der *Clavicula* und ist von dem lateralwärts sich an sie lagernden *Deltoideus* durch die *V. cephalica* getrennt.

b) *Pars sternocostalis* entspringt von der vorderen Fläche des *Sternum* und den medialen Knorpelenden der 2.—6. Rippe: die beiderseitigen Teile stoßen in der Mittellinie zusammen. Ein Uebergreifen des Ursprunges auf die *Rectusscheide* findet nicht statt. Der *Recessus infraclavicularis* des Kehlsackes erstreckt sich eine kurze Strecke kaudalwärts zwischen *Thoraxwand* und *Pars sternocost. des Pector. maj.*

Die Insertion findet in folgender Weise statt: Alle Bündel der *Pars clavic.* und wenige anliegende der *Pars sternocost.* setzen sich mit einer 5 cm breiten kräftigen Sehne an der *Spin. tuberc.*

maj. hum. fest. Die übrigen Muskelbündel der *P. sternocost.* schlagen sich in ihrem stark schräg kranial- und lateralwärts gerichteten Verlauf dorsalwärts um und gehen in eine breite kräftige Sehne über, die zwar eine Fortsetzung der Sehne der *Pars. clavic.* ist, aber infolge des Umschlagens der Muskelbündel eine andere Richtung bei der Insertion nimmt. Die Ansatzlinie derselben verläuft eine kurze Strecke kranialwärts dicht neben der Sehne der *P. clavic.*, zwischen ihr und dem *Sulcus intertubercul.* Alsdann überbrückt die Sehne den letzteren mit einem kräftigen Sehnenbogen und wendet sich kranial- und medianwärts. Weiterhin streicht sie über die laterale Hälfte der Ursprungssehne des *Caput breve m. bicipit.*, verschmilzt mit der medialen Hälfte der letzteren und findet ihren endlichen Ansatz gemeinsam mit derselben am kaudalen Abschnitt des lateralen Randes des *Proc. coracoid.* (v. *Pector. minor.*).

Infolge dieser komplizierten Insertion bildet die Sehne an der *Crista tuberc. maj.* eine tiefe Tasche, die mit lockerem, fetthaltigem Bindegewebe erfüllt ist.

*M. pectoralis minor* (Fig. 1) entspringt mit 3 Zacken von der 3.—5. Rippe, und zwar im Bereich der ventralen knöchernen Enden derselben. Der platte Muskelbauch verläuft kranial- und lateralwärts und wird dabei schmaler und entsprechend dicker. Er inseriert sich mit kurzer kräftiger Sehne an der Vereinigungsstelle der kaudalen Abschnitte des medialen und lateralen Randes des *Proc. coracoid.* — Die Innervation der beiden *Pectorales* besorgen die *Nn. thorac. ant.*

Der *Processus coracoideus* ist eine dicke Knochenplatte, die ventro-kaudalwärts spitz endet. Da sowohl der laterale als auch der mediale Rand ungefähr in der Mitte durch kleine stumpfe Höcker unterbrochen ist, so kann man an ihnen einen kaudalen und einen kranialen Abschnitt unterscheiden.

Am medialen Rande des *Proc. coracoid.* zieht von diesem Höcker ein sehr kräftiges rundliches Band zum Sternalende der 1. Rippe, welches ich *Lig. coracocostale* (Fig. 1) nenne. Zwischen ihm und der *Clavicula* ist ein durch sehnige Fasern verstärktes Fascienblatt (*Fasc. coracoclavicularis*) ausgespannt, welches den *M. subclavius* bedeckt und in seinem kranialen Abschnitt einen derben Strang hervortreten läßt. Derselbe zieht von der Mitte der *Clavicula* zur oberen Fläche des *Proc. corac.* und könnte also als *Lig. coracoclavulare (anterius)* bezeichnet werden.

*M. subclavius* ist relativ kräftig und entspringt zum geringeren Teil von dem sternalen Ende der 1. Rippe, zum bei weitem größeren von dem Lig. coracocostale und dem kranialen Abschnitt des medialen Randes des Proc. coracoid. Der Muskel findet seinen Ansatz am akromialen Ende der Clavicula. Die Fascia coracoclavicularis bedeckt die ventrale Fläche des Muskels und dient als Ursprungsgebiet schwacher Bündel desselben. — Innervation: N. subclavius.

*M. serratus anterior* entspringt mit 12 Zacken von der 2.—13. Rippe. Der Ursprung beginnt an der 9.—13. Rippe um so viel lateralwärts von dem Uebergang der knöchernen Rippen in die Rippenknorpel, als die fleischigen Ursprungszacken des Latissimus dorsi (v. denselben) Raum einnehmen, an der 6.—8. Rippe unmittelbar an dieser Stelle und endlich an der 2.—5. Rippe wieder mehr oder weniger lateralwärts von derselben. Der Ansatz vollzieht sich in folgender Weise: Die Muskelbündel der äußerst kräftigen 1. Zacke divergieren und beanspruchen für ihre Insertion  $\frac{3}{4}$  des medialen Randes der Scapula, während an dem kaudalen  $\frac{1}{4}$  desselben sich die 2.—4. Zacke festsetzen; die Muskelbündel der übrigen 8 Zacken konvergieren stark und heften sich an den kaudalen Winkel der Scapula.

Die 5.—8. Zacke greifen in die kranialen Ursprungszacken des Obliq. abdom. ext., die 9.—12. Zacke gelangen jedoch nicht bis zur Berührung mit den des letzteren, da der Latiss. dorsi mit seinen 5 fleischigen Zacken dazwischentritt und den kaudalen Abschnitt des Serrat. ant. überlagert. Innervation: — N. thorac. long.

*Mm. levatores costarum longi et breves,*

*Mm. intercostales externi et interni* und

*M. transversus thoracis* verhalten sich wie beim Menschen. — Die ventralen Abschnitte des 2., 3. und 4. Intercost. ext. senden Muskelbündel auf die angrenzenden äußeren Rippenflächen. Auf diese Weise entstehen auf der 3.—5. Rippe kontinuierliche Muskelfaserzüge, die kranialwärts  $2\frac{1}{2}$  cm, kaudalwärts  $1\frac{1}{2}$  cm breit sind und von dem Pector. min. bedeckt werden. Der Transversus thoracis hat 5 Zacken, die von der 2.—6. Rippe entspringen.

Diaphragma (Fig. 4) bietet dieselben Verhältnisse dar wie beim Menschen, jedoch ist zu erwähnen, daß die Ursprungszacken der Pars costalis nicht mit den des Transv. abdomin. alternieren, sondern, je weiter kaudalwärts, desto mehr von diesen entfernt bleiben. Dadurch entsteht auf der inneren Fläche der 8.—13. Rippe ein dreieckiger Raum, dessen 2 Seiten von den Ursprüngen der

Pars cost. diaphragm. und des Transv. abdom. und dessen 3. Seite von dem Quadr. lumbor. gebildet wird. In diesem Raume werden mehr oder weniger große Abschnitte der Intercost. interni. sichtbar.

#### Bauchmuskeln.

*M. rectus abdominis* (Fig. 5) ist ungemein kräftig und entspringt von der äußeren Fläche des 5.—7. Rippenknorpels. Er ist an seinem Ursprunge 7 cm breit, wird jedoch kaudalwärts allmählich schmaler, so daß er 2 cm oberhalb des Schambeins eine Breite von  $3\frac{1}{2}$  cm aufweist. Er besitzt 7 deutlich ausgeprägte Inscriptioes tendineae, von denen die 3., 4. und 5. lateralwärts durch dazwischentretendes Muskelgewebe in je 2 Teile getrennt werden. Diese Zwischensehnen sind mit der ventralen Wand der Rectusscheide verwachsen und greifen nicht auf die dorsale Fläche des Muskels durch. Sie liegen in mehr oder weniger gleichen Abständen voneinander: die 1. auf dem 6. Rippenknorpel, die 2. auf dem Rippenbogen, die 3.—5. in dem Abschnitt zwischen dem letzteren und dem Nabel und die 6. und 7. unterhalb des Nabels. Der ganze Muskel hat eine Länge von 28 cm.

Die Insertion erfolgt am Schambein: die größere laterale Partie der Muskelbündel setzt sich in einer Ausdehnung von 3 cm lateralwärts von der Symphyse am Pecten oss. pub. an, während die kleinere mediale derselben in eine kräftige rundliche Sehne übergeht, die sich an der äußeren Fläche des Schambeins inseriert. Die Faserzüge der beiderseitigen Sehnen kreuzen und verflechten sich über dem Arcus pubis.

*M. pyramidalis* fehlt auf beiden Seiten.

*M. obliquus abdominis externus* entspringt mit 9 Zacken von der äußeren Fläche der 5.—13. Rippe. Die 4 ersten Zacken alternieren mit Zacken des Serrat. ant., die 5 letzten mit solchen des Latiss. dorsi.

*M. obliquus abdominis internus* entspringt von dem ventralen  $\frac{1}{3}$  der Crista iliaca und den lateralen  $\frac{2}{3}$  des Lig. inguinale. Außerdem empfängt er Faserzüge von dem proximalen Abschnitt eines Blattes (Fig. 6 u. 7 S) der Fascia lata, das sich zwischen Sartorius und Scansorius in die Tiefe schiebt und an dem Darmbein ventralwärts von der Spina iliaca ant. sup. festsetzt.

Der Verlauf und die Insertion dieser beiden Muskeln verhalten sich wie beim Menschen. Bezüglich des Ansatzes des Obliq. abdom. ext. ist zu erwähnen, daß er an der Crista iliaca 3 cm dorsalwärts von der Spina ant. sup. reicht.

*M. transversus abdominis* zeigt dieselbe Anordnung wie beim Menschen. Der Uebergang des fleischigen Teiles des Muskels in den aponeurotischen erfolgt in einer stark gezackten Linie: einzelne Muskelbündel springen medianwärts stärker hervor als andere.

Die Innervation der Muskeln der ventralen Bauchwand wird, wie beim Menschen, teils von den unteren Intercostalnerven (*Rectus abd.*), teils von ihnen und den oberen Lumbalnerven (die übrigen Muskeln) besorgt.

*M. quadratus lumborum* (Fig. 5) nimmt die mediale Hälfte des engen Raumes ein, welcher sich zwischen der 13. Rippe und dem Darmbeinkamm befindet. Ursprung und Insertion verhalten sich im wesentlichen wie beim Menschen. Der laterale Rand des Muskels verläuft vom kaudalen Rande schräg lateral- und kaudalwärts zum Darmbeinkamm, wo er mit dem Ursprung des *Transvers. abdom.* zusammenstößt. Medianwärts greift die Insertion auf das *Lig. ilio-lumbale* und kaudalwärts auf den medialen Teil der inneren Fläche der Darmbeinschaukel über. — Innervation: *Plex. lumbalis*.

#### Muskeln des Dammes.

Sie zeigen dieselbe Anordnung und Innervation wie beim Menschen.

#### Muskeln der vorderen Gliedmaßen.

*M. deltoideus* entspringt wie beim Menschen. Die Insertion der distalwärts konvergierenden Bündel des sehr kräftigen Muskels erfolgt an der lateralen Fläche des Humerus an einer Stelle, welche der *Tuberos. hum.* entspricht. Obgleich die von der *Spina scap.* kommenden Bündel sich unter die anderen schlagen und sich mehr proximalwärts als diese festsetzen, so ist die Insertionsfläche doch breiter als beim Menschen; sie reicht von dem Ansatz des *Pect. maj.* bis zum Ursprung des lateralen Kopfes des *Triceps*. Deshalb können die beiden Ursprungszacken des *Brachialis* die Insertion des *Deltoideus* nicht umgreifen: ein Teil der letzteren verbleibt lateralwärts von der lateralen Zacke des *Brachialis* zwischen dieser und dem lateralen Kopf des *Triceps*. Die Insertionspartie des Muskels ist mit dem Ursprung des *Brachialis* durch fleischig-sehnige Züge verbunden. — Innervation: *N. axillaris*.

*M. supraspinatus* und

*M. infraspinatus* zeigen dieselbe Anordnung und Innervation wie beim Menschen. Das Gleiche gilt von dem

*M. teres minor* und

*M. teres major*; nur ist zu erwähnen, daß die Ursprünge dieser Muskeln beim Gorilla eine größere Ausdehnung besitzen als beim Menschen; der *Teres minor* entspringt von der kranialen Hälfte des lateralen Randes der *Scapula*, der *Teres major* am lateralen Rande derselben vom *Collum* bis zum kaudalen Winkel. Die Endsehne des *Teres maj.* verwächst mit der des *Latissimus* (s. denselben). In geringer Ausdehnung ist auch eine Verwachsung des *Teres maj.* mit dem *Caput long. tricipit.* vorhanden, welches sich zwischen ihm und dem *Teres min.* hineinschiebt. — Innervation wie beim Menschen.

*M. subscapularis* ist sehr kräftig und zeigt keine Abweichung von dem des Menschen.

*M. biceps brachii*: a) Das *Caput longum* ist ungefähr halb so dick als das *Caput breve* und entspringt mit einer langen kräftigen Sehne an der *Tuberos. supraglenoid. scapulae*. Die Sehne verläuft über den Kopf des *Humerus* und geht beim Austritt aus dem *Sulc. intertub.* in den Muskelbauch über. b) Das *Caput breve* nimmt seinen sehnigen Ursprung gemeinsam mit dem *Coracobrach.* von dem kaudalen Abschnitt des lateralen Randes des *Proc. corac.* und ist mit ihm noch eine Strecke weit verwachsen; es bedeckt dabei den *Coracobrach.* In gleicher Höhe wie beim *Caput long.* geht die Ursprungssehne des *Caput breve* in den Muskelbauch über.

Beide Muskelbäuche verwachsen an der Grenze des mittleren und unteren Drittels des Oberarms miteinander, indem der kurze Kopf sich ventralwärts an den langen legt. Die ca. 3 cm breite Endsehne entwickelt sich am oberen Rande der *Fossa cubit.* in einer schrägen Linie, die am lateralen Rande weiter proximalwärts reicht. Infolgedessen ist der mediale Rand der 3 cm breiten Sehne 3 cm, der laterale 6 cm lang. Sie ist der Medianebene des Körpers annähernd parallel gestellt und inseriert sich an der *Tuberos. radii*.

In einer Ausdehnung von 6 cm proximalwärts von der Stelle, wo an der medialen Seite der Uebergang des fleischigen Teiles in die Endsehne beginnt, zweigen sich an der linken Extremität oberflächliche Bündel des Muskels ab, nehmen einen distomedialen Verlauf und inserieren sich an der Vorderarmfascie. Sie bilden eine dünne muskulöse Platte, welche den *Lacertus fibros.* vertritt. An der rechten Extremität ist dieselbe nur in der lateralen Hälfte fleischig, in der medialen dagegen sehnig.

*M. coracobrachialis* ist kräftig (v. Caput brev. bicipit). Seine Insertion erfolgt am Humerus parallel mit der des *Latiss. dorsi* und lateralwärts von ihr. Der Ansatz ist  $9\frac{1}{2}$  cm lang und reicht 1 cm weiter proximalwärts und  $4\frac{1}{2}$  cm weiter distalwärts als der des *Latiss. dorsi*.

*M. brachialis* ist sehr kräftig und zeigt dieselbe Anordnung wie beim Menschen. Auf der lateralen Seite ist er im proximalen Teil mit dem *Brachioradialis* verwachsen. Die Trennung der beiden Muskeln erfolgt an der Stelle, wo der *N. radialis* an die volare Fläche des Oberarms gelangt und zwischen ihnen distalwärts verläuft. In der Höhe des *Epicondylus medialis humeri* geht der Muskel auf beiden Seiten unbedeutende, teils fleischige, teils sehnige Verbindungen mit dem anliegenden *Pronator teres* ein.

Die Innervation des *Biceps*, *Coracobrach.* und *Brachialis* besorgt der *N. musculocutaneus*. Derselbe durchbohrt den *Coracobrachialis* nicht, sondern verläuft anfangs an dem medialen Rande desselben distalwärts und darauf zwischen dem langen Kopf des *Biceps* und dem *Brachialis* distolateralwärts, um in der Furche zwischen letzterem und dem *Brachioradialis* über dem *Epicondylus lateralis humeri* die *Fascie* zu durchbohren und als *N. cutaneus antibrachii lateralis* an die Haut zu treten.

*M. latissimocondyloideus* entspringt mit einer 1 cm breiten Sehne von der ventralen Fläche der Endsehne des *Latiss. dorsi*, indem sich, 3 cm von der Insertion derselben entfernt, Sehnenbündel von ihr abzweigen. Letztere nehmen einen schrägen Verlauf distolateralwärts und gehen bald in einen dünnen, platten Muskelbauch über, der oberflächlich an der medialen Seite liegt. Der Ansatz erfolgt an dem *Septum intermusculare mediale* bis zum *Epicondylus med. hum.* Der Muskel bedeckt den *N. antibrachii medialis* und den *N. ulnaris*: ersterer erscheint oberflächlich an dem distalen Ende des lateralen Randes des Muskels, letzterer an dem des medialen Randes. — Innervation: ein Zweig des *N. radialis*.

*M. triceps brachii* setzt sich aus 3 Teilen zusammen, von denen das *Caput laterale* am stärksten und das *Caput mediale* am schwächsten entwickelt ist. Das *Caput longum* entspringt von dem lateralen Rande der *Scapula* in einer Ausdehnung von 5 cm kaudalwärts von der *Cavitas glenoid.* Die Ursprungspartie ist auf der dorsalen Fläche sehnig, auf der ventralen aber fleischig und in geringer Ausdehnung mit dem ihm ventralwärts anliegenden *Teres maj.* verwachsen. Zwischen diesem Muskel und dem *Teres*

min. steigt der lange Kopf hindurch und erhält darauf noch Muskelbündel von der die mediale Fläche des Deltoideus bekleidenden derben Fascie.

Der Ursprung des Caput laterale und des Caput mediale sowie die Insertion des Triceps verhalten sich wie beim Menschen. Dasselbe gilt auch von dem

*M. anconaeus*, der durch eine dünne Lage sehr schwacher Muskelbündel dargestellt wird.

Die Innervation der beiden letztgenannten Muskeln besorgen Aeste des *N. radialis*. Derselbe gibt in seinem Verlauf im *Sulc. n. radialis* den *N. cutaneus antibrachii dorsalis* ab.

*M. pronator teres*,

*M. flexor carpi radialis*,

*M. flexor carpi ulnaris* und

*M. flexor digitorum sublimis* stellen, wie beim Menschen, am Ursprung, dem *Epicondylus med. hum.*, eine gemeinsame Muskelmasse dar, die sich in verschiedener Höhe und Tiefe in die einzelnen Muskeln oder deren Teile sondert.

*M. palmaris longus* fehlt beiderseits.

Der *Pronator teres* hat außer dem *Caput humerale* noch ein *Caput ulnare*, welches von der lateralen Seite des *Proc. coron. uln.* entspringt. Zwischen den beiden Köpfen verläuft der *N. medianus*. Der Muskel inseriert sich an der lateralen Fläche des *Radius* in einer Ausdehnung von 9 cm distalwärts von dem Ansatz des *Supinator*. Die Insertion erfolgt fleischig und greift auf die volare Fläche der aponeurotischen Membran des *Flex. carpi radialis* über.

Der *Flexor carpi radialis* empfängt accessorische Ursprungsbündel von einer derben aponeurotischen Membran. Dieselbe beginnt am medialen Rande der Insertion des *Brachialis*, tritt am distalen Ende derselben mit einem sehnigen Bogen, unter welchem der *N. medianus* verläuft, auf die volare Fläche des *Radius*, wo sie anfangs längs der Insertion des *Supinator* und darauf am volaren Rande des *Radius* befestigt ist. Sie reicht bis zu einem Punkt, der 7 cm vom distalen Ende des Knochens entfernt ist. Die Insertion erfolgt wie beim Menschen.

*M. flexor digitorum sublimis* teilt sich unweit seines Ursprunges in 2 hintereinander gelegene Schichten, von denen die volare die Bäuche für den 4. und 5., die dorsale dagegen die für den 3. und 2. Finger abgibt. Die dem 4. und 3. Finger zukommenden Bäuche empfangen accessorische Ursprünge von der

beim *Flex. carpi radialis* beschriebenen aponeurotischen Membran resp. sind an ihrem lateralen Rande mit derselben verwachsen. Diese Verwachsung reicht beim Muskelbauch des 4. Fingers bis zur Mitte des Radialansatzes der Membran, bei dem des 3. Fingers bis zum distalen Ende derselben. Ein mehr oder weniger ausgedehnter Austausch von Muskelbündeln findet statt zwischen dem *Flexor carpi radialis* und dem dorsalwärts von ihm gelegenen Bauch des 4. Fingers sowie zwischen dem letzteren und dem dorsalwärts von ihm befindlichen Bauch des 3. Fingers. Der für den 5. Finger bestimmte Muskelbauch verwächst an seinem medialen Rande mit der dorsalen Fläche des *Flex. carpi ulnaris*. Nur der schlanke Muskelbauch des 2. Fingers erlangt eine große Selbständigkeit, indem er sich schon unweit des Ursprunges von der medialen Partie der am *Epicoud. medial. humeri* entspringenden Muskelmasse sondert. Der weitere Verlauf der einzelnen Muskelbäuche sowie die Beziehungen ihrer Endsehnen zu denen des *Flex. digit. prof.* und die Insertionen sind die gleichen wie beim Menschen.

*M. flexor carpi ulnaris* zeigt dieselbe Anordnung wie beim Menschen. Das Gleiche gilt von dem

*M. flexor digitorum profundus*. Nur ist zu erwähnen, daß er auch einige Muskelbündel von der oben beschriebenen, ihn zum Teil deckenden aponeurotischen Membran erhält, daß die für den 2. und 5. Finger bestimmten Endsehnen schon proximalwärts vom *Lig. carpi transv.* frei werden, während die des 3. und 4. Fingers sich erst unter demselben entwickeln. Letztere sind noch eine Strecke weit distalwärts durch eine derbe Membran miteinander verbunden.

*M. flexor pollicis longus* repräsentiert sich an der linken Extremität als ein platter schwacher Muskel. Er entspringt von dem mittleren Drittel der Volarfläche des Radius und von der ihn deckenden aponeurotischen Membran des *Flex. carpi radialis*. Ulnarwärts hängt er durch Vermittelung weniger Muskelbündel mit dem *Flex. digit. prof.* zusammen. Bei dem Verlauf des Muskels über den *Pronator quadratus* wird die zarte Endsehne frei, welche unter dem *Lig. carpi transv.* und darauf zwischen dem *Caput. obliq. des Adductor pollicis* und dem *Flex. pollic. brev.* distalwärts zieht. Die Sehne inseriert sich an der Basis der Endphalange des Daumens.

An der rechten Extremität ist ein Muskelbauch des *Flex. poll. long.* nicht vorhanden, wohl aber eine zarte Endsehne. Die-

selbe beginnt in der tiefen Fascie der Vola manus lateralwärts von dem Ursprunge des Caput. obliq. Adduct. pollic. und hat denselben Verlauf und die gleiche Insertion wie die Sehne des linken Flex. pollic. long.

*M. pronator quadratus* verhält sich wie der des Menschen.

Mit Ausnahme des Flex. carpi ulnaris und der für die 3 ulnaren Finger bestimmten Bäuche des Flex. digit. prof., an welche Zweige des N. ulnaris treten, werden die übrigen letztgenannten Beuger und Pronatoren vom N. medianus versorgt. Das Verhalten der Nn. ulnaris und medianus zeigt kein Abweichen von dem beim Menschen.

*M. brachioradialis*. Sein Ursprung beginnt unmittelbar an der Insertion des Deltoideus und erstreckt sich an der lateralen Kante des Humerus  $9\frac{1}{2}$  cm weit bis zum Epicond. lateral hum. Anfangs mit dem Brachialis verwachsen, wird er darauf durch den dazwischen tretenden N. radialis von ihm getrennt. Der kräftige platte Muskelbauch hat die gleiche Insertion wie beim Menschen.

*M. extensor carpi radialis longus* entspringt im Anschluß an den Ursprung des Brachioradialis von der proximalen Hälfte des Epicondyl. lat. hum., der doppelt so starke

*M. extensor carpi radialis brevis* von der distalen Hälfte dieses Knochenvorsprunges. Der Verlauf und die Insertion verhalten sich wie beim Menschen.

Die übrigen Muskeln der Streckseite sind durch eine von breiten, sehnigen, schräg von der Ulna zum Radius verlaufenden Faserzügen verstärkte Fascie in 2 hintereinander gelagerte Schichten, eine oberflächliche und eine tiefe, getrennt. Die oberflächliche Schicht besteht aus den nebeneinander liegenden *Mm. extensor digit. comm.*, *extensor dig. quint. propr.* und *extens. carpi uln.* Diese haben eine gemeinsame breite, starke Ursprungssehne, die von der dorsalen Umrandung des Epicond. lat. hum. und dem proximalen Abschnitt der dorsalen Fläche der Ulna — zwischen der Insertion des Anconaeus und dem Ursprunge des Supinator — ihren Anfang nimmt. Dicht unterhalb des letzteren geht sie in den fleischigen Teil der Muskeln über, und gleichzeitig sendet die erwähnte derbe Fascie, welche bis hierher die Ursprungssehne von dem Supinator geschieden hat, starke sehnige Blätter zwischen die einzelnen Muskeln der oberflächlichen Schicht. Diese Blätter stehen mit der Fascia antibrachii in Verbindung. Sie dienen ebenso wie die Fascia antibrachii und die tiefe derbe Fascie selbst in ausgiebiger Weise als Ausgangspunkt von Verstärkungsbündeln

der Muskeln: die ersteren nur für die oberflächliche, die letztere auch für die der tiefen Schicht. Die Blätter gehen distalwärts in Stränge über, die mehr oder weniger weit herabreichen. Am weitesten erstreckt sich der zwischen dem Ext. dig. comm. und dem Ext. dig. quint. propr. befindliche Strang, welcher sich an der dorsalen Fläche des Capitul. ulnae festsetzt. Die distalen sehnigen Verstärkungsbündel der Fascie bilden ca. 5 cm proximalwärts von den distalen Enden der Ulna und des Radius einen sehnigen Bogen, unter welchem in der Mitte die Arteria interossea dorsal. und der N. inteross. dorsal., auf der lateralen Seite der Extens. poll. brev. und Abd. poll. long. und auf der medialen der Ext. poll. long. und der Ext. indic. propr. zum Vorschein kommen. Diese Muskeln bilden mit dem Supinator die tiefe Schicht.

*M. extensor digit. communis* ist der am meisten radialwärts gelegene Muskel der oberflächlichen Schicht. Von dem Sehnenblatt, welches ihn vom Ext. carpi rad. long. trennt, empfängt er Ursprungsbündel nur in der proximalen Hälfte des Vorderarmes, von dem ihn vom Ext. dig. quint. propr. scheidenden aber noch weiter distalwärts (bis 4 cm proximalwärts vom Carpalgelenk). Der distalwärts schmaler werdende Muskelbauch tritt durch das 4. Fach des Lig. carpi dors. und gibt beim Verlauf durch dasselbe 4 Sehnen ab: 3 starke für den 2., 3. und 4., eine schwächere für den 5. Finger. Letztere ist noch eine kurze Strecke distalwärts vom Lig. carpi dors. mit der Sehne des 4. Fingers verbunden und trennt sich darauf von ihr; auf der Mitte der dorsalen Fläche des 4. Metacarpalknochens werden beide Sehnen abermals durch einen sehnigen Strang vereinigt. Sonstige *Juncturae tendin.* sind nicht vorhanden. Die Insertion erfolgt wie beim Menschen.

*M. extensor digiti quinti proprius.* Seine schmale Endsehne wird erst beim Verlauf durch das 5. Fach des Lig. carpi dors. frei und inseriert sich wie beim Menschen.

*M. extensor carpi ulnaris* empfängt außer den bereits erwähnten Ursprungsbündeln noch solche von dem dorsalen Rande der Ulna bis zur Mitte derselben. Die starke Endsehne erscheint schon im mittleren Drittel des Muskels an seiner dorsalen Fläche, wird aber erst kurz vor ihrem Eintritt in das 6. Fach des Lig. carpi dorsale frei. Die Insertion erfolgt an der Basis des Metacarpale V, und zwar an der medialen Hälfte der dorsalen Fläche derselben.

*M. supinator* verhält sich wie beim Menschen.

*M. abductor pollicis longus.* Sein Ursprung beginnt

neben dem des Supinator und erstreckt sich über den vom letzteren nicht eingenommenen Rest des oberen Drittels der Ulna, den proximalen Abschnitt der Membrana interossea und das mittlere Drittel der dorsalen Fläche des Radius. In der proximalen Hälfte empfängt er Verstärkungsbündel von der oben beschriebenen tiefen Fascie. In der distalen Hälfte wird er von der Membr. inteross. durch den Ext. poll. brev. abgedrängt: die beiden Muskeln kommen dabei hintereinander zu liegen und werden durch lockeres Bindegewebe geschieden. Die Endsehne erscheint in der Mitte der dorsalen Fläche des Muskels schon ziemlich weit proximalwärts und bewirkt, daß der Muskel sich als ein gefiederter darstellt. Auf dem distalen Drittel des Radius wird sie frei, kreuzt auf demselben die Endsehnen der Extens. carpi long. et brev. und des Brachioradialis, welche zwischen ihr und dem Knochen verlaufen. Mit der Endsehne des Ext. poll. brev. tritt sie durch das 1. Fach des Lig. carpi dors. und inseriert sich — an beiden Extremitäten in gleicher Weise — an der dorsalen Fläche des Os multangul. maj.

M. extensor pollicis brevis entspringt von der Membrana interossea radial- und distalwärts von dem Ursprung des vorhergehenden und empfängt ebenfalls Verstärkungsbündel von der mehrfach erwähnten Fascie. Seine Endsehne wird am proximalen Rande des Lig. carpi dors. frei und inseriert sich an der radialen Hälfte der Basis des Metacarpale I. Ein schwaches Bündel spaltet sich von der medialen Seite der Sehne gleich nach ihrem Austritt aus dem 1. Fach des Lig. carpi dors. und geht zur Dorsalaponeurose des Daumens.

M. extensor pollicis longus und

M. extensor indicis proprius haben im wesentlichen denselben Ursprung und Verlauf und die gleiche Insertion wie beim Menschen. Der erstere der beiden empfängt Ursprungsbündel von der oben erwähnten tiefen Fascie. Die Endsehne des schwachen Ext. indic. propr. wird bereits vor dem Eintritt in das 4. Fach des Lig. carpi dors. frei, die des Ext. poll. long. aber erst beim Verlauf durch das 3. Fach dieses Bandes. Die distalen Enden der Ulna und des Radius bilden eine breite Furche, in welcher, von dem Ext. digit. comm. bedeckt, der Extensor poll. long. und medialwärts von ihm die Sehne des Ext. indic. propr. verlaufen.

Die Innervation aller letztgenannten Streckmuskeln der vorderen Extremität wird von Zweigen des N. radialis besorgt.

M. palmaris brevis ist an beiden vorderen Extremitäten

in Form weniger schwacher Faserzüge nachzuweisen. Anordnung wie beim Menschen.

*M. abductor pollicis brevis* entspringt breit von der proximalen Hälfte des lateralen Abschnittes des *Lig. carpi transv.* und setzt sich mit kurzer Sehne an den radialen Rand der Basis der Grundphalanx des Daumens.

*M. flexor pollicis brevis* besitzt nur einen Kopf. Derselbe entspringt an der distalen Hälfte des lateralen Abschnittes des *Lig. carpi transv.* Der Muskel wird an seiner radialen Hälfte von dem viel stärkeren *Abduct. poll. brev.* überlagert: beide Muskeln sind in ihrem ganzen Verlauf durch lockeres Bindegewebe voneinander getrennt. Die kurze Endsehne setzt sich dicht neben der Insertion des *Abd. poll. brev.* an der Volarfläche der Basis der Grundphalanx fest.

*M. opponens pollicis* ist von dem ulnarwärts ihm anliegenden *Flex. poll. brev.* nicht zu trennen. Im übrigen verhält er sich wie beim Menschen.

*M. adductor pollicis* setzt sich aus 2 Köpfen zusammen:

a) *Caput obliquum* entspringt von der proximalen Hälfte der Volarfläche der Basis des III. und IV. Metacarpale.

b) *Caput transversum* entspringt von der distalen Hälfte der Volarfläche der Basis des II. und III. Metacarpale und einem Sehnenbogen, der sich zwischen diesen Knochen ausspannt.

Beide Köpfe verwachsen unweit ihrer distalen Enden und inserieren sich an der ulnaren Seite der Basis der Grundphalanx des Daumens. Sesambeine sind an letzterer nicht vorhanden.

*M. abductor digiti quinti* ist relativ sehr kräftig und entspringt distalwärts von der Insertion des *Flex. carpi ulnar.* von der volaren und der ulnaren Fläche des beim Gorilla langen *Os pisiforme*. Insertion wie beim Menschen.

*M. flexor digiti quinti* liegt radial- und distalwärts von dem vorhergehenden und entspringt wie beim Menschen. An der linken Extremität ist sein Ursprung mit dem des *Opponens* verwachsen. Er inseriert sich mit seiner ulnaren Partie gemeinsam mit dem *Abduct. dig. quinti*, mit seiner radialen aber an der Volarfläche der Basis der Grundphalanx des 5. Fingers. Der *Abductor* und der *Flexor* bedecken den

*M. opponens digiti quinti*. Dieser Muskel ist relativ sehr kräftig und verhält sich wie beim Menschen.

*Mm. lumbricales* gibt es 4. Der 1. und der 4. entspringen von dem lateralen Rande der für den 2. resp. den 5. Finger be-

stimmten Sehne des Flex. digit. prof. Die mittleren 2 nehmen ihren Ursprung zweiköpfig von den einander zugekehrten Rändern der an den 2., 3. und 4. Finger sich inserierenden Sehnen; die Ursprungsfasern des 3. Lumbricalis liegen zum Teil in der bei der Beschreibung des Flex. dig. prof. erwähnten, zwischen den mittleren Sehnen desselben ausgespannten Membran. Insertion wie beim Menschen.

Mm. interossei dorsales und

Mm. interossei volares verhalten sich betreffs der Anzahl und Anordnung wie beim Menschen. Die ersteren sind recht kräftig und kommen teilweise auf der Volarfläche zum Vorschein.

Mm. contrahentes sind nicht vorhanden.

Die Innervation des distalen Abschnittes der vorderen Extremität erfolgt wie beim Menschen.

Die Interdigitalmembranen (LANGER) sind verschieden stark ausgebildet und reichen meist bis zur Grenze des proximalen und mittleren Drittels der Grundphalanx der Finger. Sie sind durch sehnige Faserzüge gebildet, die von den Dorsalaponeurosen der benachbarten Finger ausgehen.

#### Muskeln der hinteren Gliedmaßen.

M. iliopsoas setzt sich aus einem Lenden- und Darmbeinteil zusammen:

a) M. psoas entspringt von denselben Stellen wie beim Menschen und empfängt außerdem noch eine platte Ursprungsportion von dem medialen Ende des kaudalen Randes der 13. Rippe und von dem den Quadr. lumbor. bedeckenden ventralen Blatt der Fasc. lumbo-dorsalis. In der Höhe des vorletzten Lendenwirbels bildet sich an der ventralen Fläche des Muskels eine breite derbe Sehne, die am kranialen Rande des Kreuzbeins sich von dem Muskelbauche trennt und in der Mitte der Linea terminalis sich festsetzt. Von letzterer aus strahlen sehnige Faserzüge in die Fascia obturatoria. Die Partie des Muskels, welche an diese breite Sehne geht, stellt den M. psoas minor dar, die Hauptmasse aber bildet den M. psoas major (Fig. 4).

b) M. iliacus ist schwach entwickelt und nimmt seinen Ursprung von dem ganzen Umfang der Fossa iliaca mit Ausnahme des medialen kranialen Abschnittes derselben, auf welchen die Insertion des Quadr. lumb. übergreift (Fig. 4).

Der Psoas entwickelt auf der dorsalen Fläche seines distalen Abschnittes eine äußerst starke Sehne, an deren lateralen Rand

sich der Iliacus ansetzt. Der auf diese Weise entstandene Iliopsoas empfängt nach seinem Austritt aus dem großen Becken accessorische Ursprünge von einem dorsalwärts von ihm gelegenen derben Fascienblatte (Fig. 6 und 7 *S*), das von der Fascia lata aus sich zwischen Sartorius und Scansorius hineinschiebt und sich am Darmbeinrande von der Spina il. ant. sup. bis zur Spina il. ant. inf. festsetzt.

Insertion und Innervation wie beim Menschen.

*M. glutaeus maximus* (Fig. 6) entspringt in einem weitaus größeren ventralen Abschnitt aponeurotisch, in einem kleineren dorsalen fleischig. Der aponeurotische Ursprung beginnt an der Spina il. ant. sup., verläuft am Darmbeinkamme bis zur Spina il. post. sup., geht von hier auf einen sehnigen Strang über, der sich in dem dorsalen Blatt der Fasc. lumbodors. zum Proc. spin. des letzten Lendenwirbels ausspannt, und setzt sich an der Crista sacral. med. bis zum Steißbein fort. Der fleischige Ursprung schließt sich unmittelbar an den aponeurotischen und erfolgt von dem kranialen Teil des Steißbeins, dem Lig. sacrotuberos., sowie dem Tuber ischiad. Der Uebergang des breiten aponeurotischen Abschnittes des Muskels in den fleischigen erfolgt in einer kranialwärts konvex bogenförmigen Linie, die vom kranialen Ende des Steißbeins lateralwärts bis zu einem Punkte verläuft, der 6 cm kaudalwärts von der Stelle gelegen ist, wo am Darmbeinkamme der Latiss. dorsi sich dem Obliq. abd. ext. nähert (Trigon. lumb.).

Die Fleischbündel der aponeurotisch entspringenden Partie des Muskels konvergieren distoventralwärts, während die der fleischigen Ursprungspartie sich in mehr oder weniger zueinander parallelen, distoventralwärts schräg verlaufenden Zügen den ersteren anschließen. Die Insertion erfolgt, indem die proximalen Muskelbündel sich an die sehr derbe Fasc. lata, die distalen an die Lin. asp. femor. ansetzen. An letzterer erreicht die Insertion, 7 cm vom Epicond. femor. lat. entfernt, ihr distales Ende.

Der Muskel ist relativ schwach entwickelt. Ein derbes Fascienblatt trennt ihn an der dorsalen Fläche des Oberschenkels von dem ihm anliegenden Caput long. des Biceps femor. Zwischen diesem Fascienblatt und dem Glut. max. tritt der N. cutan. fem. post. hervor. — Innervation: N. glut. inf.

*M. tensor fasciae latae* wird durch sehr schwache Muskelbündel vertreten, die sich an der Spina il. ant. sup. zwischen den Blättern der Fasc. lata finden. — Innervation: N. glut. sup.

*M. glutaeus medius* (Fig. 6) ist vollständig von dem aponeurotischen Teil des *Glut. max.* bedeckt. Er entspringt fleischig von dem Darmbeinkamme, in dessen ganzer Ausdehnung von der *Spina il. ant. sup.* bis zur *Spina il. post. sup.* und von dem kranialen Abschnitt der äußeren Fläche der Darmbeinschaukel. Von der *Spina il. post. sup.* geht der Ursprung auf den bei der Beschreibung des *Glut. max.* erwähnten sehnigen Strang der *Fasc. lumbodors.* über und erstreckt sich auf dem dorsalen Blatt der letzteren bis zum Steißbein. Schwache Ursprungsbündel empfängt der Muskel endlich noch von der ihn bedeckenden aponeurotischen Partie des *Glut. max.* Ein kleiner ventraler Abschnitt des Muskels bedeckt den *Scansorius* und ist durch Bindegewebe von ihm getrennt. Auf der rechten Extremität ist der dorsale Rand des Muskels mit dem *Piriformis* verwachsen und zwar von der Stelle an, an welcher derselbe aus dem kleinen Becken hinaustritt, bis zur Insertion. Auf der linken Extremität sind beide Muskeln völlig getrennt.

Der Muskel erreicht in seinen distalen 2 Dritteln eine mächtige Entwicklung und ist hier  $1\frac{1}{2}$  cm und mehr dick. Seine Dicke übertrifft die des *Glut. max.* 6—8mal. Die Muskelbündel konvergieren zum *Troch. maj.* hin und inserieren sich an demselben mit breiter starker Sehne. Sehnige Züge reichen noch weit an der lateralen Fläche des *Troch. maj.* herab. — Innervation: *N. glut. sup.*

*M. scansorius* (Fig. 6 u. 7) nimmt mit seinem ca. 6 cm breiten Ursprung das ventrale Drittel des kranialen Abschnittes der äußeren Darmbeinfläche ein. Der Ursprung reicht nicht bis zum Darmbeinkamme, da zwischen ihm und dem letzteren der *Glut. med.* mit einem schmalen Ursprungsstreifen bis zur *Spina il. ant. sup.* sich erstreckt. Die ventrale Partie des Muskels empfängt Ursprungsbündel von dem bei der Beschreibung des *Iliopsoas* erwähnten Fascienblatte, welches sich von der *Fascia lata* zwischen den *Scansorius* und *Sartorius* hineinschiebt. Die Muskelbündel des *Scansorius* konvergieren distalwärts und bilden einen zur Insertion hin schmaler und dicker werdenden Bauch. Derselbe bedeckt anfangs den ventralen Abschnitt des *Glut. minim.* und legt sich darauf mit seinem dorsalen Rande an den ventralen des letzteren so innig an, daß die beiden Muskeln an der Insertion eine zusammenhängende Masse bilden. Die dem *Scansorius* angehörigen Muskelbündel setzen sich an dem *Trochanter major* und in geringer Ausdehnung an der ventralen Fläche des *Femur* fest.

Der letztere Teil der Insertion wird von den Ursprungszacken des Vastus later. umfaßt. — Innervation: N. glut. sup.

*M. glutaeus minimus* (Fig. 6 u. 7) ist relativ schwach und entspringt von dem kaudalen Abschnitt der äußeren Darmbeinfläche. Der Ursprungsrand stellt eine leicht gezackte Linie dar, die von der Grenze des kranialen und mittleren Drittels der Incisura ischiad. major bogenförmig mit kranialwärts gerichteter Konvexität zur Gegend der Spina il. ant. inf. zieht. Ueber seine Beziehung zu dem Scansorius vergleiche die Beschreibung des letzteren. Der Muskel inseriert sich an der medialen Fläche des Trochant. maj. — Innervation: N. glut. sup.

*M. piriformis* (Fig. 6). Ursprung, Verlauf und Insertion wie beim Menschen. Er empfängt nach seinem Austritt durch das Foram. ischiad. maj. schwache Ursprungsbündel von dem dem Kreuzbein angehörigen Teil der Umrandung dieser Oeffnung. Der Muskel liegt auf der linken Extremität dem dorsalen Rande des Glut. med. an, ist aber auf der rechten mit demselben verwachsen. Auf der linken Extremität wird er von dem N. glut. inf. durchbohrt und in eine größere kraniale und eine kleinere kaudale Partie geteilt.

*M. obturator internus* und die

*Mm. gemelli superior et inferior* haben den gleichen Ursprung und Verlauf und dieselbe Insertion wie beim Menschen. Der Gemellus sup. ist schwach, der Gemellus inf. dagegen sehr stark und überlagert die Sehne des Obturat. int.

*M. quadratus femoris* ist relativ stark und verhält sich wie beim Menschen.

Die Innervation der letztgenannten 4 Muskeln erfolgt wie beim Menschen.

*M. sartorius* (Fig. 7) entspringt von der Spina il. ant. sup. und von der ventralen Fläche des bei der Beschreibung des Iliopsoas erwähnten Fascienblattes (*S*), von dessen dorsaler Fläche der Scansorius Ursprungsbündel erhält. Die Insertion des relativ schwachen Muskels erfolgt in einem kleineren proximalen Abschnitt sehnig, in einem größeren distalen fleischig an der medialen Fläche der Tibia in einer Linie, die ziemlich genau in der Mitte zwischen Crista ant. und Margo medialis verläuft. Das proximale Ende des 3 cm langen Ansatzes ist 4 cm vom Condyl. medial. tibiae entfernt. Das distale Ende der Insertion ist mit den distalen Enden der Sehnen der dorsalwärts liegenden *Mm. gracilis* und *semitendinosus* in kurzer Ausdehnung fest verwachsen. — Innervation: N. femoralis.

*M. quadriceps femoris* setzt sich aus 4 Köpfen zusammen:

a) *M. rectus femoris* ist sehr kräftig und hat nur einen Ursprung an der Spina il. ant. inf.

b) *M. vastus lateralis* (Fig. 7) entspringt wie beim Menschen. Der Ursprung bildet am proximalen Ende 2 Zacken: eine laterale starke sehnige und eine mediale schwache fleischige. Dieselben umfassen, wie erwähnt, das distale Ende des Scansorius, dessen Insertion, vom *Vastus lateralis* bedeckt, noch eine kurze Strecke weit sich ausdehnt. Die Ursprungssehne des *Vast. later.* verbreitert sich distalwärts und reicht an der ventralen Fläche des Muskels weit herab.

c) *Vastus intermedius* und

d) *Vastus medialis* entspringen wie beim Menschen und sind in ihrer ganzen Ausdehnung miteinander verwachsen.

Der *Vastus intermedius* wird in seiner lateralen Hälfte von dem *Vastus lateralis* und in seiner medialen von dem *Rect. femor.* bedeckt. Schon in der proximalen Hälfte ist er durch einzelne Muskelbündel mit dem *Vast. later.* verbunden; weiter distalwärts tritt eine vollständige Verwachsung der beiden Köpfe ein. Im distalen Drittel verwachsen *Rect. femor.* und *Vast. later.*, indem ersterer sich an den medialen Rand des letzteren legt. Die Verwachsung des *Rect. femor.* mit dem *Vast. intermed.* und dem *Vast. medialis.* erfolgt erst kurz vor der Insertion des *Quadriceps femor.* Dieselbe findet in gleicher Weise wie beim Menschen statt. — Innervation: N. femoralis.

Den proximalen Ursprungsrändern der fleischigen Zacke des *Vast. later.*, des *Vast. intermed.* und des *Vast. medialis* dicht anliegend, verläuft in distoventraler Richtung ein schlanker Muskelbauch, den ich als

*M. ilirotrochantericus* (Fig. 7) anführe. Er entspringt von dem kranialen Rande des *Acetabulum* und dem angrenzenden Teil der äußeren Darmbeinfläche und wird an seinem Ursprunge von dem distalen Abschnitt des *Scansorius* bedeckt. Der Muskel verläuft dorsalwärts von der Ursprungssehne des *Rect. femor.*, welche ihn vom *Iliopsoas* trennt, über die Hüftgelenkkapsel und ist mit letzterer durch lockeres Bindegewebe verbunden. Das distale Ende des Muskels wird breiter und dünner und setzt sich dorsalwärts vom *Iliopsoas* an den *Trochanter minor.* Mit letzterem Muskel ist er an der Insertion nicht verwachsen. — Innervation: N. femoralis.

*M. articularis genu* ist nicht vorhanden.

*M. pectineus*. Sein Ursprung am Pecten oss. pub. reicht nicht bis zum Tuberc. pubic., sondern hört bereits in der Mitte zwischen diesem und der Eminentia iliopectinea auf. Der platte,  $2\frac{1}{2}$  cm breite Muskel hat dieselbe Insertion wie beim Menschen. — Innervation: N. femor.

*M. adductor longus* liegt medianwärts vom vorhergehenden, von welchem er durch einen anfangs schmalen, distalwärts breiter werdenden ( $2\frac{1}{2}$  cm) Spalt getrennt ist. In demselben kommt die ventrale Fläche des dorsalwärts vom Pectin. und Adduct. long. gelegenen Adductor brevis zum Vorschein. Er entspringt vom Pecten oss. pub. in einer Ausdehnung von  $2\frac{1}{2}$  cm lateralwärts vom Tuberc. pub. Er wird in seinem lateral- und distalwärts gerichteten Verlauf breiter, so daß er an der Insertion — Linea aspera femor. — eine Breite von 5 cm aufweist. Der Ansatz erfolgt mit kurzer, sehr kräftiger Sehne, deren distales Ende 2 cm vom Epicondyl. femor. medial. entfernt ist. — Innervation: N. obturator.

*M. gracilis* entspringt als relativ kräftiger, platter Muskel — am Ursprung ist er 4 cm breit — von der äußeren Fläche des Schambeins; das schmale Ursprungsfeld zieht sich parallel der Symph. oss. pub. vom Tuberc. bis zum Arcus pub. hinab. In seinem proximalen Teil dem Adduct. long. eng anliegend, entfernt er sich im weiteren Verlauf von ihm und geht erst unweit seiner Insertion in eine platte,  $4\frac{1}{2}$  cm breite Endsehne über. Der Ansatz erfolgt an der medialen Fläche der Tibia dorsalwärts von der Insertion des Sartorius; er reicht proximalwärts nicht so weit wie diese, erstreckt sich aber 3 cm weiter distal- und dorsalwärts. Das distale Ende der Sehne strahlt (Fig. 8) gemeinsam mit dem der Endsehne des Semitendinos. in den aponeurotischen Ursprungsteil des Soleus aus. — Innervation: N. obturator.

*M. adductor brevis* ist am Ursprung vom Pectineus, Adduct. long. und Gracilis bedeckt und entspringt von der äußeren Fläche des oberen und unteren Schambeinastes derart, daß das laterale Ende des Ursprunges noch eine Strecke weit unter den Ursprung des Pectineus zu liegen kommt und das mediale Ende bis zum Arcus pub. reicht. Unweit des Ursprunges teilt sich der kräftige Muskel in 2 Partien, die im weiteren Verlauf sich in geringem Grade voneinander entfernen; in der schmalen Lücke zwischen denselben kommt der mittlere Abschnitt des Adduct. magn. zum Vorschein. Der Faserverlauf läßt erkennen, daß die proxi-

male Partie ihren Ursprung von dem oberen, die distale von dem unteren Schambeinast nimmt. Die Insertion des Muskels erfolgt kurzsehlig an der Lin. asp. femor. dorsalwärts von dem Ansatz der ihn bedeckenden Muskeln und reicht bis zum distalen Ende des Ansatzes des Adduct. long. — Innervation: N. obturator.

M. adductor magnus läßt 3 Abschnitte erkennen:

a) entspringt kurzsehlig lateralwärts vom Ursprunge der distalen Partie des Adductor brev. von der äußeren Fläche des unteren Schambeinastes; er liegt dem Obturat. ext. auf und wird zum Teil von dem Adduct. brev. bedeckt;

b) entspringt kurzsehlig von der äußeren Fläche des unteren Schambein- und des unteren Sitzbeinastes derart, daß das kraniale Ursprungsende das kaudale des Abschnittes a überlagert;

c) entspringt kurzsehlig von der äußeren Fläche des unteren Sitzbeinastes und mit breiter Sehne vom Tub. ischiad. Das kraniale Ursprungsende erstreckt sich ventralwärts von dem Ursprung des Abschnittes b weit kranialwärts, so daß letztere fast zur Hälfte von c überlagert wird. Das kaudale Ursprungsende bedeckt den Quadratus femoris.

Von diesen 3 platten Ursprungspartien ist die erste relativ schwach, die beiden anderen aber kräftig entwickelt. Während die Partien, wie erwähnt, an ihrem Ursprung sich gegenseitig zum Teil bedecken, lagern sie sich im weiteren Verlauf nebeneinander und bilden eine Muskelplatte: die Anordnung der einzelnen Partien kann mithin als eine fächerartige bezeichnet werden. Der Ansatz des Muskels erfolgt kurzsehlig an der Linea asp. femor. und reicht dorsalwärts von der Insertion des Pectineus bis zum Troch. min., distalwärts aber bis auf die proximale Hälfte des Epicondyl. femor. medial.

Das distale Ende des mittleren Abschnittes ist mit dem Adduct. brev., der dritte Abschnitt mit dem Adduct. long. in geringer Ausdehnung verwachsen. Zwischen dem mittleren und dem dritten Abschnitt verbleibt nahe der Insertion ein Spalt, durch den die Gefäße von der Streckseite auf die Beugeseite treten. — Innervation: a und b — N. obturator., c — starker Ast des N. tibialis.

M. obturator externus ist kräftig und verhält sich bezüglich des Ursprunges und Verlaufes sowie der Insertion und Innervation wie beim Menschen.

M. biceps femoris wird beim Gorilla durch 2 völlig ge-

trennte Muskeln repräsentiert. Ein accessorischer Kopf ist nicht vorhanden.

a) *Caput longum* (*M. tuberotibialis*) hängt am Ursprunge — *Tuber ischiad.* — mit dem medianwärts von ihm befindlichen *Semitendinosus* zusammen. Es ist ein relativ schwacher, spindelförmiger Muskelbauch, der mit seinem distalen Drittel der dorsalen Fläche des *Caput breve* angelagert ist, aber nicht mit demselben verwächst (Fig. 8). Die breite Endsehne inseriert sich an der ventralen Fläche des *Condyl. tibiae lateral.* und strahlt von hier mit starken Faserzügen in die *Fascia cruris* aus.

b) *Caput breve* (*M. femorofibularis*) entspringt an der *Lin. asp. femor.* medianwärts von der Insertion des *Glut. max.* Der Ursprung reicht proximalwärts bis zum Anfang der Insertion des *Glutaeus max.* an der *Lin. asp. femor.* und wird von derselben bedeckt. Distalwärts greift er auf das *Sept. intermusc. femor. laterale* über. Das distale Ende des Ursprunges ist  $2\frac{1}{2}$  cm vom *Epicondyl. femor. later.* entfernt. Der platte, sehr kräftige Muskelbauch hat eine Breite von  $2\frac{1}{2}$ —3 cm und inseriert sich (Fig. 8) fleischig am Köpfchen der *Fibula* und in einer Ausdehnung von  $4\frac{1}{2}$  cm an dem *Sept. intermusc. fibulare poster.* — Innervation: des *Caput long.* (*M. tuberotibialis*) — *N. tibialis*, des *Caput breve* (*M. femorofibularis*) — *N. peroneus*.

*M. semitendinosus* ist ein recht starker, 2—3 cm breiter Muskel, welcher, wie beim Menschen, gemeinsam mit dem langen Kopf des *Biceps* (*Tuberotibial.*) vom *Tub. ischiad.* entspringt. Die kräftige Endsehne wird erst unweit der Insertion frei. Ihre Breite, welche anfangs  $1\frac{1}{2}$  cm beträgt, gewinnt rasch bedeutend an Ausdehnung. Der Ansatz erfolgt 6 cm breit lateralwärts von dem der Sehne des *Gracilis* und parallel mit dem der letzteren und des *Sartorius* an der medialen Fläche der *Tibia*. Proximalwärts reicht er so weit wie der des *Sartorius*, distalwärts strahlt die Endsehne wie die des *Gracilis* (Fig. 8) mit starken Faserzügen in den aponeurotischen Ursprungsteil des *Soleus* aus. — Innervation: *N. tibialis*.

*M. semimembranosus* entspringt gemeinsam mit dem distalen Abschnitt des *Adduct. magn.* Die 1 cm breite Ursprungssehne ist mit der des letzteren distalwärts in einer Ausdehnung von 6 cm verwachsen. Der Muskel ist schwach entwickelt und zeigt im übrigen dieselben Verhältnisse wie beim Menschen. — Innervation: *N. tibialis*.

*M. tibialis anticus*,

*M. extensor digitorum longus* und

*M. extensor hallucis longus* entspringen von denselben Stellen wie beim Menschen und empfangen außerdem noch Ursprungsbündel von der sehnig verstärkten Fascie, welche sie voneinander trennt.

Der sehr kräftige *Tibial. ant.* entwickelt seine Endsehne im distalen Drittel des Unterschenkels. Dieselbe verläuft durch das mediale Fach. des *Lig. cruciat.* und teilt sich dabei in 2 Stränge. Der stärkere derselben inseriert sich verbreitert an der medialen Fläche des *Os cuneif. I.*, der bedeutend schwächere an dem medialen Rande des *Os metatarsi I.* Letzterer ist als sehniger Faserzug von der Basis zum Köpfchen dieses Knochens zu verfolgen.

Die Endsehne des ebenfalls kräftigen *Ext. digit. long.* wird im distalen Viertel des Unterschenkels an der medialen Seite des Muskels sichtbar, geht durch das laterale Fach des *Lig. cruciat.* und zerfällt dabei in 3 Portionen. Die am meisten medianwärts gelegene derselben teilt sich bei ihrem Verlauf über das *Os metatars. III* abermals und sendet die 2 dabei entstehenden Sehnen zur Dorsalaponeurose der 2. und 3. Zehe. Die mittlere Portion bildet die für die 4. Zehe bestimmte Sehne. Die laterale Portion endlich ist die stärkste von allen und teilt sich in 2 Sehnenbündel, die distalwärts zwar stark divergieren, jedoch durch eine derbe, rasch breiter werdende Membran verbunden sind. Das eine Bündel geht zur Dorsalaponeurose der 5. Zehe, während das andere an der lateralen Seite der Basis des *Os metatars. V* und die Membran an der lateralen Seite dieses Knochens von der Basis bis zum Köpfchen sich festsetzt (Sehne des *Peronaeus tertius*).

Die zarte Endsehne des relativ schwachen *Ext. halluc. long.* entwickelt sich erst nach dem Durchtritt des Muskels durch das mittlere Fach des *Lig. cruciat.* und geht in die Dorsalaponeurose der großen Zehe über.

Die Innervation der 3 letztgenannten Muskeln besorgt der *N. peronaeus profundus*.

*M. peronaeus tertius* ist als Muskel nicht vorhanden; siehe Endsehne des *Ext. digit. long.*

Das *Lig. transversum cruris* ist durch schwache Faserzüge im distalen Drittel der *Fascia cruris* angedeutet. Ebenfalls schwach ist das *Lig. cruciatum* entwickelt, während das *Lig. fundiforme* durch kräftige Bandzüge gebildet wird.

*M. peronaeus longus* und

*M. peronaeus brevis* sind in den proximalen 2 Dritteln des Unterschenkels völlig miteinander verwachsen und erscheinen erst im distalen Drittel als gesonderte Muskeln. Sie haben denselben Ursprung wie die des Menschen und empfangen starke Faserbündel von den *Septa intermusc. fibul. ant. et post.*

Die Endsehnen der beiden starken Muskeln werden bei ihrem Verlauf unter dem starken *Retinacul. peron. sup.* frei, welches sie in einem gemeinsamen Fach passieren. Gleich darauf kreuzt die Sehne des *Peron. brevis*, welche sich bis hierher hinter der Sehne des *Peron. long.* befindet, die letztere und kommt vor dieselbe zu liegen. In gesonderten Fächern ziehen die Sehnen unter dem *Retinacul. peron. inf.* distalwärts.

Die Sehne des *Peron. long.* hat denselben Verlauf und die gleiche Insertion wie beim Menschen. Die Sehne des *Peron. brev.* spaltet sich kurz vor ihrem Ansatz in 2 Bündel, welche sich nebeneinander an der *Tuberos. oss. metatars. V* festsetzen. Ein dünner Strang (Sehnenrudiment des *Peron. parvus*), der sich von der Sehne abteilt und zur Strecksehne der 5. Zehe oder Dorsalfäche des *Os metatars. V* zieht, ist nicht vorhanden.

Die Innervation der beiden *Peronaei* wird vom *N. peron. superfic.* besorgt.

*M. triceps surae* (Fig. 8) wird von dem *M. gastrocn.* und dem *M. soleus* gebildet:

a) *M. gastrocnemius* ist relativ schwach entwickelt und verhält sich bezüglich des Ursprunges und des Verlaufes wie beim Menschen. Die beiden Köpfe des Muskels vereinigen sich an der Grenze des proximalen und mittleren Drittels des Unterschenkels.

b) *M. soleus* ist relativ schwach entwickelt und erhält die Hauptmasse seiner Ursprungsbündel von dem *Capitulum fibulae*, der hinteren Fläche des Wadenbeins, und dem *Sept. intermusc. fibul. post.* Medianwärts greift der Ursprung auf einen starken Sehnenbogen über, der sich von der Fibula zur Tibia ausspannt und an letzterer dicht neben der Insertion des *Popliteus* seine Befestigung findet. Jedoch nur die laterale Hälfte des Sehnenbogens (Fig. 8) entsendet schwache Fleischbündel an den Muskel, während die mediale den proximalen Rand einer derben aponeurotischen Membran darstellt, in welche der Muskel medianwärts übergeht. Diese Membran befestigt sich an der *Linea poplitea* und am medialen Rande der Tibia bis zur Mitte derselben. Wie bereits erwähnt, strahlen Faserzüge der Endsehnen des *Gracilis* und des *Semitendin.* in dieselbe aus.

Der Gastrocnem. bildet bald nach der Vereinigung der beiden Köpfe eine anfangs schmale, distalwärts breiter werdende Endsehne. Dieselbe greift zwar bis auf die ventrale Fläche des Muskels durch, wird jedoch nicht frei, so daß an beiden Seiten schmale Fleischstreifen bis zur Insertion herabreichen. Ähnlich verhält sich auch der Soleus. Bei ihm dringt aber die Endsehne nicht auf die ventrale Fläche durch, und die bis zum Ansatz herabreichenden Muskelstreifen sind auf beiden Seiten breiter. Unweit der Insertion — *Tuber calcanei* — verwachsen die beiden Muskeln. — Innervation: *N. tibial.*

*M. plantaris* fehlt an beiden unteren Extremitäten.

*M. popliteus* (Fig. 8) ist kräftig entwickelt und verhält sich wie beim Menschen.

*M. tibialis posterior,*

*M. flexor digitorum longus* und

*M. flexor hallucis longus* sind kräftig entwickelt. Sie haben denselben Ursprung wie beim Menschen und empfangen außerdem noch Fleischbündel von dem in hohem Grade sehnig verstärkten Fascienblatt, welches sie voneinander trennt. Der *Tibial. post.* ist zwar der mittlere von ihnen, wird jedoch von den beiden anderen völlig überlagert. Die Endsehnen bilden sich in der Mitte der dorsalen Flächen, so daß die Muskeln in einem mehr oder weniger großen Abschnitte gefiedert erscheinen. Bei ihrem Verlauf hinter dem *Malleol. medial.* werden die Endsehnen frei: die des *Tibial. post.* und des *Flex. dig. long.* ungefähr in gleicher Höhe, die des *Flex. halluc. long.* etwas weiter distalwärts an der Stelle, an welcher sie von dem sehr kräftigen *Lig. laciniat.* bedeckt ist. Beim Verlauf hinter dem *Malleol. medial.* sind die Endsehnen in gleicher Weise nebeneinander gelagert wie beim Menschen.

Die Endsehne des *Tibial. post.* tritt auf die Plantarfläche des Fußes und inseriert sich mit einem sehr starken Sehnenzipfel an die *Tuberosit. oss. navicul.* und mit schwächeren Faserzügen an das *Os cuneiforme I,* an die Scheide der Endsehne des *Peron. long.* und das *Os cuboid.*

Die kräftige, 1 cm breite Endsehne des *Flex. digit. long.* (Fig. 9) kreuzt auf der Plantarfläche des Fußes die des *Flex. halluc. long.* und kommt dabei unter dieselbe zu liegen. Gleichzeitig verwächst sie mit dem lateralen Endstrang der Sehne dieses Muskels. Unmittelbar nach dieser Vereinigung teilt sie sich in 4 Sehnen, welche zu der 2.—5. Zehe ziehen. Dieselben durch-

bohren in der Mitte der Grundphalangen die Sehnen des Flex. digit. brev. und inserieren sich an der Basis der Endphalangen.

Während die Endsehne des Flex. dig. long. über den Calcaneus verläuft, entspringen an ihrer hinteren resp. (distalwärts) unteren Fläche (Fig. 9) anfangs schwache, bald darauf stärker werdende Muskelbündel. Dieselben bilden an der Kreuzungsstelle der Endsehnen des Flex. dig. long. und des Flex. halluc. long. einen platten, 1 cm breiten Muskel, der die obere Partie des Flex. dig. brevis (s. denselben) darstellt. Infolge des Ursprunges dieser Partie verbleibt an der hinteren Fläche der Endsehne des Flex. digit. long. nur eine  $1\frac{1}{2}$ —2 cm breite Fläche, die von Muskelfasern völlig frei ist.

Die sehr starke,  $1\frac{1}{4}$  cm breite Endsehne des Flex. halluc. long. (Fig. 9) teilt sich an der Kreuzung mit der des Flex. dig. long. in einen medialen und einen lateralen Strang. Ersterer zieht zur Nagelphalanx der großen Zehe; letzterer verwächst, wie bereits erwähnt, mit der Endsehne des Flex. digit. long.

Die Innervation der 3 letztgenannten Muskeln besorgt der N. tibial.

M. extensor hallucis brevis und

M. extensor digitorum brevis verhalten sich wie beim Menschen. Am Ursprunge sind sie verwachsen.

M. abductor hallucis (Fig. 9) verhält sich wie beim Menschen.

M. flexor hallucis brevis (Fig. 9) entspringt mit kurzer, kräftiger Sehne, deren Ausläufer mit solchen der Endsehne des Tibial. post. in Verbindung treten. Der kurze, relativ starke Muskel setzt sich an den lateralen Rand der Sehne des Abduct. halluc. Ein zweiter Kopf des Muskels ist nicht vorhanden. — Innervation: N. plantar. medial.

M. opponens hallucis ist nicht vorhanden.

M. adductor hallucis (Fig. 9) zeigt zwar schräge und quere Faserzüge, läßt sich jedoch nicht dementsprechend in 2 Köpfe trennen. Er entspringt von der Plantarfläche der Basis des 2. und 3. Os metatars. und von einem kräftigen Sehnenbogen, der sich von der Basis zum Köpfchen des 3. Os metatars. ausspannt. Die Muskelbündel konvergieren zur großen Zehe und inserieren sich kurzsehlig am lateralen Abschnitt der Basis der Grundphalanx. — Innervation: Ram. profund. n. plant. lateral.

M. abductor dig. quinti (Fig. 9) entspringt wie beim Menschen. Der relativ kräftige Muskel teilt sich bei dem Verlauf

über das Os cuneif. III in 2 Bäuche, von denen der laterale sich fleischig an die Tuberosit. oss. metatarsal. V festsetzt und der mediale in eine starke Sehne übergeht. Dieselbe verwächst mit dem Flex. digiti V brev. und inseriert sich an der Basis der Grundphalanx der 5. Zehe.

*M. flexor digiti quinti brevis* (Fig. 9) und

*M. opponens digiti quinti* liegen nebeneinander medianwärts von dem Abd. digiti V und sind am Ursprunge, welcher der gleiche ist wie beim Menschen, miteinander verwachsen. Die Insertion des Flex. dig. V brevis erfolgt gemeinsam mit dem Abd. dig. V, die der Endsehne des Opp. dig. V an der medialen Seite der Basis der Grundphalanx der 5. Zehe.

Die Muskeln des Kleinzeheballens werden vom N. plant. lateral. innerviert.

*M. flexor digitorum brevis* (Fig. 9) besteht aus einer oberen und einer unteren Partie. Der Ursprung der ersteren wurde bei der Beschreibung des Flex. dig. long. angegeben. Die untere Partie entspringt fleischig von dem Proc. medial. tuber. calcan. und von dem proximalen Abschnitt der sehr kräftigen Aponeurosis plantaris. Sie ist etwas kräftiger als die obere Partie und wird durch den N. plantaris lateralis in der proximalen Hälfte von der über ihr liegenden Endsehne des Flex. halluc. long. und in der distalen von der oberen Partie getrennt. Beide Partien spalten sich in der Mitte der Plantarfläche in je 2 Bäuche, deren je 2 Endsehnen die perforierten Sehnen für die 2.—5. Zehe darstellen: die 2 Sehnen der oberen Partie gehen an die 4. und 5. Zehe, die 2 der unteren an die 2. und 3. Der Ansatz erfolgt an der Basis der Mittelphalangen. — Innervation: N. plant. medial.

*M. quadratus plantae* fehlt beiderseits.

Mm. lumbricales,

Mm. interossei dorsales und

Mm. interossei plantares verhalten sich im wesentlichen wie beim Menschen.

Mm. contrahentes digitorum sind nicht vorhanden.

Interdigitalmembranen sind auch am Fuß stark entwickelt und reichen: zwischen der 2. und 3. Zehe bis zum distalen Ende, zwischen der 3. und 4. und der 4. und 5. Zehe bis zur Mitte der betreffenden Grundphalangen.

Im Anschluß an das Muskelsystem beschreibe ich den

### Kehlsack

des Gorilla, zumal er durch seine große Ausdehnung auf das Verhalten der ihm benachbarten Muskeln des Halses und der Brust nicht ohne Einfluß geblieben ist. Er repräsentiert sich vor der Präparation (Fig. 1) als eine geschwulstartige Hervorragung, die den medialen Teil des Halses (vom Zungenbein an kaudalwärts) und der Brust (bis zur 2. Rippe) einnimmt. An letzterer Stelle dringt er zwischen die Pars clavicul. und die Pars sternocost. des Pector. maj. in die Tiefe, indem er dabei den kaudalen Abschnitt der Pars stern. des Sternocleidom. und die mediale Hälfte der Pars clavic. des Pect. maj. bedeckt. Auf der derben, die ventrale Wand des Kehlsackes überziehenden und von ihr nicht trennbaren Fascie sind deutliche Faserzüge des Platysma zu erkennen. Die Fascie setzt sich kranialwärts mit straffen Bindegewebszügen an den Körper des Zungenbeins und schlägt sich kaudalwärts zwischen Pars clavic. und Pars sternocost. des Pector. maj. in die Tiefe. Hier geht sie in die Fascie über, welche den Pector. min. bedeckt. Diese letztere ist auf der linken Seite durch sehnige Faserzüge verstärkt, die sich an den kranialen Abschnitt des medialen Randes des Proc. corac. festsetzen. Auf der rechten Seite entbehrt die Fascie dieser Verstärkungen. Soweit sich an dem nicht aufgeblähten Kehlsack erkennen läßt, reicht er auf der linken Brusthälfte lateralwärts bis zur Mitte einer Linie, welche die Spitze des Proc. corac. mit dem Manubr. sterni verbindet, endet aber auf der rechten ein wenig früher. Der M. stylohyoid. setzt sich nicht an den Stiel des Kehlsackes an, sondern hat, wie oben erwähnt, dieselbe Insertion wie beim Menschen.

Präpariert man den Kehlsack in kaudokranialer Richtung vorsichtig von seiner Unterlage ab (Fig. 2), so ergibt sich, daß er 1 cm von der Incis. thyreoid. (sup.) an dem linken kranialen Rande des Schildknorpels seinen Anfang nimmt und, schräg medialwärts verlaufend, zwischen den Mm. sternohyoid. an die Oberfläche tritt. In seinem weiteren Verlauf nimmt er ziemlich genau die Mitte des Halses ein und liegt den Mm. sternohyoid. und sternothyreoid. auf. Anfangs ein 1—2 cm weites Rohr (in nicht aufgeblähtem Zustande) darstellend, gewinnt der Kehlsack rasch an Umfang und erreicht auf der Brust eine beträchtliche Ausdehnung.

Unmittelbar an seinem Anfang entsendet der Kehlsack eine Ausbuchtung nach links (Recessus cervicalis sinister). Dieselbe

reicht lateralwärts bis zu einer Linie, die den Angul. mandib. mit der Art. sternoclavicul. verbindet. Anfangs liegt sie zwischen der linken Platte des Schildknorpels und dem linken M. thyreoideus, später bedeckt sie die großen Halsgefäße.

Ein gleich großer, dieselbe Lage einnehmender Recessus cervic. dext. nimmt  $1\frac{1}{2}$  cm nach rechts von der Mittellinie am kranialen Rande des Schildknorpels seinen Anfang, steht jedoch, soweit es sich äußerlich beurteilen läßt, mit dem Kehlsack in keiner Verbindung. Der Zwischenraum zwischen dem letzteren und diesem Recessus —  $2\frac{1}{2}$  cm breit — wird durch Fett, welches sich in reicher Menge auf der Membr. hyothyreoideus vorfindet, eingenommen.

Weitere Ausbuchtungen<sup>1)</sup> weist der Kehlsack sowohl kranial- als auch kaudalwärts von der Clavicula auf; ich bezeichne sie als Recessus supra- und infraclaviculares. Die ersteren erstrecken sich, von dem kaudalen Abschnitt des Sternocleidom. bedeckt, die letzteren zwischen Pector. maj. und Brust lateralwärts und haben auf der linken Seite eine größere Ausdehnung als auf der rechten Seite.

Die Untersuchung des aufgeschnittenen Kehlkopfes läßt erkennen, daß der Kehlsack einer Ausstülpung des linken Ventriculus laryng. seine Entstehung verdankt oder vielmehr einen ventral- und kaudalwärts kolossal erweiterten linken Ventriculus laryngis darstellt. Die von mir als Recessus cervic. dexter bezeichnete Ausstülpung erweist sich als der mäßig erweiterte rechte Ventriculus laryng.: er steht mit dem Kehlsack in keiner Verbindung.

## II.

Bei der Betrachtung der Rückenmuskeln des Gorilla fällt zunächst die vom Menschen abweichende Beschaffenheit des Trapezii auf: die vom Hinterhaupt und den Halswirbeln kommenden Fleischbündel — der cervikale Abschnitt — sind auffallend kürzer als beim Menschen. Dasselbe fanden LANGER und R. FICK beim Orang, GRATIOLLET und ALIX beim Troglodytes aubryi. Ein

---

1) Der Kehlsack und seine Ausbuchtungen waren bei der Präparation mehrfach beschädigt worden. Durch die entstandenen Oeffnungen wurden dieselben, soweit es sich bewerkstelligen ließ, mit Watte gefüllt.

Gleiches wird wohl auch für den Gorilla, welchen DUVERNOY untersuchte, sowie für den Schimpanse VROLIKS zutreffen, soweit man auf den von diesen Autoren gelieferten Abbildungen erkennen kann. Mit Recht erklärt LANGER durch „diese Eigentümlichkeit des Trapezius die gerade bei den Anthropoiden so auffällige Verkürzung des Halses und des Nackens“, den Hochstand des Schultergürtels. Gleichzeitig mit der Kürze des cervikalen Abschnittes des Muskels ist bei unserem Gorilla auch eine starke Entwicklung desselben verbunden: er ist 0,5 cm dick, ca. 2 $\frac{1}{2}$ -mal stärker als der kaudale Abschnitt. DUVERNOY fand den Muskel beim Gorilla dünn, BISCHOFF dagegen kräftig. GRATIOLET und ALIX heben hervor, daß der cervikale Abschnitt des Muskels bei Troglod. aubryi besonders stark entwickelt war. R. FICK bezeichnet den ganzen Muskel als sehr kräftig und entschieden fleischiger als beim Menschen. Auf Grund dieser Mitteilungen dürfte man der Wahrheit nahekommen mit der Behauptung, daß der Trapezius der Anthropoiden in seinem cervikalen Abschnitt im allgemeinen stärker entwickelt und dabei kürzer ist als beim Menschen. Bei der Beurteilung der Wirkung muß in Betracht gezogen werden, daß ein Sehnenjoch dem Trapezius der Anthropoiden meist fehlt, sowie daß infolge des schrägen, fast steilen, kaudomedialwärts gerichteten Verlaufes der Spina scapulae sich die dorsalen Bündel des Muskels bei den Anthropoiden durchweg an den kranialen Rand der Schultergräte ansetzen.

Die Funktion des Trapezius wird bei den Anthropoiden in wirksamer Weise durch die der kräftigen Rhomboidei unterstützt. Bei ihnen haben diese Muskeln vielfach einen kranialwärts ausgedehnteren Ursprungsbezirk als in der Norm beim Menschen. Derselbe kann sich bei Troglodytes aubryi (GRATIOLET und ALIX) und beim Orang (BISCHOFF, HEPBURN) sogar auf das Hinterhaupt erstrecken. Eine derartige größere Ausdehnung des Ursprunges wurde einerseits bei den niederen Affen (SIRENA, CHAMPNEYS), andererseits als seltene Varietät beim Menschen beobachtet (WOOD u. a.).

Ebenso wie der Trapezius ist auch der Levator scapulae auffallend kurz und relativ kräftiger als beim Menschen. Da er bei den Anthropoiden, soweit Angaben vorliegen, nur von den Querfortsätzen der 3—5 ersten Halswirbel<sup>1)</sup> entspringt, so trennt eine

---

1) Bei einem Orang fand HEPBURN, daß der Muskel von den 4 ersten Halswirbeln und von der äußeren Fläche des Proc. mastoid.

mehr oder weniger große Lücke den Muskel vom Serratus anterior. Soweit ich weiß, beobachtete nur R. FICK bei einem der von ihm untersuchten Orang ein Zusammenhängen des letzteren mit dem Levator scapulae. Bei seinem anderen Orang fand er sie jedoch getrennt, obgleich die Ursprungszacken des Levator scapulae bis zum 7. Halswirbel reichten. Sieht man von dieser Angabe R. FICKS ab, so unterscheidet sich das Verhalten des Levator scapulae und des Serratus anterior bei den Anthropoiden von dem bei den niederen Affen dadurch, daß sie bei ersteren getrennt sind, bei letzteren jedoch zusammenhängen (BISCHOFF). Als Ausnahme von dieser Regel ist die Beobachtung SIRENAS zu bezeichnen, der bei zweien der 3 von ihm untersuchten Vertreter von *Mycetes fuscus* das Zusammenhängen der Muskeln vermißte (v. Serratus ant.).

Der *Latissimus dorsi* zeigt eine im Verhältnis zu dem des Menschen viel größere Ausdehnung des Ursprunges an der *Crista iliaca*. Bei unserem Gorilla endet derselbe erst  $3\frac{1}{2}$  cm entfernt von der *Spina il. ant. sup.* Beim Schimpanse beobachtete sowohl BISCHOFF als auch GRATIOLET und ALIX, daß der Ursprung sich selbst noch auf das *Lig. inguinale* ausdehnte. Eine Ausdehnung, wie ich beim Gorilla, beobachtete R. FICK beim Orang, MACALISTER (nur einmal) beim Menschen. Die Zahl der Rippenursprünge des Muskels scheint bei den Anthropoiden meist etwas größer zu sein als beim Menschen. DUVERNOY berichtet zwar nur von 2 Rippenursprüngen bei seinem Gorilla, ich aber fand beim Gorilla 5, BISCHOFF ebenfalls beim Gorilla 4, GRATIOLET und ALIX bei *Troglod. aubryi* 5. Betreffs der Ursprünge an den Dornfortsätzen variiert der Muskel bei den Anthropoiden ebenso wie beim Menschen, jedoch in ausgedehnterem Maße. Soweit mir bekannt ist, sah nur VROLIK beim Schimpanse eine Verschmelzung des *Latissimus* mit dem *Trapezius*. Einen vom kaudalen Winkel der *Scapula* ausgehenden accessorischen Kopf hat keiner der Autoren bei dem *Latissimus* der Anthropoiden gesehen. Entsprechend der größeren Ausdehnung des Ursprungsgebietes gewinnt der Muskel bei den Anthropoiden eine mächtige Entwicklung: R. FICK hat den *Latissimus* des Orang gewogen und

---

entsprang; bei einem Schimpanse sah CHAMPNEYS ihn nur von den Querfortsätzen des 1. und 2. Halswirbels entspringen. Bei einem Orang R. FICKS reichten die Ursprungszacken bis zum 7. Halswirbel.

fund ihn  $1\frac{1}{2}$  mal so schwer als den des Menschen. Die Insertion des Muskels sowie die Beziehung seiner Endsehne zu der des *Teres major* sind die gleichen wie beim Menschen; nur FICK sah den Ansatz ungewöhnlich weit proximalwärts sich erstrecken. Der *Latissimus* der niederen Affen verhält sich betreffs des Ursprunges und der Insertion wie der der Anthropoiden.

Der *Serratus post. inferior* fehlt bei unserem sowie bei dem von BISCHOFF untersuchten Gorilla, bei dem DUVERNOYSchen war er jedoch vorhanden <sup>1)</sup>. Beim Schimpanse VROLIKS war er ähnlich wie der des Menschen beschaffen, und beim Orang R. FICKS war nur die letzte Zacke kräftig entwickelt. Bei *Troglodyt. aubryi* fanden GRATIOLET und ALIX den Muskel ziemlich stark: er inserierte sich an der 9.—13. Rippe. Dieselbe Insertion mit 5 Zacken fand H. VIRCHOW in einem Fall bei einer menschlichen Leiche, die 13 Rippen aufwies. Eine viel größere Ausdehnung des Muskels fand SIRENA bei *Mycetes fuscus*: bei diesem Tier entsprang der Muskel von den 6 letzten Brust- und den 2—3 ersten Lendenwirbeln und setzte sich an die 9 letzten Rippen. Betreffs weiterer Mitteilungen verweise ich auf die Monographie MAURERS, in welcher die *Mm. serrati post.* in ausführlicher Weise behandelt werden. — Das Fehlen des *Serratus post. inf.* beim Gorilla befremdete BISCHOFF nicht, da bei der großen „Nähe der 13. Rippe an dem Hüftkamm“ kaum ein Spielraum für die Abwärtsbewegung dieser unteren Rippen sich findet“. Mit Rücksicht darauf, daß ihn DUVERNOY beim Gorilla, GRATIOLET und ALIX beim Schimpanse fanden, dürfte die Erklärung BISCHOFFS in dieser Form nicht zutreffend sein.

Der *Serratus post. sup.* weicht in seinem Verhalten bei den Anthropoiden nicht von dem beim Menschen ab: er ist bald stark, bald schwach entwickelt und kann auch fehlen (Orang). Bei *Mycetes* war er durch eine mäßig verdickte Aponeuose dargestellt.

Die Anordnung des *Splenius* ist sowohl bei den niederen Affen und den Anthropoiden als auch beim Menschen im wesentlichen die gleiche: geringe Schwankungen in dem Ursprunge und der Insertion kommen vor. Von dem *Splenius*, namentlich dem

1) Die Angabe BISCHOFFS und TESTUTS, DUVERNOY erwähne nicht diesen Muskel, ist falsch: er führt ihn auf p. 190 seiner Arbeit kurz an.

Splenius capitis, unseres Gorilla bekam ich den Eindruck, daß er relativ stärker ist als der des Menschen. Darin stimme ich mit BISCHOFF überein (Gorilla, Hylobates).

Werfen wir einen Blick zurück auf die eben besprochenen platten Rückenmuskeln, so müssen wir hervorheben, daß die für die Bewegung des Schulterblattes und der vorderen Extremität bestimmten Muskeln bei den Anthropoiden eine stärkere Ausbildung als bei dem Menschen erfahren haben und dies auch in dem ausgedehnteren Ursprungsgebiet zum Teil zum Ausdruck gelangt. Fast das Gegenteil ist von den langen Rückenmuskeln unseres Gorilla zu sagen: nur der an das Hinterhaupt ziehende Abschnitt derselben zeigt eine Stärke, wie sie beim Menschen beobachtet wird. GRATIOLET und ALIX berichten dasselbe von Troglod. aubryi. In Anbetracht der Gestaltung des Kreuzbeins und der Lendenwirbelsäule sowie des geringen Raumes zwischen dem Hüftbein und der letzten Rippe darf ich annehmen, daß bei den anderen Anthropoiden, von denen die Autoren keine Angaben über die Stärke der langen Rückenmuskeln machen, diese sich ähnlich verhalten haben. Dieser Annahme steht zwar R. FICK gegenüber, der von den „tieferen Rückenmuskeln“ kurz sagt, sie seien sehr kräftig entwickelt, doch glaube ich, daß es sich in diesem Falle um eine individuelle Eigentümlichkeit handelt. Letztgenannter Autor nennt die Anordnung dieser Muskeln bei der Beschreibung des Muskelsystems seines Orang „überraschend menschlich“. Ich muß gestehen, daß diese Anordnung, welche in der Tat nur in wenigen Punkten bei den Anthropoiden und den niederen Affen von der beim Menschen zu beobachtenden abweicht, mich nicht überrascht hat, wohl aber das Fehlen einer Angabe bei den Autoren über die Stärke des Sacrospinalis und speziell seiner lumbalen und dorsalen Unterabteilungen. Nur GRATIOLET und ALIX betonen, daß „l'extrémité inférieure du muscle, énorme dans l'espèce humaine, est ici réduite à des proportions minimales . . . Ce que nous disons de lui (Troglodytes) peut également s'appliquer aux Gorilles“. Diesen Ausspruch kann ich auf Grund meiner Untersuchungen vollständig bestätigen.

Betreffs des Longissimus capitis, den ich bei unserem Gorilla von relativ gleicher Stärke wie beim Menschen fand, gibt BISCHOFF an, daß er bei dem von ihm untersuchten Gorilla besonders kräftig entwickelt war. Daß dem so auch beim Gorilla DUVERNOYS gewesen sein muß, darauf deutet die Angabe „encore un moyen de plus pour soutenir sa lourde tête suspendue à la colonne vertébrale“.

Ebenfalls stark entwickelt erwies sich der *Semispinalis capitis*. Er ist bei den Anthropoiden und bei den niederen Affen (*Mycetes*) bald geteilt in *Complexus major* und *Biventer*, bald ungeteilt, besitzt eine Zwischensehne oder nicht: alles Dinge, wie sie in gleicher Weise auch beim Menschen vorkommen.

Die kurzen Rücken- und Nackenmuskeln sind bei den Anthropoiden und den niederen Affen in gleicher Anordnung vorhanden wie beim Menschen. Bezüglich der Stärke weichen die Angaben von DUVERNOY von denen von GRATIOLET und ALIX ab: jener fand den *Obliquus superior* beim Gorilla sehr stark, diese dagegen ihn bei *Troglod. aubryi* schwach und den *Obliq. inf.* stark entwickelt. SIRENA fand die kurzen Rückenmuskeln des *Mycetes* relativ stärker als die des Menschen.

Zu den *Intertransversarii* rechne ich den als *Atlantomastoideus* beschriebenen Muskel. GRATIOLET und ALIX geben an, daß bei *Troglodytes aubryi* der *Rectus lateralis* aus 2 Bündeln besteht, welche beide an der Spitze des Querfortsatzes des Atlas entspringen: das eine von ihnen setzt sich am *Proc. jugul.*, das andere am *Proc. mastoid. fest.* Das letztere Bündel ist als *Atlantomastoideus* anzusehen. Diese Autoren sind, soweit mir bekannt, die einzigen, welche von dem Vorkommen dieses Muskels bei den Anthropoiden und den Affen im allgemeinen berichten. Von anderen Wirbeltieren ist bekannt, daß der *Rect. capit. later.* bei der Katze in der Nähe des *Proc. styloid. (TESTUT)* und bei *Vespertilio murinus (MAISONNEUVE)* in der *Regio mastoidea* sich festsetzt. Ungleich zahlreicher sind die Angaben von seinem Vorkommen bei dem Menschen. Seit der Mitteilung J. B. WINSLOWS, der ihn als *Rectus lateralis accessorius* beschrieb und nach dem der Muskel an der Spitze des *Proc. transv. des Atlas* entspringt und sich hinter dem *Proc. mastoid.* anheftet, haben BANKART, PYE-SMITH und PHILLIPS, GRUBER und KNOTT über ihn Mitteilung gemacht. GRUBER fand ihn unter 50 Leichen 4mal beiderseitig, 7mal linksseitig. Die Abbildung, welche er von dem *Atlantomastoideus* des Menschen liefert, stimmt im wesentlichen — der Verlauf des *Biventer maxill. inf.* zwischen *Rectus capitis later.* und *Atlantomast.* — mit der von mir gegebenen überein, ebenso auch die Beschreibung GRUBERS mit der meinigen. GRUBER fand, daß der Muskel an seinem Ursprung bisweilen „Fleischbündel der am *Proc. transv. atlant.* sich inserierenden oder von demselben entspringenden Zacken der Cervikalmuskeln, namentlich des *M. transversal. cervic.*“ aufnimmt. Aehnliches sah ich beim Gorilla:

Sehnenzüge des Splen. cervic. gingen auf den Muskel über. In Uebereinstimmung mit GRUBER halte ich den Atlantomastoideus für einen überzähligen Rectus capitis lateralis.

Die oberen Zungenbeinmuskeln sind an Zahl bei den Anthropoiden und den niederen Affen ebenso vorhanden wie beim Menschen. In der Anordnung weicht nur der *M. digastricus* der Affen von dem normalen des Menschen ab und verlangt deshalb eine kurze Berücksichtigung. Er setzt sich auch bei ihnen aus 2 Bäuchen zusammen; nur beim Orang besitzt er gewöhnlich nur einen Bauch, den hinteren (dorsalen), der sich an dem Winkel des Unterkiefers festsetzt. Als überaus seltene Anomalie ist ein ganzliches oder teilweises Fehlen des vorderen Bauches und der Zwischensehne wohl auch beim Menschen (PLATNER, M. WHINNIE, GRUBER) beobachtet worden, als normale Erscheinung wird dasselbe aber bei den Carnivoren gefunden. Bei unserem Gorilla war der Ursprung des dorsalen Bauches ausgedehnter als beim Menschen. Die beiderseitigen Zwischensehnen vereinigten sich und bildeten einen am Zungenbeinkörper befestigten Sehnenbogen, von dem die verwachsenen ventralen (vorderen) Bäuche in Gestalt einer kräftigen Muskelplatte zum Unterkiefer ziehen. Eine ähnliche breite Befestigung des ventralen Bauches am Zungenbeinkörper beobachtete auch DUVERNOY beim Gorilla. Dieser Autor bezeichnet die ventralen Bäuche als breit und platt, erwähnt jedoch nicht, daß sie verwachsen sind. BISCHOFF fand den Muskel beim Gorilla gut entwickelt und im übrigen bei ihm sowohl wie beim *Hylobates* dieselbe Anordnung wie beim Menschen. Bei *Troglod. aubryi* wurden die ventralen Bäuche des Muskels durch direkt vom Zungenbeinkörper ausgehende Bündel verstärkt. Für den Schimpansen betont VROLIK, daß der ventrale Bauch stärker sei als beim Menschen. Die Anordnung der beiderseitigen Zwischensehnen, wie sie unser Gorilla zeigte, kommt nach CUVIER, VROLIK und DUVERNOY bei *Papio* vor und wurde als seltene Anomalie auch beim Menschen beobachtet (HALLER, SOEMMERING, MACALISTER). Eine starke Entwicklung und Verschmelzung der ventralen Bäuche sah WILDER bei einem Schimpanse; sie scheint bei den niederen Affen eine gewöhnliche Erscheinung zu sein (VROLIK, TESTUT) und kommt beim Menschen nur selten vor (BANKART, PYE-SMITH und PHILLIPS). Auf Grund dieser Angaben kann man sagen, daß bei allen Anthropoiden (den Orang ausgenommen) und den niederen Affen der ventrale Bauch des *Digastricus* stärker entwickelt ist als beim Menschen und dadurch, sowie durch den häufigen breiten

Zusammenhang mit dem Zungenbeinkörper eine größere Kraftentfaltung gewinnt.

Unter den Halsmuskeln beansprucht unsere Aufmerksamkeit zunächst der von mir als *Cleidoatlanticus* aufgeführte Muskel. Obgleich VROLIK und R. FICK ihn nicht erwähnen, so kann man sagen, daß er bei allen Anthropoiden und niederen Affen vorkommt (CUVIER, MECKEL, HUXLEY, BISCHOFF, WOOD, TESTUT u. a.). Der Muskel geht, wie BISCHOFF hervorhebt, bei allen Affen an den Querfortsatz des Atlas und wechselt nur im Ursprung: bei den Anthropoiden entspringt er am akromialen Ende der Clavicula, bei den niederen Affen am Acromion oder auch an der Spina scapulae. Aus diesem Grunde wurden verschiedene Namen gewählt: CUVIER—*Cleido-cervicalis* oder *Acromio-trachealis*, TYSON—*Levator claviculae*, DUVERNOY—*Clavio-trachélien*, BISCHOFF—*Omocervicalis*, TESTUT—*Cléido-omo-transversaire*. Die Angabe BISCHOFFS, daß der *Omocervicalis* der Affen stets an den Querfortsatz des Atlas geht, ist insofern nicht richtig, als seltene Abweichungen von dieser Regel beobachtet worden sind. So fand VROLIK (p. 25) beim Orang einen Muskel, den er als die *Clavicularportion* des *Sternocleidomast.* bezeichnet, ich aber auf Grund seiner Beschreibung für einen *Cleidocervicalis* halten muß: da er sich an den *Epistropheus* ansetzt, so war er nicht ein *Cleidoatlanticus*, sondern ein *Cleido-epistrophicus*. Gleichzeitige Insertion am Atlas und *Epistropheus* sahen: M. BROWN beim Schimpanse, WOOD, BROCA, TESTUT bei den niederen Affen.

Beim Menschen sind derartig verlaufende Muskeln als seltene Anomalien schon lange bekannt. So beschrieb z. B. im Jahre 1847 GRUBER einen Muskel, den er als Varietät des Trapezius auffaßte und der in der Tat ein richtiger *Cleidoatlanticus* ist. Offenbar hatte BISCHOFF von diesem Fall keine Kenntnis, als er behauptete, daß der Muskel „bei dem Menschen sich nie auch nur als Varietät findet“. Betrachtet man ferner die erwähnten Varietäten der Insertion bei den Anthropoiden und den niederen Affen, so werden wir auch alle diejenigen Fälle, in welchen beim Menschen Muskelbündel von der Clavicula zum Atlas und dem *Epistropheus* ziehen, hierherzurechnen haben (WOOD, M. BROWN, KNOTT u. a.). Als charakteristisch für den *Omocervicalis* muß nicht die Insertion am Atlas, sondern im allgemeinen die *cleidotransversale* Richtung bezeichnet werden. Dieser Charakterisierung des Muskels entspricht am besten der von TESTUT gewählte Name *Cléido-omo-transversaire*. Auf Grund derselben gehören jene beim Menschen

beobachteten Muskelanomalien hierher, bei welchen der Ursprung an der Clavicula, die Insertion aber nicht an dem Atlas und Epistropheus, sondern an dem Querfortsatz eines weiter kaudalwärts gelegenen Halswirbels erfolgte (KELCH, THEILE, MACALISTER, WOOD, BROWN, TESTUT u. a.). Freilich muß betont werden, daß der Muskel bei den Anthropoiden und den niederen Affen in der Regel sich am Querfortsatz des Atlas inseriert, daß bei ihnen ein gleichzeitiger Ansatz am Atlas und Epistropheus nur als mehr oder weniger seltene Varietät, eine Befestigung aber an einem der weiter kaudalwärts gelegenen Halswirbel bis jetzt überhaupt nicht beobachtet worden ist.

Von den unteren Zungenbeinmuskeln läßt sich nichts Besonderes sagen. Sie haben beim Gorilla, den übrigen Anthropoiden und den niederen Affen dieselbe Anordnung wie beim Menschen. Ebenso kommen die bei letzterem beobachteten Varietäten als solche auch bei den ersteren vor. Wenn KRAUSE aber schreibt, daß der *M. omocleidohyoideus* „bei Affen konstant sein“ soll, so stimmt dieser Ausspruch nicht, soweit die mir bekannten Beobachtungen in Betracht kommen. Freilich sagt RICHET, auf den sich KRAUSE bezieht, nicht, daß er bei den Affen konstant vorkomme, sondern drückt sich in seiner kurzen Mitteilung über „Anomalies musculaires“ unbestimmt aus: „chez le singe il y a un muscle analogue“. Soweit ich weiß, geben nur GRATIOLET und ALIX an, daß bei *Trogodytes aubryi* sowohl ein *Omohyoideus* als ein *Cleidohyoideus* vorhanden ist, die sich in der Höhe des 6. Halswirbels vereinigen. Das Fehlen des *Omohyoideus* konstatierte BISCHOFF bei seinem Orang und hielt dies für eine individuelle Abweichung, da er bei den anderen untersuchten Orang vorhanden war. Bei *Mycetes fuscus* (SIRENA) und *Myc. seniculus* (SANDIFORT) scheint aber das Fehlen konstant zu sein. Beim Menschen wurde dasselbe übrigens auch als seltene Anomalie beobachtet. — Neben einem *Sternothyroideus* sah SIRENA bei *Mycetes fusc.* und SANDIFORT bei *Myc. senicul.* einen *Costothyroideus*, der von der 1. Rippe zum oberen Rande des Schildknorpels zog. DUVERNOY fand bei einem jungen Schimpanse keinen *Sternothyroideus*, wohl aber einen *Costothyroideus*: der Muskel entsprang mit einem größeren Teil seiner Bündel von dem Knorpel, mit einem kleineren von dem knöchernen Abschnitt der 1. Rippe. Ähnliches wurde in Form einer Verdoppelung des *Sternothyroideus* auch beim Menschen beobachtet (CRUVEILHIER). — Schließlich ist noch zu erwähnen, daß der Kehlsack sowohl auf die Form als auch auf

den Verlauf und die Insertion der unteren Zungenbeinmuskeln — dieselben werden lateralwärts verschoben — Einfluß ausübt.

Von den prävertebralen Halsmuskeln interessieren uns nur die Scaleni. Betreffs ihrer Zugehörigkeit sagt GEGENBAUR, daß sie je nach ihren Ursprüngen von den vorderen und hinteren Höckern der Querfortsätze der Halswirbel verschiedenen Systemen angehören. „Der vordere schließt sich, wie auch der mittlere, dem System der Intercostalmuskeln an, der hintere dagegen entspricht den Levatores costarum.“ Dieser Einteilung entspricht auch der Scalenus anterior der Anthropoiden und der niederen Affen. Soweit ich weiß, geben nur GRATIOLET und ALIX an, daß derselbe bei *Troglod. aubryi* von den Tuberc. anter. et poster. der Proc. transv. des 3.—6. Halswirbels entsprang. In der Tat handelte es sich hier um einen Scalenus anterior, da die Art. subclavia dorsalwärts von ihm verlief.

Sehr groß ist aber die Schwierigkeit bei der Zuteilung der beiden anderen Scaleni oder der Frage, ob die Anthropoiden und die niederen Affen einen Scalenus medius und einen posterior oder nur einen derselben besitzen. Uebereinstimmend geben alle Autoren an, daß bei ihnen außer dem Scal. ant. nur noch ein Scalenus vorkommt, der als Scal. post. aufgeführt und meist, soweit ich die Angaben verstehe, mit dem Scalenus medius des Menschen identifiziert wird. BISCHOFF sagt in seiner *Hylobates*-Arbeit: „Ein Scalenus tertius, für den beim Menschen das Kennzeichen gilt, daß er sich an die 2. Rippe festsetzt, fehlt bei allen Anthropoiden und eigentlich auch den übrigen Affen. Denn es ist doch wohl nur eine Modifikation des Verhaltens des Scalenus posterior, wenn derselbe bei den übrigen Affen außer an die 1. auch an die 2., 3., 4. und selbst 5. Rippe hinabsteigt und darin eine auffallende Abweichung von der Anordnung beim Menschen zeigt.“

Nach meiner Ansicht ist es zweckmäßiger, das von BISCHOFF angezogene Kennzeichen aufzugeben, die Einteilung GEGENBAURS streng durchzuführen und auf die Insertion der einzelnen Scaleni keine Rücksicht zu nehmen. Alsdann fallen alle Zweifel, Mißverständnisse sind völlig ausgeschlossen. Diejenigen Muskelbündel, welche vom Tub. ant. der Halswirbel kommen, werden als Scalen. anter., die vom Tub. post. ausgehenden aber als Scalen. poster. zusammengefaßt. Der erstere kann, je nachdem Teile desselben ventral- oder dorsalwärts von der Art. subclav. und dem Plex. brachial. verlaufen, in 2 Unterabteilungen gesondert werden: den

eigentlichen Scalen. anter. und den Scalen. med. Daß übrigens die Sonderung des Scalen. med. von dem Scalen. post. im gegebenen Falle keine leichte ist, geht aus folgenden Angaben GEGENBAURS hervor: „M. scalenus posterior schließt sich hinten dicht an den Scalenus medius an, mit dem er zusammengehört. . . . Häufig ist er mit dem Sc. medius innig verbunden, so daß er nur künstlich davon zu trennen ist.“

Folgen wir der Einteilung GEGENBAURS, so erweist sich, daß sowohl die Anthropoiden als auch die übrigen Affen einen Scalenus anterior (primus) und einen Scalenus posterior (tertius) besitzen, daß aber ihnen ein Scalenus medius (secundus) fehlt. Nur SIRENA beobachtete bei *Mycetes fusc.* einen bescheiden entwickelten Muskel von quadratischer Form und hält ihn mit Recht für einen Scalen. med.: er entsprang vom Tub. ant. des Querfortsatzes des 6. und 7. Halswirbels und inserierte sich am oberen Rande und der pleuralen Oberfläche der 1. Rippe nach rückwärts von dem Ansatz des Scalen. anter.; in dem dreieckigen Raume zwischen diesem Muskel und dem Scalen. anter. traten die Art. subclav. und der Plex. brachial. hindurch. Bei der Einteilung GEGENBAURS brauchen wir nicht zu der Annahme BISCHOFFS unsere Zuflucht zu nehmen, daß bei den niederen Affen eine Modifikation der Insertion des Scalen. post. vorhanden ist, sondern müssen betreffs der letzteren hervorheben, daß zwischen dem Menschen und den Anthropoiden einerseits und den niederen Affen andererseits ein konstanter Unterschied vorhanden ist: bei ersteren erfolgt der Ansatz an der 2. und auch an der 3. Rippe, bei letzteren dagegen, soweit mir Angaben vorliegen, an der 1.—5. (SIRENA), 2.—5. (BISCHOFF) oder 3.—5. (CHAMPNEYS). Ferner müssen wir im Auge behalten, daß der Scalen. poster. sowohl bei den Anthropoiden als auch bei den übrigen Affen, eine wenngleich wechselnde, so doch stets größere Anzahl von Ursprungszacken aufweist als beim Menschen: er entsprang bei unserem Gorilla von den 5 letzten Halswirbeln, bei Troglod. aubryi (GRATIOLET und ALIX) vom 2.—5. Halswirbel und bei *Mycetes* (SIRENA) von allen Halswirbeln.

Bei der Betrachtung der Scaleni sei noch eines kleinen Muskelbündels gedacht, welchen TESTUT als *scalène intermédiaire ou petit scalène* anführt. Denselben sahen GRATIOLET und ALIX sowohl bei Troglod. aubryi als auch beim Gorilla, Orang, Gibbon und Papio: er entsprang vom Rippenfortsatz des 6. Halswirbels

und zog schräg durch den zwischen dem Scalen. ant. und dem Scalen post. befindlichen Raum zur 1. Rippe. Dieser Raum wurde durch ihn in 2 Abschnitte zerlegt, einen ventralen und einen dorsalen: durch ersteren verlief die Art. subclav., durch letzteren der Plex. brachial. TESTUT beobachtete ihn bei Troglod. nig. Da aber DUVERNOY, VROLIK, BISCHOFF, R. FICK und ich ihn bei den Anthropoiden nicht fanden, so fragt es sich doch, ob die Ansicht TESTUTS, daß er sich bei allen Affen findet, derartig zu verstehen ist, daß er bei ihnen in der Norm vorkommt. Als seltene Varietät wurde er beim Menschen von TESTUT gefunden und als „scalène intermédiaire“ beschrieben.

Indem ich mich nun zu den Brustmuskeln wende, weise ich zunächst darauf hin, daß auch unser Gorilla keine Spur eines M. sternalis (M. présternal TESTUT) zeigt. Dies ist insofern von Bedeutung, als bisher dieser Muskel nur beim Menschen beobachtet worden ist.

Von den Muskeln der Pectoralis-Gruppe interessieren uns im hohen Grade die Pectorales major et minor. Der letztere, der Pectoralis minor, zeigt nach BISCHOFF bei Cynocephalus und den übrigen (niedereren) Affen zwei ganz getrennte Portionen, von denen die eine (kraniale) vom Rande des Brustbeins bis zum 6. Rippenknorpel und die andere (kaudale) von den Knorpeln der 8. und 9. Rippe entspringt und auch auf die Rectusscheide übergreift. Die Sehne der kranialen Portion setzt sich an die Spitze des Proc. coracoid. und das Lig. coraco-acromiale; die der kaudalen steht in unmittelbarer Kontinuität mit der Sehne der kranialen Portion und geht an den Oberarmkopf und an die Scheide und Sehne des Biceps. Ähnliches beobachtete SIRENA bei Mycetes fusc. Bei demselben entsprang der Pector. min. vom Sternum, von den Knorpeln der 6 ersten Rippen und der kranialen Partie der Rectusscheide; eine Teilung in zwei Portionen trat erst in der Nähe der Fossa infraclavic. ein. Die kraniale stärkere, breitere Sehne inserierte sich an die Crista tub. maj., den Proc. coracoid., wo ihre Fasern sich mit dem Lig. coracoclavic. verbanden, und an den unteren vorderen Rand der Extr. acrom. clavic.; die kaudale zarte Sehne hingegen an die Crista tuberc. min. DUVERNOY sah bei Inuus zwar keine Zweiteilung des Muskels, aber eine große Ausdehnung des Ursprunges längs der Medianlinie bis zum Proc. xiphoid. Bei den Anthropoiden verhält sich der Ursprung des Pector. min. in der Mehrzahl der beobachteten Fälle wie beim Menschen.

Der Ursprung des Pector. major. greift bei den niederen Affen kaudalwärts meist nicht auf die Rippenknorpel und die Rectusscheide über. Cynocephalus hat nach BISCHOFF eine Pars clavic. und eine Pars sternal.; Cercopithecus, Macacus und Pithecia dagegen nur eine Pars sternal.; bei allen 4 genannten Affen fehlte eine Pars costal. SIRENA fand bei Mycet. fusc., daß der Pector. maj. dem des Menschen gleicht. Nach DUVERNOY greift bei Inuus der Ursprung des Pector. maj. auf die Rectusscheide über. — Bei den Anthropoiden ist eine Pars sternocostalis fast stets vorhanden, häufig sehr gut entwickelt und greift bisweilen (nach BISCHOFF bei Hylobates, nach FICK beim Orang — P. sterno-costo-abdominalis) auch auf die Rectusscheide über.

Ueberblicken wir das soeben Mitgeteilte, so ist folgendes hervorzuheben. Der Pectoralis major der Anthropoiden verhält sich fast stets wie der des Menschen, bei den niederen Affen besitzt er jedoch in der Mehrzahl der Fälle nicht eine Pars costal. Der Pector. min. zeigt in der Mehrzahl der Fälle bei den niederen Affen zwei Portionen, von denen die kaudale von Rippenknorpeln und der Rectusscheide entspringt; bei den Anthropoiden weist er meist denselben Ursprung wie beim Menschen auf. Dieser auffallende Unterschied in den Ursprungsverhältnissen der Pector. major et minor bei den Anthropoiden und den niederen Affen legt die Vermutung nahe, daß diejenigen Muskelpartien, welche dem Pector. maj. der letzteren fehlen, in dem Pector. min. derselben vorhanden sind, und daß das umgekehrte Verhältnis bei den Anthropoiden besteht. Mit anderen Worten können wir sagen, daß der kaudale Abschnitt des Pector. min., welcher bei den niederen Affen fast stets von dem kranialen getrennt ist, sich bei den Anthropoiden dem Pectoralis major angeschlossen hat und mit ihm verwachsen ist. Zu Gunsten einer derartigen Anschauung sprechen die nachstehend angeführten Beobachtungen.

CHAMPNEYS fand bei Cynocephalus anubis, daß der Pector. minor. nicht ein gesonderter Muskel war, sondern daß er durch die tiefe Portion des Pectoralis major repräsentiert wurde. Seine Insertion am Proc. coracoid. war schwach und dehnte sich auch auf die äußere Kante der Bicepsrinne aus (Crista tuberc. maj.).

PAGENSTECHEER sagt von Mandrilla leucoph.: „An den Ursprüngen tritt dieser Teil (der hintere, kaudale) des großen Brustmuskels in eine nahe Beziehung zum Pectoralis minor, dessen Ursprünge beim Menschen nur bis zur 4. Rippe, hier von der 2.

bis zur 7. gehen und in denen des Pector. maj., wo diese an den Knorpeln der 8. und 9. Rippe liegen, ihre Fortsetzung zu haben scheinen.“

POZZI (zitiert nach TESTUT) sah beim Gorilla einen Muskel, der von der 6. und 7. Rippe entsprang und von dem Pectoralis minor durch einen langen Zwischenraum getrennt war. In letzterem lag eine Aussackung des Kehlsackes.

DUVERNOY fand bei seinem Gorilla eine Teilung des Pector. min. in eine vordere (kraniale) und eine hintere (kaudale) Portion, zwischen welchen eine Aussackung des Kehlsackes sich befand. Die kraniale Portion entsprang fächerförmig mit 6 Zacken von der 5. Rippe (nach der Abbildung scheinen mehr Rippen an dem Ursprung beteiligt gewesen zu sein) und inserierte sich mit breiter starker Sehne am Proc. corac. Die kaudale Portion nahm ihren Ursprung mit 2 Zacken von der 6. und 7. Rippe und heftete sich gemeinsam mit der Sehne der kranialen Portion an den Proc. coracoid. Die Insertion der kaudalen Portion weicht zwar von der bei den niederen Affen beobachteten ab, trotzdem können wir mit großer Wahrscheinlichkeit beide als homolog bezeichnen. Dazu haben wir um so mehr Berechtigung, als dieser Gorilla offenbar keine Rippenknorpelursprünge des Pectoralis major besaß. Letzterer reichte mit seinem Ursprung „jusqu'au niveau de la sixième côte“. Gleich darauf beschreibt DUVERNOY aber den Ursprung des Pect. maj. bei einem Schimpanse als „descendant de la partie supérieure du sternum . . . jusque sur le cartilage commun aux dernières côtes“. Diesem Ursprung entsprechend berichtet DUVERNOY beim Gorilla nichts von einem Umschlagen der kaudalen Partie des Pector. maj., tut aber beim Schimpanse derselben Erwähnung: „son insertion à l'humérus a lieu comme chez l'homme, en se contournant un peu, de manière que les faisceaux inférieurs deviennent postérieurs ou intérieurs, tandis que les supérieurs restent antérieurs ou extérieurs“.

R. FICK beobachtete bei dem ersten der von ihm untersuchten Orang, daß der kaudale Abschnitt des Pectoralis major, die P. sterno-costo-abdomin., vollkommen isoliert war im Ursprung und Ansatz von den beiden anderen Portionen.

Auf Grund der oben ausgeführten Anschauung können wir auch die auf den proximalen Abschnitt des Humerus und den Proc. coracoid. ausgedehnte Befestigung der Endsehne des Pectoralis major verstehen, wie sie bei den Anthropoiden und nicht

selten auch beim Menschen beobachtet wird. Bei dem ersten von R. FICK untersuchten Orang zog die runde, vollkommen isolierte Sehne der P. sterno-costo-abdominalis zum Tuberc. maj. humer. Bei unserem Gorilla verlief die Endsehne über den Sulc. intertuberc., verband sich mit der medialen Hälfte der Ursprungssehne des Caput breve bicip. und setzte sich gemeinsam mit ihr am Proc. corac. fest. Nach GEGENBAUR begleiten beim Menschen steil aufsteigende Züge der Endsehne des Pector. maj. den Sulc. intertuberc. und gehen in die Kapsel des Schultergelenkes über. TESTUT sah beim Menschen häufig, daß diejenigen Partien der Endsehne, welche von der kaudalen Partie des Muskels herkommen, das Tuberc. maj. humer. erreichen. Letztgenannter Autor referiert noch über eine ganze Reihe von Fällen, bei welchen die Endsehne des Pector. major. sich am proximalen Abschnitt des Oberarmes befestigte. Alle diese Ausbreitungen der Endsehne des Pectoral. maj. weisen darauf hin, daß der kaudale Abschnitt des letzteren der kaudalen Portion des Pector. min. der niederen Affen homolog ist: die gleichen Sehnenausbreitungen werden bei beiden beobachtet.

Als seltene Anomalien sind schließlich auch beim Menschen Muskeln gefunden worden, die im Ursprung und in der Insertion der kaudalen Portion des Pector. min. gleichen. WOOD sah einen überzähligen, 2 Zoll breiten Muskel, der mit 2 Zacken von der 6. Rippe und der Rectusscheide entsprang und mit einer sehnigen Ausbreitung auf der Aponeurose des Coracobrachialis endete (M. chondrocoracoid.). POZZI und PERRIN beschreiben ähnliche Fälle und belegen dieselben mit guten Abbildungen.

Die angeführten Beobachtungen dürften genügen, um die obige Anschauung zu rechtfertigen: die kaudale Portion des Pector. min. ist bei den niederen Affen meist getrennt von der kranialen, bei den Anthropoiden und dem Menschen dagegen dem Pector. maj. angeschlossen. Auf Grund dieser Anschauung erhalten wir eine befriedigende vergleichend-anatomische Erklärung für das in funktioneller Hinsicht wichtige dorsokranielwärts gerichtete Umschlagen der kaudalen Partie des Pectoralis major<sup>1)</sup>.

---

1) HUNTINGTON hat die Verhältnisse der Pectoralis-Gruppe zum Gegenstande einer größeren Abhandlung gemacht. Leider konnte ich dieselbe erst einsehen, als meine Arbeit bereits abgeschlossen war.

Der Serratus anterior der Anthropoiden unterscheidet sich durch die größere Anzahl der Ursprungszacken nicht allein von dem des Menschen, sondern auch von dem der niederen Affen: beim Gorilla 10—12, beim Orang 12, bei Troglod. aubryi 13, beim Menschen 9, bei Mycetes 9, bei Macacus 10. BISCHOFF hebt hervor, daß bei Cynocephalus, Macacus, Cercopithecus und Hapale der Serrat. ant. und der Levat. scap. verbunden sind, „indem die von den ersten Rippen entspringenden Bündel unmittelbar mit solchen von dem Querfortsatze des 7. und 6. etc. Halswirbels ausgehenden zusammenhängen“. Gegen diese Angabe BISCHOFFS kann ich nur die SIRENAS setzen, der bei 2 Exemplaren der 3 von ihm untersuchten Mycetes die beiden Muskeln durch eine kleine Schicht von Bindegewebe getrennt fand. Auch gegen die Behauptung BISCHOFFS, daß „bei den 4 Anthropoiden es aber nicht so ist“, läßt sich nur eine Beobachtung anführen: R. FICK konstatierte bei dem ersten der von ihm untersuchten Orang ein Zusammenhängen der beiden Muskeln. Als sehr seltene Varietät sah HENLE den Levator scap. einmal „von sämtlichen Halswirbeln entspringen; sein unterer Rand lehnte sich genau an den oberen Rand des M. serrat. ant.“.

Unter den Bauchmuskeln lenkt der M. rectus abdominis in besonderem Grade unsere Aufmerksamkeit auf sich. Bei den Anthropoiden reicht der Ursprung desselben — und darin stimmen alle Autoren überein — kranialwärts nicht über den Knorpel der 5. Rippe hinaus: also Ursprungsverhältnisse, wie sie in der Norm beim Menschen sich vorfinden. Ganz anders ist es bei den niederen Affen. Bei ihnen entspringt der Muskel (BISCHOFF) mit einer sehnigen Membran, die sich zwischen vorderer Brustwand und den Mm. pectorales maj. et min. ausbreitet, vom ganzen Rande des Sternum bis zur 1. Rippe. Die sich aus dieser Aponeurose entwickelnden Muskelfasern streichen über die Rippenknorpel hinweg, ohne sich anzusetzen. Die Aponeurose wird durch einen eigenen Muskel gespannt, der von dem lateralen Teil der 1. Rippe entspringt und in kaudomedialer Richtung an dieselbe herantritt. Der von SIRENA untersuchte Mycetes weist insofern einen Unterschied auf, als sein Ursprung 3 longitudinale Portionen erkennen ließ: die mediale entsprang von dem 3.—6. Rippenknorpel und dem Proc. xiphoid., die mittlere als breites Band vom unteren Rande der 1. und 2. Rippe und die laterale vom unteren Rande der 4. Rippe. Die niederen Affen weichen also im Ur-

sprung des Rectus abdomin. ganz erheblich von den Anthropoiden und dem Menschen ab. Bei letzterem sahen aber eine ganze Reihe von Forschern (CRUVEILHIER, MECKEL, BEAUNIS und BOUCHARD, TESTUT u. a.) einen kranialwärts bis zur 4., 3. und 2. Rippe und sogar bis zur Clavicula [LENOIR<sup>1)</sup>] vorgeschobenen Ursprung. GEGENBAUR sagt, daß „die Andeutung eines höheren Ursprunges auch beim Menschen zuweilen in gerade verlaufenden schrägen Zügen vorhanden ist, die auf den Rippenknorpeln liegen“. Auffallenderweise sind derartige Varietäten bei den Anthropoiden bisher nie gefunden worden. Sollte dieser Mangel allein dadurch sich erklären, daß bisher verhältnismäßig wenige Vertreter derselben untersucht worden sind? Angesichts der zahlreichen Varietäten, welche bei anderen Muskeln der Anthropoiden beobachtet wurden, dürfte eine solche Erklärung mit Vorsicht aufzunehmen sein.

In jedem Fall sind wir berechtigt, in dieser Ausdehnung des Rect. abdom. über die vordere Thoraxwand das ursprüngliche Verhalten desselben zu erblicken; doch dürfen wir diese Ansicht nicht durch die Behauptung (GEGENBAUR) stützen, daß er in solchen Fällen eine größere Zahl von Inscript. tendin. besitzt. Die von TESTUT aufgestellte Tabelle belehrt uns eines anderen. Zu den von diesem Autor angeführten Zahlen füge ich hinzu, daß, während der Rect. abdom. bei Mycetes 4 Inscript. tend. (SIRENA) besaß, er bei unserem Gorilla deren 7 aufwies. Mit Recht sagt TESTUT von den Inscript. tendin., „dont le seul caractère est l'irrégularité“.

Bezüglich der übrigen Bauchmuskeln können wir uns kurz fassen. Der Obliquus extern. der Anthropoiden weicht nur insofern von dem des Menschen ab, als seine Insertion nicht selten (Gorilla nach BISCHOFF und mir, Orang nach BISCHOFF) infolge des ausgedehnten Ursprunges des Latiss. dorsi sich in nur geringer Breite an der Crista iliaca ansetzen kann, ja sogar (Troglod. aubryi nach GRATIOLET und ALIX) die Insertion scheinbar vollständig von derselben abgedrängt wird, indem der Latissim. dorsi mit einem Bündel medialwärts von der Spina il. ant. sup. sich an die Aponeurose des Obliq. abd. ext. ansetzt. Der Muskel ist bei allen Anthropoiden kräftig entwickelt. — Vom Quadrat. lumbor. sagt BISCHOFF, daß er kurz ist und seinen Namen nicht verdient.

---

1) Bull. de la Soc. anatom., Année 7 (1832); 2. éd., Paris 1846, p. 107.

Dasselbe sah auch ich bei unserem Gorilla; bei ihm gewann er eine etwas größere Länge dadurch, daß er in geringem Grade auf die innere Fläche der Darmbeinschaukel übergreift. SIRENA fand bei 3 Exemplaren von *Mycetes fusc.*, daß der Quadr. lumb. an dem Lig. iliolumb. und der „äußeren“ Hälfte der Crista iliaca entsprang und sich an den Proc. transv. der ersten 4 Lendenwirbel, den Körpern der letzten Brustwirbel und der pleuralen Fläche der letzten 2—3 Rippen inserierte. Diese Angabe ist beachtenswert, da eine solche Ausdehnung des Quadr. lumb., soweit ich weiß, bei den Anthropoiden nie, wohl aber (bis zum Körper des 12. Brustwirbels nach KRAUSE) beim Menschen beobachtet wurde und konstant bei anderen Säugern (bis auf die letzten Brustwirbel beim Kaninchen, nach W. KRAUSE) vorkommen soll.

Von den Muskeln der vorderen Gliedmaßen betrachten wir zunächst den *M. deltoideus*. Er zeigt sowohl bei den Anthropoiden als auch bei den niederen Affen im wesentlichen dieselbe Anordnung wie beim Menschen. Während bei letzterem aber der *Brachialis* mit seinen Ursprungszacken die Insertion des *Deltoideus* umfaßt, ist letztere beim Gorilla (DUVERNOY, SOMMER) breiter. Sie reicht bei unserem Gorilla von der Insertion des *Pector. maj.* bis zum lateralen Kopf des *Triceps*. Ferner ist eine scharfe Abgrenzung zwischen *Deltoideus* und *Brachialis* beim Gorilla nicht vorhanden, da fleischig-sehnige Züge aus dem einen Muskel in den anderen übertreten (DUVERNOY, SOMMER). Die Angabe VROLIKS, daß der Deltoid. beim Schimpanse, Gibbon und Orang schwächer entwickelt sei als beim Menschen und daß infolgedessen die Schulter eine geringere Rundung besitze, stimmt nicht mit den Beobachtungen der anderen Autoren. Betreffs des Orang widersprechen ihr die Gewichtsangaben von LANGER und R. FICK. Nach dem ersteren Forscher war das Gewicht des *Deltoideus* bei einem vierjährigen Orang 26,0 bei einem vierjährigen Mädchen 21,8; nach R. FICK sind die betreffenden Zahlen 345 für den erwachsenen Orang, 304,6 für den erwachsenen Menschen (WEBER). Mit diesen Befunden harmonieren die Angaben von DUVERNOY und mir, daß der Muskel sehr kräftig ist. Bei *Macacus* fand VROLIK, daß der Muskel nur von der *Clavicula* und von der *Spina scap.* entspringt und zwischen diesen beiden Ursprungsportionen eine Lücke vorhanden ist, in welcher die Insertion des *Supraspinatus* sichtbar wird. Bei *Mycetes*, *Macacus* und *Mandrilla* wurde derartige von SIRENA, DUVERNOY resp. PAGENSTECHE nicht beobachtet. Mithin könnte das von VROLIK beobachtete Fehlen der *P. acromial.* bei

Macacus als Varietät angesehen werden. Diese Beobachtung ist aber bemerkenswert, da äußerst selten auch beim Menschen ein Fehlen oder eine mangelhafte Entwicklung der P. acrom. des Deltoid. und eine Entstehung von Lücken in demselben (MACALISTER, GRUBER) vorkommt.

Die Mm. supraspinatus und infraspinatus zeigen bei den Anthropoiden andere Größenverhältnisse als beim Menschen, weil infolge der sehr schräg kaudalwärts verlaufenden Spina scap. die Raumverhältnisse der Fossae supra- und infraspinata andere sind. Beide Muskeln sind kräftig entwickelt.

Der Teres major der Anthropoiden wird fast von allen Autoren, die davon Mitteilung machen, als starker Muskel bezeichnet; nur MACALISTER nennt ihn beim Gorilla mäßig. Diese letzte Angabe dürfte jedoch als individuelle Abweichung anzusehen sein, da ihr die Befunde von DUVERNOY, BISCHOFF und mir gegenüberstehen. Die starke Entwicklung des Muskels kommt beim Gorilla durch die größere Ausdehnung des Ursprungsgebietes zum Ausdruck: der ganze axillare Rand der Scapula (DUVERNOY, SOMMER).

Der Biceps zeigt bei den Anthropoiden und den niederen Affen bezüglich des Ursprunges und des Ansatzes dieselben Verhältnisse wie beim Menschen. Nur beim Gibbon scheint das Cap. breve konstant nicht vom Proc. corac. zu entspringen, sondern nimmt seinen Anfang vom Tuberc. min. (BISCHOFF), von der Sehne des Pect. maj. (HUXLEY) resp. von dem proximalen Abschnitt der Ränder des Sulc. intertuberc. (HEPBURN). Beim Gibbon fand BISCHOFF übrigens auf der rechten Extremität ein schwaches Muskelbündel, das vom Proc. corac. entsprang und dessen dünne Sehne sich mit der des Cap. breve bicipit. vereinigte. GRATIOLET und ALIX heben als bemerkenswert hervor, daß der Biceps sowohl bei Troglod. aubryi als auch beim Gorilla mit seinem Muskelbauch bis zur Ellenbogenbeuge reicht, daß infolgedessen eine starke Kontraktion des Muskels sich nicht an der Oberfläche des Armes bemerkbar macht: „Sur ce point, comme sur beaucoup d'autres la forme du singe diffère de celle de l'homme en ce qu'elle est moins parlante et n'exprime que très incomplètement les modifications qu'éprouvent les parties profondes.“ Für unseren Gorilla kann ich die obige Angabe bestätigen: die Endsehne des Muskels entwickelt sich am oberen Rande der Fossa cubit. Leider machen die übrigen Autoren keine diesbezüglichen Mitteilungen. Ebenso fehlen vielfach Angaben über den Lacertus fibrosus. DUVERNOY erwähnt ihn gar nicht vom Gorilla, was um so mehr auffällt, als

er vom Schimpanse ein Muskelbündel beschreibt, das sich vom Biceps absondert und in die Vorderarmfascie übergeht. Dasselbe stellt augenscheinlich den Lac. fibros. dar. Ein solches Muskelbündel wurde auch von mir beim Gorilla beobachtet. Von den übrigen Autoren sagt nur R. FICK, daß der Lac. fibros. beim Orang fehlt. Dieser Autor machte bei demselben Tier die Beobachtung, daß die Endsehne ein sagittales Blatt darstellt. Dasselbe sah auch ich beim Gorilla. In Anbetracht dessen, daß DUVERNOY für die Endsehne des Biceps eine Breite von 3,2 cm angibt, welche mit der von R. FICK beim Orang (3 cm) und von mir beim Gorilla (3 cm) gefundenen übereinstimmt, dürfte zu folgern sein, daß die breite Endsehne auch beim Gorilla DUVERNOYS eine sagittale Stellung hatte.

Vom Coracobrachialis sagt CUVIER (T. I, p. 275): „Les singes ont le coraco-brachial divisé en deux portions, dont l'inférieure règne tout le long de la face postérieure et interne de l'humérus.“ Die neueren Untersuchungen haben aber nach BISCHOFF ergeben, daß von den niederen Affen nur Hapale, Ateles, Macacus und Cercopithecus eine zweite Portion besitzen. Ferner sah sie CHAMPNEYS bei Cynoceph. anubis. Bei Pithecia (BISCHOFF), Mycetes (SIRENA) und Mandrilla leucoph. (PAGENSTECHE) fehlt sie aber. Auch DUVERNOY bemerkte bei Macacus keine Abweichung im Verhalten des Coracobrach. gegenüber dem des Menschen. CHURCH fand die zweite Portion bei einem Orang, doch DUVERNOY und BISCHOFF sahen sie beim Orang nicht, so daß man den Befund von CHURCH als exzeptionell ansehen kann. Sonst ist sie nur noch von MACALISTER und TESTUT beim Schimpanse gesehen worden. Was die von letzterem und BISCHOFF zitierte Angabe VROLIKS anbetrifft, so bin ich im Zweifel, ob dieselbe auf eine zweite Portion des Coracobrachialis zu beziehen ist, da der Text VROLIKS nicht mit seiner Beschreibung der Abbildung übereinstimmt. P. 19 sagt er: „Au-devant de lui (l'humérus) passe un faisceau musculaire très-mince, qui part du bord interne du coraco-brachial, et va se confondre avec la portion interne du triceps.“ P. 49 schreibt er aber unter Planche IV e, e: „Faisceau musculaire qui part du biceps, pour s'insérer au faisceau interne du triceps.“ Wie man diesen Widerspruch auch lösen mag, so dürfte doch der Ausspruch ALIXS Berechtigung haben, daß der Coracobrachialis „ne présente chez les Anthropoïdes qu'une portion, comme chez l'homme“. Nur müßte man hinzufügen, daß das Vorkommen einer zweiten Portion („court coraco-brachial“) einmal

beim Orang und zweimal beim Schimpanse beobachtet wurde. Weitere Untersuchungen würden festzustellen haben, ob diese zweite Portion bei letzterem konstant vorkommt oder nur als Varietät wie beim Orang. Alle diese Beobachtungen gewinnen insofern an Interesse, als CRUVEILHIER, GRUBER, HENLE, WOOD, TESTUT u. a. eine zweite Portion auch beim Menschen gesehen haben.

Der Brachialis war bei dem von DUVERNOY untersuchten Gorilla in der lateralen Partie stärker ausgebildet als in der medialen. Dasselbe beobachtete VROLIK beim Schimpanse, PAGENSTECHER bei Mandrilla und kommt nach TESTUT als Varietät auch beim Menschen vor.

Als Latissimo-condyloideus wird von den deutschen Forschern ein Muskel aufgeführt, der von der Latissimus-Sehne ausgeht und sich am Epicondylus med. humeri resp. proximal- oder distalwärts von demselben festsetzt. Die anderen Forscher (DUVERNOY, HUXLEY u. a.) bezeichnen ihn als Dorso-epitrochlearis. GRATIOLET und ALIX beschreiben ihn zusammen mit dem Latissimus dorsi und nennen ihn „muscle accessoire“ desselben. Uebereinstimmend berichten alle Autoren, daß er bei allen Anthropoiden und bei allen niederen Affen vorkommt<sup>1)</sup>. Wenn aber BISCHOFF meint, daß dieser Muskel „bekanntlich dem Menschen ganz und gar“ fehlt, und sich GRATIOLET und ALIX in ähnlicher Weise äußern, so entsprechen diese Aussprüche nicht mehr den Tatsachen. Als sehr seltene Anomalie ist der Muskel auch beim Menschen beobachtet worden. Ich erwähne hier die beiden Fälle TESTUTS, von denen namentlich der eine entsprechend der Anordnung einen wohlausgebildeten Latissimo-condyloideus (dorso-épitrochléen) betrifft. Ebenso ist eine Beobachtung WOODS (1864) hierherzurechnen. — Die Innervation — N. radialis — stellt den Muskel in eine Reihe mit dem Triceps brachii, zu dessen Sehne seine Insertion nicht selten in direkte Beziehungen tritt. CUVIER führte ihn übrigens als vierte Portion des Triceps der Affen auf,

---

1) BISCHOFF schreibt (1880), daß „BROCA mit Unrecht bei dem Schimpanse und Gorilla“ das Vorkommen des Latissimo-condyl. bestreitet, und führt als Belegstelle p. 313 der BROCASchen Arbeit an. Auf derselben spricht aber BROCA vom Acromio-trachélien (Cleidoatlanticus, Omocervicalis) und sagt, daß dieser Muskel beim Schimpanse und Gorilla fehle, wie es auch BISCHOFF auf p. 8 seiner Arbeit mitteilt. Von dem Latissimo-condyl. spricht BROCA auf p. 318, nennt ihn l'accessoire du long dorsal und erwähnt, daß er bei allen Anthropoiden und bei allen Affen vorkommt.

und R. FICK sagt, daß der Muskel der Insertion wegen bei dem von ihm untersuchten Orang den Namen eines Latiss.-tricipit. verdiene. Betreffs der Funktion des Muskels äußern sich VROLIK, DUVERNOY, GRATIOLET und ALIX und SIRENA: sie halten dieselbe für wichtig beim Klettern. Zu weit geht, meiner Ansicht nach, PAGENSTECHER, der behauptet, daß durch den Latiss.-condyl. die Befestigung des Latiss. dorsi an der Crista tub. min. „eine mehr nebensächliche Bedeutung, den Charakter einer unterstützenden Anheftung auf halbem Wege erhalte“.

Betreffs des Triceps brachii fällt der weit ausgedehnte Ursprung des Caput long. bei unserem Gorilla und bei Troglod. aubryi auf: bei ersterem fand ich ihn  $5\frac{1}{2}$  cm lang von der Cavit. glenoid.; für letzteren geben GRATIOLET und ALIX an, daß der lange Kopf mit sehr kurzen aponeurotischen Fasern am ganzen axillaren Rande der Scapula entsprang. Ähnliches berichtet SIRENA von Mycetes. Für die anderen Anthropoiden und niederen Affen fehlen leider die betreffenden Angaben oder sind nicht präzise. Nur HEPBURN, der alle 4 Anthropoiden untersuchte, sagt, daß der lange Kopf einen ausgedehnteren Ursprung als gewöhnlich beim Menschen zeigt. Von letzterem gibt TESTUT an, daß er bei einer stark muskulösen Leiche einen 4 cm ausgedehnten Ursprung des Cap. long. tricipit. gesehen habe.

Von den Muskeln der oberflächlichen Schicht des Vorderarmes ist zu erwähnen, daß der Flex. carpi radial. unseres Gorilla Urspringsbündel zwar nicht direkt vom Radius empfängt, sondern von einer aponeurotischen Membran, die vom Radius ausgeht und von welcher auch Fleischbündel an einzelne tiefe Vorderarmmuskeln treten. Dasselbe sah HEPBURN beim Gorilla, Orang und Gibbon. Fleischigen Ursprung des Muskels vom Radius fanden DUVERNOY beim Gorilla, R. FICK beim Orang, GRATIOLET und ALIX bei Troglod. aubryi. Für die übrigen Anthropoiden und die niederen Affen fehlen diesbezügliche Angaben. Beim Menschen wurde ein radialer Ursprung von MACALISTER und CALORI beobachtet.

Ein bedeutend größeres Interesse erfordern die langen Beuger der Finger. Betrachten wir zunächst die Anordnung des Flexor digit. sublim.<sup>1)</sup>, so ergibt sich, daß die Anthropoiden und die niederen Affen sich in derselben in gewissen Beziehungen vom

1) Ich verweise hier auf die Arbeit Mc. MURRICHs, die mir leider erst nach Abschluß meiner Arbeit zugänglich wurde.

Menschen unterscheiden. Bei dem Menschen gibt die oberflächliche (volare) Lage des Muskels die Sehnen für den 3. und 4., die tiefe (dorsale) für den 2. und 5. Finger ab. Bei den Anthropoiden hingegen entsendet fast stets (BISCHOFF, DUVERNOY, GRATIOLLET und ALIX, R. FICK, SOMMER) die erstere (volare) Lage die Sehnen für den 4. und 5., die dorsale für den 3. und 2. Finger. Diese Zuteilung der Bäuche zu den beiden Lagen ist bei unserem Gorilla sehr deutlich ausgeprägt, da bei ihm der für den 4. Finger bestimmte Bauch volarwärts von dem des 3. Fingers geringe accessorische Ursprünge von jener beim Flex. carpi rad. erwähnten Aponeurose gewinnt, von welcher der letztere Muskelbündel in größerer Menge erhält. Die beiden Bäuche liegen mithin hintereinander; sie sind voneinander durch lockeres Bindegewebe nicht vollkommen getrennt, da ein Austausch von Muskelfasern zwischen ihnen stattfindet. HEPBURN beobachtete bei Gibbon Abgabe der Sehnen für den 2. und 3. Finger vom Radialursprung des Muskels, für den 4. und 5. dagegen vom Ulnarursprung desselben. Für die niederen Affen liegt nur eine genaue Beschreibung von SIRENA vor. Derselbe sah bei Mycetes, daß die volare Lage des Muskels eine platte Sehne entwickelte, die erst unter dem Lig. carpi transv. sich in die Sehnen für den 3., 4. und 5. Finger spaltete, und die dorsale Lage die Sehne für den 2. Finger lieferte. Für Pithecia und Hapale wird von BISCHOFF angegeben, daß der Muskel eine Masse bildet, von der alle 4 Sehnen abgehen. Bei Cynocephalus und Macacus haben sich die Muskelbäuche mehr oder weniger gesondert, nur bei Cercopithecus ist der Grad des Zerfalles des Muskels in die für die einzelnen Finger bestimmten Bäuche ungefähr der gleiche wie beim Menschen.

Der Flexor digit. sublimis ist mithin bei den niederen Affen und den Anthropoiden als selbständiger Muskel von dem Flexor digit. prof. gesondert. Bei den niederen Affen bildet der Muskel meist noch eine ungeteilte Masse, die die Sehnen für die 4 ulnaren Finger abgibt. Die Teilung des Muskels in 4 Bäuche bahnt sich jedoch schon bei ihnen an, sie ist bei den Anthropoiden vollständig ausgebildet wie beim Menschen. Von letzterem unterscheiden sich die Anthropoiden betreffs der Zuteilung der Bäuche zu den beiden Lagen des Muskels. Bemerkenswert ist aber, daß, soweit Angaben vorliegen, stets — bei den Affen und dem Menschen — der für den 2. Finger bestimmte Bauch zur tiefen Lage gehört. Die Anordnung der Bäuche, wie sie Mycetes zeigt, scheint uns einen Anhaltspunkt zu geben, wie die Verschiebung der einzelnen

Bäuche zu stande kommt. Bei diesem Tier gibt die volare Lage des Muskels die Sehnen für den 3., 4. und 5. Finger ab. Beim Gorilla und möglicherweise auch bei anderen Anthropoiden dehnt sich der Ursprung des für den 4. Finger bestimmten Baues radialwärts aus und tritt mit wenigen Bündeln in Beziehung zu der am Radius befestigten Aponeuose, von welcher der zum 3. Finger ziehende Bauch den größten Teil seiner Ursprungsbündel empfängt. Letzterer wird dadurch in die Tiefe abgedrängt. Beim Menschen ist dies nicht der Fall, der 3. Bauch bleibt oberflächlich; dafür rückt aber der 5. Bauch in die Tiefe.

Was den Ursprung des Flexor digit. sublim. anbetrifft, so wird das Fehlen des Cap. radiale beim Menschen und bei den Anthropoiden selten beobachtet: je einmal von DUVERNOY beim Orang und von MACALISTER beim Schimpanse; beim Menschen von WOOD, MACALISTER, FLESCHE und TESTUT. Bei den niederen Affen (Mandr. leucoph., Cynoceph. anubis, C. maimon, Macacus cynomolg., Hapale penicill. nach PAGENSTECHER, CHAMPNEYS und BISCHOFF) scheint das Cap. radiale relativ häufig zu fehlen.

Beim Vergleich des Flex. digitor. profund. der niederen Affen und der Anthropoiden mit dem des Menschen muß gleichzeitig auch der Flex. pollic. long. hinzugezogen werden. Auf diese Weise wird es ermöglicht, die oft berührte Frage von dem Unterschiede zwischen Affen- und Menschenhand zu beleuchten und vielleicht zu einer Klarstellung derselben beizutragen. Deshalb ist es auch nötig, zunächst das Verhalten dieser Muskeln bei den niederen Affen zu berücksichtigen. Für dieselben wird übereinstimmend angegeben, daß die beiden Muskeln eine mehr oder weniger zusammenhängende Masse bilden, mit Ursprüngen von der Ulna, der Membr. inteross. und bei einzelnen noch vom Epicond. med. hum. Diese Muskelmasse bildet eine platte Sehne, von welcher die Sehnen für die Endphalanx des Daumens und der übrigen 4 Finger abgegeben werden. Ein derartiges Verhalten sahen BISCHOFF bei Cynocephalus, Cercopithecus und Hapale, PAGENSTECHER bei Mandrill. leucoph., CHAMPNEYS bei Cynocephalus anubis. Der etwas hiervon abweichende Befund BISCHOFFS bei Pithecia wird von diesem Forscher in einer neueren Arbeit als individuelle Varietät bezeichnet.

Einen Uebergang zu dem Verhalten der beiden Muskeln bei den höheren Affen bildet die von SIRENA bei Mycetes beobachtete Anordnung. Nach diesem Forscher ließen sich die beiden Muskeln bei Mycetes zwar am Ursprunge unterscheiden, die Endsehnen

verschmolzen aber zu einer platten Sehne, welche die Sehnen für alle 5 Finger abgab. Obgleich mithin am Ursprung getrennt, bieten die Muskeln bei *Mycetes* in der Anordnung der Sehnen dieselben Verhältnisse wie bei den niederen Affen überhaupt.

Bei den Anthropoiden erfolgt eine Scheidung der gemeinsamen Muskelmasse: die radialwärts gelegene Partie derselben erlangt eine größere Selbständigkeit, und gleichzeitig tritt ein eigentümliches Verhalten der für den Daumen bestimmten Muskelbündel und ihrer Endsehne ein. HEPBURN scheidet bei dem von ihm untersuchten Gibbon die Muskelmasse nach dem Ursprung in ein Humeroradial- (versorgt vom N. median.) und ein Ulnarsegment (versorgt vom N. ulnar.): ersteres lieferte die Sehnen für den 1., 2. und 3., letzteres für den 4. und 5. Finger. BISCHOFF äußert sich (1870) auf Grund seines Befundes bei *Hylobates*, daß der *Flex. poll. long.* bei demselben fehlt und die für den Zeigefinger bestimmte Sehne eine schwache Sehne zum Daumen abgibt. Etwas später (1880) sagt er aber, daß es bei den niederen Affen bald mehr, bald weniger gut gelingt, die Sehne des *Flex. poll. long.* so von der ganzen Sehne künstlich zu trennen, „daß man sie bis zu den von dem Radius entspringenden Fasern des ganzen Muskels verfolgen kann, ja dieses ist bei dem *Hylobates* sogar an einzelnen Händen und Armen in dem Grade der Fall, daß man sagen kann, der größte Teil dieser vom Radius kommenden Muskelfasern gehört dieser Sehne zum Daumen an“. HEPBURN führt an, daß beim Orang, Schimpanse und Gorilla die Sehne für den 1. und 2. Finger vom Radialsegment des tiefen Beugers geliefert werde. CHAMPNEYS fand ebenfalls, daß die laterale Partie der tiefen Beuger bei dem von ihm untersuchten Schimpanse die Sehnen für den Zeigefinger und den Daumen abgab; der Muskel war so weit in 2 Bündel differenziert, daß man die Endsehnen bis zu ihren Muskelbündeln verfolgen konnte. WILDER und MACALISTER sahen dasselbe beim Schimpanse, doch gleichzeitig wieder eine Vereinigung der beiden Segmente des tiefen Beugers zu einer Muskelmasse. HUMPHRY beobachtete bei einem Schimpanse Abgabe einer dünnen Sehne vom *Flex. digit. prof.* an den Daumen. DUVERNOY fand dasselbe beim Gorilla und nannte das radiale Segment des tiefen Beugers *Flex. pollic. et indicis*.

Das gänzliche Fehlen einer Sehne für die Endphalanx des Daumens konstatierten für den Orang HUXLEY, LANGER, R. FICK u. a. Beim Schimpanse, welchen VROLIK untersuchte, fehlte zwar die Sehne für den Daumen, VROLIK hält dieses Fehlen aber für

eine individuelle Abweichung, da TRAILL und SANDIFORT sie beim Schimpanse sahen. Beim Gorilla fanden BISCHOFF und CHAPMAN keine Spur eines Muskelbauches oder einer Sehne des Flex. poll. long. TESTUT beobachtete dasselbe beim Orang und Schimpanse, R. HARTMANN bei letzterem.

HUXLEY, MACALISTER und SYMINGTON sahen beim Gorilla und HUMPHRY beim Schimpanse, daß zwar ein Muskelbauch für den Daumen nicht vorhanden war, wohl aber eine Sehne, die von der Fascie der Hohlhand ihren Anfang nahm und sich in derselben Weise inserierte wie der Flex. poll. long. beim Menschen. Das Fehlen des Muskelbauches des Flex. poll. long. konstatierten auch GRATIOLET und ALIX beim Schimpanse: es war nur ein kleiner fibröser Strang vorhanden, welcher von der Synovialscheide der Sehnen des Flex. digit. prof. zur Basis der Endphalax des Daumens zog. BROCA endlich sagt: „Chez l'orang et les gibbons il (Flex. poll. long.) fait tout à fait défaut; ce n'est plus le fléchisseur commun, mais un des muscles thénar, l'adducteur du pouce, qui fournit ce petit tendon fléchisseur.“

Der von mir untersuchte Gorilla zeigte auf der linken vorderen Extremität genau dieselben Verhältnisse für den Flex. poll. long., wie sie HUXLEY und MACALISTER beim Gorilla, GRATIOLET und ALIX sowie HUMPHRY beim Schimpanse und BROCA beim Orang und Gibbon fanden, d. h. Endsehne ohne Muskelbauch. Auf der rechten Seite war aber ein wohldifferenzierter Flex. poll. long., der sich nur durch seine schwache Entwicklung von dem normalen des Menschen unterschied.

Ueber die Beziehungen zwischen Flex. digit. prof. und Flex. poll. long. ist sehr viel geschrieben worden, und es ist wohl unmöglich, in Kürze darüber zu berichten. Wie schwierig es ist, in diesen Verhältnissen sich zurecht zu finden, mögen zwei Aussprüche beweisen, die ich hier in extenso wiedergebe. LANGER sagt (p. 180): „Betreffend den Flexor dig. comm. profundus ist bekannt, daß die am Radius fixierte, von dem gemeinschaftlichen Fleischkörper isolierbare Partie eigentlich den Flexor pollicis longus des Menschen vertritt, obgleich die Sehne derselben nicht zum Pollex, sondern zum Index geht. Es ist dies also ein Fall, wo ein Fleischkörper, welcher mit dem beim Menschen vorkommenden ganz identisch ist, auf ein anderes Glied herüber gelenkt wird und zwar bedeutungsvoll vom Daumen weg zum Zeigefinger.“ MACALISTER äußert sich (1873, p. 503) bei der Beschreibung der Verhältnisse beim Gorilla in folgender Weise: „The

flexor profundus digitorum . . . sent no tendon to the pollex; in it were easily discriminable the germs of the flexor pollicis longus, and of the flexor profundus digitorum. In the chimpanzees it sent off a fine silky tendon to the pollex, and the two muscles were more separable, though their tendons were combined. The flexor pollicis mainly supplied the index in the gorilla.

Unconnected with the last muscle, there arose from the fascia over the os magnum and over the trapezium in both hands a flat tendon, which narrowing was attached by one slip to the base of the first phalanx, and by a final expansion into the base of the second phalanx of the pollex; this was evidently the true flexor pollicis longus tendon, and it lay in the inter-space between the two polliceal sesamoid bones.“

Sowohl LANGER als MACALISTER halten, indem sie ihr Hauptaugenmerk auf den Ursprung der Muskeln richten, daran fest daß die radiale Partie der tiefen Fingerbeuger in den Fällen, bei welchen eine zum Daumen ziehende Sehne fehlt, den Flexor pollicis longus vertritt, jedoch sich nicht am Daumen, sondern am Zeigefinger inseriert. MACALISTER betont zwar die Zugehörigkeit des Flex. poll. long. zum Flex. digit. prof., gibt aber keine Erklärung für das Vorkommen jener Sehne, die der des Flex. poll. long. entspricht, aber keinen Muskelbauch besitzt. Im wesentlichen kommt die Mehrzahl der Autoren zu dem Schluß, daß den Affen ein selbständiger Flex. poll. long. fehlt (BISCHOFF) und daß in den Fällen, in welchen das Fehlen der Sehne für den Daumen beobachtet wurde, der am Radius fixierte Fleischkörper der tiefen Beugerschicht den Flex. poll. long. einschließt, letzterer aber nicht zum Daumen, sondern zum Zeigefinger geht (LANGER).

Ueerblicken wir die bei den niederen Affen und den Anthropoiden gemachten Beobachtungen, so erscheint es mir notwendig, zur Klärung der Verhältnisse sich nicht streng an die für den Menschen in der Norm geltende Beschreibung des Ursprunges der tiefen Fingerbeuger zu halten, sondern dem Gedanken MACALISTERS, der Flex. digit. prof. berge den Keim des Flex. poll. long., weiter nachzugehen. Dieser Gedanke findet sich vollständig realisiert in dem Verhalten der tiefen Fingerbeuger bei den niederen Affen: es ist nur ein tiefer Fingerbeuger vorhanden, und seine Endsehne spaltet sich in die Sehnen für die 5 Finger. Hier ist aber der tiefe Fingerbeuger nicht homolog dem Flex. digit. prof. des Menschen, sondern besteht aus Flex. digit. prof. und Flex. poll. long. Bei Mycetes tritt eine Sonderung der gemeinsamen

Muskelmasse ein, die Verhältnisse der Endsehne bleiben jedoch dieselben wie bei den übrigen niederen Affen. Bei den Anthropoiden ist eine Scheidung der Muskelmasse in ein ulnares und radiales Segment mehr oder weniger ausgesprochen: meist versorgt jenes mit Sehnen den 3.—5., dieses den 1. und 2. Finger. Innerhalb des letzteren, des radialen Segments, ist eine Sonderung in zwei Teile bisweilen deutlich ausgeprägt, meist jedoch nicht vorhanden. Nur scheinbar anders liegen die Verhältnisse beim Orang, bei den von BISCHOFF und CHAPMAN untersuchten Gorilla und bei dem Schimpanse TESTUTS. Hier fehlt in der Tat der Flex. pollic. long. als wohldifferenzierter Muskel ganz und gar, er ist nicht zur Entwicklung gekommen. „Die am Radius fixierte, von dem gemeinschaftlichen Fleischkörper isolierbare Partie“ (LANGER) vertritt aber nicht den Flex. pollic. long. in der strengen Bedeutung dieses Wortes, sondern letzterer entwickelt keine Endsehne, und der Bauch für den Zeigefinger hat einen ungewöhnlich ausgedehnten Ursprung dadurch erlangt, daß der für den Flex. pollic. long. bestimmte Anteil des Muskels sich dem zu dem Zeigefinger gehörigen anschließt. Daß diese Erklärung die richtige ist, beweisen die Beobachtungen vom Vorhandensein einer Sehne ohne Muskelbauch. In diesen Fällen ist die Endsehne zwar ausgebildet, hat aber ihren Zusammenhang mit dem Muskel eingebüßt: auch hier hat die für den Zeigefinger bestimmte Muskelpartie infolgedessen einen relativ größeren Umfang gewonnen. Einen Uebergang zu den Verhältnissen beim Menschen bietet unser Gorilla: auf der rechten vorderen Extremität besaß er nur die Sehne des Flex. pollic. long. ohne Muskelbauch, auf der linken dagegen einen völlig gesonderten, wenn auch schwachen Flex. pollic. long.

Auf Grund des soeben Ausgeführten müssen wir die tiefe Schicht der Fingerbeuger als eine ursprünglich anatomisch einheitliche Muskelmasse auffassen, die aus 5 Komponenten für die einzelnen Finger besteht. Bei den niederen Affen hängt nicht allein diese Masse zusammen, sondern sind auch bis auf eine gewisse Entfernung die von ihr abgehenden Sehnen innig verbunden. Bei den Anthropoiden vollzieht sich eine Sonderung der Muskelmasse in ein ulnares und radiales Segment. Letzteres besteht aus den mehr oder weniger fest zusammenhängenden Muskelpartien für den 1. und 2. Finger. Beim Orang und in einzelnen Fällen beim Schimpanse fehlt die Endsehne für den 1. Finger vollständig; die für denselben bestimmte Komponente des Muskelfleisches der tiefen Beugerschicht schließt sich an die

Muskelpartie für den 2. Finger. Diejenigen Beobachtungen, welche nur eine Sehne ohne Muskelbauch für den Flex. pollic. long. konstatierten, erklären sich in befriedigender Weise dadurch, daß in diesen Fällen die betreffende Komponente zwar eine Sehne entwickelte, die zugehörige Muskelpartie aber den Zusammenhang mit derselben verlor und sich mit der zu dem Zeigefinger gehörigen verband. Unser Gorilla schließlich hat den höchsten bis jetzt bei den Anthropoiden beobachteten Grad der Entwicklung erreicht: er wies auf der linken vorderen Extremität eine vollständige Trennung der das radiale Segment der tiefen Beuger bildenden Muskelpartien auf, er besaß hier einen wohlgesonderten Flex. pollic. long., der sich von dem des Menschen nur durch seine Schwäche unterscheidet. Bei ihm kommt aber die bei den niederen Affen fast konstant zu beobachtende Verbindung der Endsehnen des Flex. digit. prof. darin zum Ausdruck, daß die Sehnen für den 3. und 4. Finger durch eine derbe Membran miteinander zusammenhängen.

Die Auffassung von der ursprünglich anatomischen Einheitlichkeit der tiefen Beugerschicht gewinnt an Bedeutung, wenn wir sehen, daß alle jene Anordnungsformen des Flex. digit. prof. und Flex. pollic. long., die bei den niederen Affen und den Anthropoiden mehr oder weniger konstant sich finden, beim Menschen als seltene Varietäten beobachtet worden sind. Ich führe nur einige wichtigere derselben an und verweise im übrigen auf das ausgezeichnete Werk TESTUTS.

Vollständige Verschmelzung des Flex. digit. prof. und Flex. pollic. long. und Abgabe von 5 Sehnen für die 5 Finger seitens der einheitlichen Muskelmasse beobachtete TESTUT in 3 Fällen. WALSHAM sah einen Fall, bei welchem der Flex. dig. prof. mit dem Flex. pollic. long. eine ungeteilte Muskelmasse bildete: dieselbe gab 2 Sehnen ab, von denen die radialwärts belegene sich in Sehnen für den Zeigefinger und den Daumen spaltete. TESTUT fand 1833 an dem rechten Vorderarm einer weiblichen Leiche eine Sonderung der tiefen Beugerschicht in ein ulnares und radiales Segment, von denen jedes eine für sich abgegrenzte Muskelmasse darstellte: das radiale Segment teilte sich erst unterhalb des distalen Randes des Pronat. quadr. in zwei Muskelbündel, die sogleich Sehnen für den Zeigefinger und den Daumen abgaben; die Sehne für den letzteren war sehr zart. CHUDZINSKI war (1881) in der Lage, bei einem mikrocephalen Mädchen eine Teilung der tiefen Beugerschicht in ein ulnares und radiales Segment zu kon-

statieren: das letztere gab ausschließlich eine Sehne — für den Zeigefinger — ab. GEGENBAUR beschrieb 1861 einen Fall von mehrfachen Muskelanomalien an den oberen Extremitäten eines 23-jährigen Selbstmörders. Auf dem linken Vorderarm fehlten die Flex. pollic. long. et brev. „Ein stark vorspringender, beide Phalangen wie im Beugungsakte verbindender Sehnenstreif erschien wie das Rudiment einer Beugesehne.“ An der linken Hand war der Daumen verkümmert, „der die Hand einer Affenhand, etwa jener des Schimpanse, ähnlich erscheinen ließ“. Auf der rechten vorderen Extremität war der Flex. pollic. long. vorhanden; seine starke Sehne teilte sich aber in zwei fast gleichstarke Stränge, von denen der eine in normaler Weise zum Daumen verlief, der andere sich zu der zum Zeigefinger ziehenden Sehne des Flex. digit. prof. begab. Nach meiner Auffassung war auf diesem Arm die für den Zeigefinger bestimmte Komponente der tiefen Fingerbeuger in zwei Teile zerlegt, von denen der eine mit seiner Endsehne direkt zu demselben zog, der andere aber sich mit dem Flex. pollic. long. verbunden hatte und sich erst mit seiner Endsehne von der dieses Muskels trennte, um an die direkt zum Zeigefinger verlaufende Sehne zu treten. In gleicher Weise ist der Fall von FR. E. SCHULZE zu erklären. Derselbe fand in einem Fall, daß ein beträchtlicher Sehnenstrang aus der Sehne des Flex. pollic. long. zur Zeigefingersehne des Flex. dig. comm. prof. hinübertrat. Interessant ist GRUBERS Beobachtung, die am linken Arm eines Mannes einen Muskel nachwies, der nach Lage, Gestalt und Ursprung dem Flex. pollic. long. glich und mit seiner Sehne in die Wand der Bursa mucosa tendin. flexor. ausstrahlte. Ganz getrennt von dieser Sehne fand sich an der Volarseite des Daumens eine Sehne, die von den beiden Ossic. sesamoid. entsprang und zur Endphalanx des Daumens zog: also das Endstück der Sehne des Flex. pollic. long. Eine Ergänzung zu der Beobachtung GRUBERS und gleichzeitig zu den Fällen GEGENBAURS und SCHULZES bietet der Fall WAGSTAFFES. In demselben verband sich der Hauptteil der Endsehne des Flex. pollic. long. mit der Zeigefingersehne des Flex. digit. prof., der kleinere Teil aber inserierte sich an den Carpalknochen und strahlte aus auf die Oberfläche des Flex. brev. pollic. Völlig getrennt von dieser Sehne war auf der Volarfläche des Daumens eine wohlausgebildete Sehne vorhanden, die dem Endstück der Sehne des Flex. pollic. long. entsprach. TURNER berichtet, daß, während die mittleren Sehnen des Flex. digit. prof. nicht selten durch einfache sehnige Bänder oder durch

komplizierte netzförmige Strukturen miteinander verbunden sind, die Sehne für den kleinen Finger stets frei bleibt und die Sehne für den Zeigefinger zwar wenig Neigung zeigt, mit anderen Sehnen desselben Muskels Verbindungen einzugehen, wohl aber sich bisweilen mit der Sehne des Flex. pollic. long. verbindet. Hierbei betraf die Verbindung entweder die fleischigen Massen oder die Sehnen. In einem Fall sah TURNER, daß ein Verbindungsband nicht von dem für den Index bestimmten Teil des Flex. dig. prof. zum Flex. pollic. long., sondern in umgekehrter Richtung von letzterem zu ersterem zog. HANS VIRCHOW beobachtete ebenfalls Verbindungen der Sehne des Flex. pollic. long. mit dem Flex. digit. prof., gibt aber leider keine Einzelheiten an.

Ueberschauen wir die Anordnungsformen des Flex. digit. prof. und des Flex. pollic. long. bei den Affen und die Varietäten dieser Muskeln beim Menschen, so sehen wir, daß diejenigen Beobachtungen, welche BISCHOFF (1880) bei der Beurteilung der Unterschiede zwischen Menschen- und Affenhand vermißte, mittlerweile gemacht worden sind: sowohl ein vollständiges Fehlen des Flex. pollic. long. (CHUDZINSKI) und eine Verschmelzung dieses Muskels mit dem Flex. dig. prof. (TESTUT) ist beim Menschen, als auch ein selbständiger Flex. pollic. long. beim Gorilla gefunden worden (SOMMER).

MAC MURRICH hat in einer Arbeit über die Phylogense der Flexoren des Vorderarmes nicht durch die Präparationsmethode, sondern durch Querschnittsserien versucht, Aufschluß zu erhalten über die Anordnung der Vorderarmmuskeln bei niederen und höheren Wirbeltieren. Betreffs der tiefen Fingerbeuger kommt dieser Forscher, wie ich bereits nach Fertigstellung meiner Arbeit ersehe, zu Anschauungen, die ich für den Affen und den Menschen oben weiter ausgeführt habe.

Der Brachioradialis hat bei vielen Anthropoiden einen proximalwärts weiter vorgeschobenen Ursprung, wie er auch beim Menschen bisweilen beobachtet wird. Seine Insertion erfolgt nicht selten am Radius schon einige Centimeter proximalwärts vom Proc. styl. (beim Gibbon sah HUXLEY die Insertion sogar in der Mitte des Radius): eine Erscheinung, die ebenfalls beim Menschen gefunden worden ist.

Von den Extensoren der Finger sagen GRATIOLET und ALIX, daß sie schwach sind im Gegensatz zu den Flexoren, die eine „puissance prodigieuse“ aufweisen. Diese Ansicht dürfte, obgleich wenig Angaben über die relative Stärke dieser Muskeln vorliegen,

doch im allgemeinen auf alle Anthropoiden und niederen Affen zu beziehen sein.

Die Endsehnen des Ext. digit. communis sind bei vielen niederen Affen auf dem Handrücken miteinander verschmolzen. Bei Mycetes (SIRENA) waren sie zwar proximalwärts vom Lig. carpi dorsal. getrennt, distalwärts von demselben aber wieder zu einer dicken resistenten dreieckigen Aponeurose vereinigt, deren Spitze zum Lig. carpi dors. gerichtet war. Von der Basis dieses Dreieckes gingen 4 Sehnen ab für den 2.—5. Finger. Dasselbe sahen DUVERNOY und TESTUT beim Schimpanse sowie letztgenannter Autor allein bei Cercopithecus. Beim Orang ist die Verbindung der Sehnen nach LANGER und R. FICK nicht sehniger, sondern häutiger Natur. Beim Gorilla beobachtete DUVERNOY eine sehnige Verbindung zwischen den Sehnen des 3. und 4. Fingers, ich eine solche zwischen den des 4. und 5. Beim Menschen wechselt die Zahl der verbundenen Sehnen.

Der Ext. digit. comm. stellt also konstant bei den niederen Affen und selten bei den Anthropoiden einen einheitlichen Muskel dar, dessen Endsehnen auf einer gewissen Strecke zusammenhängen. Eine Sonderung der letzteren tritt bei den Anthropoiden ein, so daß nur zwischen den Sehnen des 3. und 4., resp. 4. und 5. Fingers sehnige Verbindungen nachbleiben. Bei ihnen verhalten sich also die Endsehnen des Ext. digit. comm. wie beim Menschen. Die sehnigen Verbindungen zwischen den zu den Fingern gehenden Sehnen sind als Reste der ursprünglich einheitlichen Sehne anzusehen.

Im Hinblick auf die Verhältnisse bei den niederen Affen muß die Beobachtung TESTUTS beim Menschen hier angeführt werden. Er sah „réunir ensemble, dans presque toute leur portion carpienne, les tendons des trois doigts externes et constituer ainsi pour ces trois doigts un tendon unique“. Aehnliches sahen MACALISTER und WOOD. Die Sehne für den 5. Finger kann bei einzelnen Anthropoiden und auch beim Menschen sehr dünn sein oder auch fehlen. Im letzteren Fall wird sie (selten) durch ein Sehnenbündel ersetzt, welches von der Sehne des 4. Fingers an die Dorsalaponeurose des 5. zieht (TESTUT). Dieser Ersatz findet seine Erklärung in der vollständigen Verschmelzung der Komponenten des Extensor dig. comm. für den 4. und 5. Finger.

Wie wir die tiefe Schicht der Fingerbeuger als einheitlichen Muskel auffaßten, so nötigen uns die verschiedenen Anordnungen, welche wir bei den niederen Affen und den Anthropoiden be-

obachten, dasselbe hinsichtlich der tiefen Muskeln der Streckseite zu tun. Mit Ausnahme des Ext. digit. comm., welchen wir als oberflächlichen Fingerstrecker bezeichnen, rechnen wir hierher alle übrigen Fingerstrecker und den Abductor pollic. long. Aus Zweckmäßigkeitserücksichten teilen wir sie, je nach dem Ort der Insertion, in 3 Portionen ein; von ihnen umfaßt: 1) die radiale diejenigen, welche zum Daumen und zum 1. Metacarpale. 2) die mittlere diejenigen, welche zu den mittleren 3 Fingern ziehen, und 3) die ulnare denjenigen, welcher am 5. Finger seinen Ansatz findet.

Zu der radialen Partie gehört der Abductor pollic. long. und die Extensores pollic. brev. et long. Der Abductor pollic. long. hat mit wenigen Ausnahmen bei allen Affen, wie sehr häufig auch beim Menschen, 2 Sehnen: die eine zieht an die Basis des 1. Metacarpale, die andere zum Os multang. maj. Bei unserem Gorilla fehlte die erstgenannte Insertion, doch wird sich weiter unten zeigen lassen, daß dieser Mangel nur ein scheinbarer ist. CHAMPNEYS sah beim Schimpanse, daß die Sehne, welche sich am Multang. maj. anheftete, in den Abd. poll. brev. ausstrahlte. Eine Ausstrahlung dieser Sehne in den Opponens pollic. beobachtete WOOD beim Orang. Aehnliches wurde von dem letztgenannten Forscher sowie von BELLAMY und TESTUT beim Menschen konstatiert (Ausstrahlung in den Flex. pollic. brev., Abd. pollic. brev. und Oppon.). Die Sonderung der Sehnen des Abd. poll. long. kann sich sowohl bei den niederen Affen und den Anthropoiden als auch beim Menschen auf den Muskelbauch ausdehnen. Der auf [diese Weise entstandene zweite Muskelbauch wurde z. B. von DUVERNOY beim Gibbon, Orang, Schimpanse und Gorilla beobachtet und, wenn ich seine Beschreibung recht verstehe, als Cubito-sus-trapézien bezeichnet. Mit Rücksicht auf diese Zweiteilung des Abd. pollic. long. betont BRISCHOFF, daß die eine der beiden Endsehnen des Muskels nicht mit der Endsehne des Ext. pollic. brev. verwechselt werden dürfe: „der Ansatz am Daumen entscheidet darüber, daß beide Teile dieser Sehne dem Abd. pollic. long., nicht die eine Sehne dem Ext. pollic. brev. angehöre“. In dieser Weise müßten auch die Angaben von L. FICK und R. FICK beurteilt werden. — Der Abd. pollic. long. ist ein Muskel, der im Ursprung und Verlauf sowie in der Insertion von den übrigen Teilen des tiefen Fingerstreckers fast durchgängig bei allen Affen so gut abgegrenzt ist wie beim Menschen. — Ein drittes Sehnenbündel der Endsehne des Abd. pollic. long. beobachtete R. FICK beim Orang: dasselbe

spaltete sich von der zum Multang. maj. ziehenden Sehne ab und geht zum Radialfortsatz des Os navic.

Der Extensor pollic. brev. fehlt fast bei allen niederen Affen und Anthropoiden. Nur PAGENSTECHEK sah ihn bei Mandr. leucoph., DUVERNOY, CHAPMAN und ich beim Gorilla. Wenn VROLIK bei der Beschreibung der Muskeln des Schimpanse den Befund eines Ext. pollic. brev. notiert, so besagt der von ihm angeführte Ort der Insertion, daß der vermeintliche Ext. pollic. brev. in der Tat zum Abd. pollic. long. gehört und nur eine weitreichende Sondernung der beiden Portionen dieses Muskels vorliegt. Dasselbe gilt für die Angabe HEPBURNS betreffs des Vorkommens dieses Muskels beim Gibbon, Orang und Schimpanse. Besonderes Interesse erweckt der bei unserem Gorilla gemachte und unter dem Abschnitt „Extensor pollic. brev.“ beschriebene Befund. Derselbe erklärt sich ungezwungen in folgender Weise: der Teil der Endsehne, welcher an das 1. Metacarpale sich ansetzt, ist mit dem zu ihm gehörigen Teil des Muskelbauches genetisch zum Abd. pollic. long. zu rechnen; nur das zur Dorsalaponeurose des Daumens gehende schwache Sehnenbündel ist mit den zu ihm gehörigen Muskelbündeln als Repräsentant des Ext. pollic. brev. anzusehen. Diese Erklärung gibt auch gleichzeitig den Grund an, weshalb der Abd. pollic. long. bei unserem Gorilla nur eine Insertion am Os multang. maj. aufwies. Augenscheinlich verhielt sich der Abd. pollic. long. und der Ext. pollic. brev. in gleicher Weise auch bei dem von HEPBURN untersuchten Gorilla. Beim Menschen fehlt der Ext. pollic. brev. selten oder ist mit dem Abduc. pollic. long. in wechselnder Ausdehnung verschmolzen (MACALISTER, TESTUT).

Der Extensor pollicis longus ist bei den niederen Affen — Mycetes, Cercopithecus, Pithecia und Hapale ausgenommen; auf die bei diesen Tieren beobachtete Anordnung komme ich später zurück — und bei den Anthropoiden als wohlbegrenzter Muskel vorhanden, jedoch meist nur schwach entwickelt.

Während die Komponenten der radialen Partie der tiefen Fingerstrecker bei den niederen Affen und den Anthropoiden in der Mehrzahl der Fälle gut abgegrenzte Muskeln darstellen, ist dies bei denen der mittleren und ulnaren Partie meist nicht der Fall. Hier sind vielfache Verbindungen der Partien resp. der sie bildenden Komponenten untereinander vorhanden, so daß beide Partien zugleich betrachtet werden müssen.

Der Extensor digiti minimi proprius und der Extensor indicis proprius kommen als wohlbegrenzte Muskeln, wie sie der Mensch

in der Norm besitzt, nur beim Gorilla vor (DUVERNOY, HUXLEY, BISCHOFF, HEPBURN, SOMMER), und zwar ist der Ext. indic. propr. stets schwach entwickelt. Einen isolierten Ext. dig. min. propr. beobachteten ferner: BISCHOFF — bei Cercopithecus, Macacus, Pithecia, Hapale und Hylobates; HUXLEY — bei Gibbon; CHAMPNEYS — bei letzterem und Schimpanse; VROLIK, GRATIOLET und ALIX, BISCHOFF, HEPBURN — bei Schimpanse. Im übrigen aber sind Anordnungen gefunden worden, die durch wechselnde Zusammenfassung der einzelnen Komponenten der mittleren und der ulnaren Partie und durch ungleichmäßige Entwicklung derselben entstanden sind.

Als ursprüngliche Form der Anordnung möchte ich die von PAGENSTECHER bei Mandr. leucoph. beobachtete ansehen. Bei diesem Tier waren nicht allein die mittlere und die ulnare Partie der tiefen Fingerstrecker miteinander, sondern auch mit dem Ext. carpi uln. verwachsen. Sie geben 4 Sehnen ab, von denen die 2 ulnaren und die 2 radialen länger beisammenliegen: jene ziehen an den Ulnarrand des 5. und 4., diese an den des 3. und 2. Fingers. Hieran schließt sich die Anordnung, wie sie bei Cynocephalus (HUXLEY, BISCHOFF, CHAMPNEYS) und bei Orang (HUXLEY, LANGER, R. FICK, HEPBURN) gefunden wurde: 2 getrennte Muskeln, die mit Unrecht als Ext. dig. min. propr. und Ext. indic. propr. bezeichnet wurden; jener gibt je eine Sehne für den 5. und 4., dieser je eine für den 3. und 2. Finger ab. Nach MACALISTER war bei einem Gorilla der Ext. indic. propr. gut gesondert, aber die Sehne des Ext. dig. min. propr. schickte eine Sehne an den 4. Finger. Letzteres beobachtete DUVERNOY beim Orang; gleichzeitig fehlte hier der Ext. ind. propr., und war ein Ext. digiti III propr. vorhanden. Nach HUXLEY, BISCHOFF und HEPBURN hatte Hylobates einen Extensor proprius für den 2., 3. und 4. Finger; nach BISCHOFF — Macacus und Cercopithecus und nach HUMPHRY — Schimpanse einen besonderen Extensor für den 2. und 3. Finger und nach HEPBURN — Schimpanse für den 2. und 4. Finger. Noch verwickelter waren die Verhältnisse bei folgenden Beobachtungen. Bei Pithecia fand BISCHOFF besondere Extensoren sowohl für den 3. und 4., als auch für den 2. Finger; die Sehne des letzteren erhielt aber noch eine Verstärkung von der Sehne des Ext. pollic. long. Das letztere war nach demselben Forscher auch bei Cercopithecus der Fall. Bei Mycetes sah SIRENA einen besonderen Extensor für den 3. und 4. Finger und bei Hapale — BISCHOFF einen solchen für den 4. Finger; gleichzeitig fehlte bei

beiden Tieren ein gesonderter Ext. indic. propr.: die Sehne des Ext. pollic. long. gab bei *Mycetes* eine Sehne für den Zeigefinger ab, bei *Hapale* aber 2 Sehnen für den 2. und 3. Finger.

Einen Extensor pollicis et indicis, der hoch oben in 2 Bäuche geteilt ist, beobachtete GRUBER bei *Cebus fatuellus*. Bei diesem Tier war außerdem noch ein Ext. indicis, medii et annularis vorhanden. „Die Sehnen des ersteren verlaufen mit letzterem Muskel durch die Vagina des Lig. carpi dorsale für den Ext. communis gemeinschaftlich mit diesem.“ Bei *Ceb. apella* fand derselbe Autor einen Ext. pollic. long. und einen Ext. indic. et medii proprius. „Die Sehne des E. poll. long. zieht mit letzterem und dem Ext. communis durch dessen Vagina im Lig. carpi dorsale.“ Bei *Hapale jacchus* fand er an 2 Exemplaren einen Ext. pollic. et indicis und einen Ext. medii et quarti. Beide Muskeln sind am Ursprung vereinigt und „passieren mit dem E. comm. dessen Vagina im Lig. carpi dors. Die Sehne des E. poll. et indic. teilt sich erst unten an der Mittelhand in die Sehnen für den Daumen und 2. Finger. Von den Sehnen des E. medii et quarti hängt die zum 4. Finger mit der Sehne des Ext. digiti min. zu diesem Finger zusammen“.

Wie wir sehen, herrscht betreffs der Anordnung und Entwicklung der Komponenten der tiefen Fingerstrecker bei den niederen Affen und den Anthropoiden eine große Mannigfaltigkeit. Ein klarer Ueberblick kann nur gewonnen werden, wenn man die tiefen Fingerstrecker als ursprünglich einheitlichen Muskel auffaßt. Meist sondert sich die radiale Partie von den beiden anderen ab, doch gibt es Fälle, bei welchen Teile der Komponenten der mittleren Finger oder einzelne derselben sich an den Ext. pollic. long. angeschlossen haben. Die mittlere und ulnare Partie hängt vielfach zusammen, indem die für den 4. Finger bestimmte Komponente sich ganz oder zum Teil in mehr oder weniger großer Ausdehnung mit der des 5. Fingers verbindet. Dabei verwachsen die Komponenten für den 3. und 2. Finger zu einem gesonderten Muskel, oder die Komponente für den 2. fehlt, und ist nur die für den 3. Finger erhalten. Infolge der Verbindungen der Komponenten des 5. und 4., resp. der des 4. und 3. Fingers können zwei gesonderte Extensoren auftreten, während die Komponente für den 2. Finger sich ganz oder zum Teil an den Extensor pollic. long. anschließt. Ferner kommt es vielfach vor, daß die für den 5. Finger bestimmte Komponente zwar als gesonderter Extensor erscheint, die Komponenten der mittleren Partie aber verschiedenartige Be-

ziehungen aufweisen und zum Teil mit dem Ext. pollic. long. Verbindungen eingehen. Neben einem gesonderten Ext. digiti minimi sind alsdann die Komponenten der mittleren Partie ganz oder zum Teil erhalten und erscheinen als gesonderte Extensoren für alle 3 mittleren oder für 2 oder nur für einen Finger. Im letzteren Fall braucht dies aber nicht der Zeigefinger zu sein. Seltene Beobachtungen zeigen, daß die für den letzteren bestimmte Komponente ganz oder teilweise sich mit dem Ext. pollic. long. bis zu der distalen Sehnausbreitung verbunden hat. Ebenfalls selten verwachsen die Komponenten für den 2. und 3. Finger mit dem Ext. pollic. long. derart, daß nur die distalen Enden der Sehnen frei werden. Hierbei kann, wie erwähnt, die Komponente für den 4. Finger als besonderer Extensor erhalten bleiben.

Bei den niederen Affen und der Mehrzahl der Anthropoiden sind also entweder die Komponenten der tiefen Fingerstrecker alle erhalten und in mannigfacher Weise miteinander verbunden, oder nur ein Teil derselben ist entwickelt und zeigt ebenfalls verschiedenartige Verbindungen der erhalten gebliebenen Komponenten. Allein beim Gorilla sind häufig Verhältnisse beobachtet worden, wie sie in der Norm beim Menschen vorkommen: nur die Komponenten für den 2. und 5. Finger sind zur Entwicklung gelangt und erscheinen als gesonderte Muskeln; der erstere war aber auffallend schwach ausgebildet.

Der Ext. dig. min. prop. gehört, wie wir gesehen haben, genetisch zur Schicht der tiefen Fingerstrecker. Bei *Mandr. leucoph.* hat er nach PAGENSTECHEr dementsprechend auch eine tiefe Lage. Bei den anderen Autoren vermisste ich Angaben über die Lage dieses Muskels. Bei unserem Gorilla sowie beim Menschen nimmt er eine oberflächliche Lage ein. Deshalb nehme ich an, daß der Muskel desto mehr in diese Lage hineingelangt, je mehr er durch Sonderung von den anderen Muskeln der tiefen Schicht eine wohlbegrenzte Gestalt erlangt.

Beim Menschen haben sich in der Norm von den Komponenten der tiefen Fingerstrecker nur die für den Daumen, den Zeigefinger und den 5. Finger erhalten und als gesonderte Muskeln entwickelt. Mehr oder weniger häufig werden jedoch auch bei ihm Verhältnisse gefunden, wie sie bei den Affen vorkommen. Ich beschränke mich darauf, nur einige diesbezügliche Beobachtungen anzuführen, und verweise im übrigen auf die Spezialwerke über diesen Gegenstand.

Verhältnismäßig nicht selten hat sich die Komponente für den 4. Finger erhalten und ist mit dem Ext. dig. min propr. bis auf die Endsehne fest verwachsen (WOOD, MACALISTER, FLESCHE, SPENGENMANN u. a.). Die Häufigkeit dieser Varietät wird von WOOD auf 1 zu 8, von MACALISTER auf 1 zu 14 angegeben. MECKEL beschrieb einen Fall, bei welchem die Sehne des Ext. indic. propr. auch Sehnen für den 3. und 4. Finger abgab: also Erhaltung der Komponenten der tiefen Fingerstrecker für den 3. und 4. Finger und Verschmelzung mit der für den 2. Finger bis auf die Sehnen. HUMPHRY sah Abgabe einer Sehne von der des Ext. ind. propr. für den 3. Finger: mithin Entwicklung der Komponente für diesen Finger und Verwachsen derselben mit der des 2. In ähnlicher Weise muß auch die Entstehung der nachstehend angeführten Varietäten erklärt werden. GRUBER, WOOD, MACALISTER, TESTUT u. a. haben einen Muskel beschrieben, der als Ext. pollicis et indicis bezeichnet wird. Derselbe wurde neben einem Ext. indic. propr. und Ext. pollic. long. oder bei gleichzeitigem Fehlen eines derselben gefunden. MACALISTER, GRUBER, WOOD, v. BARDELEBEN, FLESCHE, TESTUT u. a. beschreiben einen besonderen Extensor für den 3., CALORI für den 3. und 4., CURNOW für den 4. Finger.

Ueber die Verteilung der Sehnen der tiefen Fingerstrecker auf die einzelnen Fächer des Lig. carpi dors. fehlen für die Affen die Angaben fast vollständig, für den Menschen sind sie bei der Beschreibung der Varietäten der tiefen Fingerstrecker auch mehrfach nicht angeführt. Soweit ich ersehen kann, weicht die Anordnung der Sehnen im letzteren Fall nicht unwesentlich von der normalen ab. So zog z. B. beim Vorhandensein eines Ext. pollicis et indic. die Sehne dieses Muskels meist durch das 4. Fach des Lig. carpi dors. („im lateralen Winkel desselben unter der Sehne des Ext. dig. comm. zum Zeigefinger“ — GRUBER). Dasselbe beobachtete dieser Forscher bei den von ihm untersuchten Affen (*Cebus*, *Hapale*). Bei *Cebus apella* nahm die Sehne des Ext. pollic. long. sogar ihren Verlauf durch das 4. Fach des Lig. carp. dors. (GRUBER).

Das Studium der tiefen Fingerstrecker zeigt, daß die Entstehung der Verhältnisse, welche wir bei den Affen mehr oder weniger konstant und als Varietäten beim Menschen beobachten, in gleicher Weise wie bei den tiefen Fingerbeugern leicht unter der Annahme, daß ursprünglich ein einheitlicher tiefer Finger-

strecker vorhanden war, sich dem Verständnis erschließt. Um die Untersuchung nicht zu komplizieren, habe ich alle Beziehungen, die zwischen den oberflächlichen und den tiefen Fingerbeugern und -streckern hin und wieder beobachtet wurden, von der Betrachtung ausgeschlossen, ferner auch die Teilungen einzelner Komponenten derselben nicht immer berücksichtigt. Ferner habe ich die Ursprungsverhältnisse der einzelnen Muskeln resp. ihrer Komponenten und ihre Innervation vielfach nicht beachten können, weil die betreffenden Angaben bei den Autoren fehlen. Ich glaube indes, daß alle diese Einschränkungen auf die Annahme von der ursprünglichen Einheitlichkeit der tiefen Fingerbeuger und -strecker keinen Einfluß ausüben.

BISCHOFF sagte (1880), „daß in Beziehung auf die Muskeln die Hand des Menschen sich von der Hand des Affen vorzüglich durch den Besitz eines eigenen, gesonderten Streckmuskels des Zeigefingers und eines eigenen, gesonderten langen Beugers des Endgliedes des Daumens bedeutungsvoll unterscheidet“. Betreffs des letzteren Muskels habe ich zeigen können, daß ein durchgreifender Unterschied nicht besteht, da derselbe einerseits beim Gorilla mitunter vorhanden ist, andererseits beim Menschen sehr selten fehlt. Ueber den gesonderten Ext. indic. propr. äußert sich GRUBER (1886) in etwas schroffer Weise: „Der Ausspruch von BISCHOFF, daß der Besitz eines eigenen, besonderen Streckers des Zeigefingers ein „spezifisch menschlicher“ sei, ist daher nicht einmal in Berücksichtigung der *Quadrupana* allein, geschweige denn in Berücksichtigung der *Mammalia* überhaupt wahr.“ Die von mir oben ausgeführte Darlegung der Verhältnisse bestätigt die Ansicht GRUBERS betreffs der Affen. Fassen wir nunmehr alles, was wir über die tiefen Fingerbeuger und -strecker gesagt haben, in kurze Sätze zusammen, so würden dieselben lauten: In Beziehung auf die tiefen Fingerbeuger und -strecker ist ein spezifischer Unterschied zwischen Affen- und Menschenhand nicht vorhanden. Die Keime dieser Muskeln sind, wenn ich mich so ausdrücken darf, bei Affen und Menschen in gleicher Weise vorhanden. Erst die Entwicklung läßt in der Norm Unterschiede hervortreten. Dieselben sind jedoch sowohl auf der einen als auch auf der anderen Seite durch Uebergänge überbrückt. Der Gorilla ist von allen Affen derjenige, bei welchem diese Unterschiede mitunter vollständig schwinden.

Die kurzen Muskeln der Hand übergehe ich völlig und gedenke nur der sogenannten Interdigitalmembranen LANGERS, die auf-

fallenderweise vor diesem Forscher nur von DUVERNOY (Gorilla) und nach ihm von R. FICK (Orang) erwähnt werden. Sie waren in gleicher Weise wie beim Orang LANGERS auch bei unserem Gorilla vorhanden. Mit Recht schreibt ihnen LANGER einen bedeutenden hemmenden Einfluß auf die Bewegungen der Finger zu. Ihrer Anwesenheit ist es zuzuschreiben, daß „in die Haut der Mittelhand mehr von den Grundphalangen einbezogen ist als beim Menschen“.

Von den Muskeln der hinteren Gliedmaßen ist zunächst kurz des *M. iliopsoas* zu gedenken. Von seinen Bestandteilen verhält sich der *M. psoas major* bei dem Gorilla und den übrigen Anthropoiden im wesentlichen wie beim Menschen. Sein Ursprung geht bisweilen (bei meinem Gorilla und bei *Troglod. aubryi*) auf die letzte und vorletzte Rippe über. Nach KRAUSE ist ein Uebergreifen des Ursprungs auf das Köpfchen der 12. Rippe auch beim Menschen beobachtet worden. Größeres Interesse beansprucht der *Psoas minor.*, der beim Menschen inkonstant ist und keine Bedeutung besitzt. Er wurde bei allen Anthropoiden als ein mehr oder weniger vom *Psoas maj.* getrennter Muskelbauch gefunden, erreichte jedoch nicht die relative Stärke wie bei den niederen Affen. Der *M. iliacus* der Anthropoiden hat entsprechend der Form des Darmbeines eine andere Gestalt wie beim Menschen und ist, soweit Angaben vorliegen, schwächer ausgebildet als bei diesem. Wie beim Menschen, so kommen auch bei einzelnen Anthropoiden (Gorilla, Orang, Schimpanse) accessorische Ursprünge vor, die nach dem Austritt des *Iliacus* aus dem Becken an denselben herantreten.

Der *Glutaeus maximus* war bei unserem Gorilla und bei den von anderen Autoren untersuchten Anthropoiden im proximalen Abschnitt viel schwächer entwickelt als beim Menschen und näherte sich hierin den bei den niederen Affen zu beobachtenden Verhältnissen. Nur FICK gibt an, daß bei seinem Orang der Muskel „zwar relativ schwach, aber immerhin ein ganz kräftiger“ war, sein Orang keineswegs „durch die vielgeschmähten kümmerlichen Affennates“ auffiel. Der Muskel entspringt bei den Anthropoiden, abweichend von dem des Menschen, fleischig auch vom *Tuber ischiadicum* und reicht mit der Insertion am Femur verschieden weit distalwärts herab, zuweilen bis zum Kniegelenk (DUVERNOY, LANGER). GRATIOLET und ALIX teilten die Ursprungsbündel des *Glut. maximus* bei *Troglodytes aubryi* in 3 Gruppen ein, in 1) solche, die vom Kreuz- und Steißbein, 2) solche, die vom *Lig. tuberoso-sacrum*

und 3) solche, die vom Tub. ischiad. ausgehen, und meinten, daß nur die der ersten Gruppe einen dem menschlichen *Glut. max. homologen* Muskel bilden. Mit dieser Anschauung kann ich im Hinblick auf die normalen menschlichen Verhältnisse nicht übereinstimmen, nehme vielmehr auch die zweite Gruppe der Ursprungsbündel für denselben in Anspruch. Nur die vom *Tuber ischiadicum* entspringenden Fleischbündel sind dem *Glut. maximus* des Menschen fremd, sie wurden von DUVERNOY als *Ischio-fémorien* bezeichnet. Teils sind sie mit dem *Glut. maximus* völlig verwachsen (Gorilla, Schimpanse, Orang LANGERS), teils schließen sie sich distalwärts demselben unmittelbar an. FICK fand bei seinen beiden Orang diesen Muskel, welchen er als *Ischio-s. Tubero-femoralis* auführt, auf der linken Seite mit der Ansatzsehne des *Glutaeus maximus* verwachsen, auf der rechten Seite dagegen nicht. Auf letzterer hatte sich der Muskel bei dem einen dieser Tiere völlig dem langen Kopf des *Biceps* angeschlossen, so daß er mit ihm eine einzige Masse bildete. KLAATSCH beobachtete, daß beim Orang der *Glutaeus maximus* geringer entwickelt war als beim Menschen und der *Biceps* eine Femoralportion aufwies, daß die letztere beim Gorilla und Schimpanse fehlte, der *Glutaeus maximus* dieser Anthropoiden aber mit seiner Insertion weit distal, beim Schimpanse bis zum Knie, hinabreichte.

Betreffs der niederen Affen geben SIRENA (*Mycetes*), PAGENSTECHER (*Mandr. leucoph.*) und CHAMPNEYS (*Cynoc. anubis*) an, daß der *Glutaeus maximus* nur schwach entwickelt war, und erwähnen nichts von einer Femoralportion des langen Kopfes des *Biceps*. Der Arbeit von KLAATSCH entnehme ich folgende Angaben:

*Lagothrix*, *Ateles* und *Mycetes* besitzen keine Femoralportion des langen Kopfes des *Biceps*. Der *Glutaeus maxim.* ist bei den beiden ersteren Affen schwach entwickelt und beschränkt sich auf das proximale Viertel des Oberschenkels; seine Endsehne bildete nicht ein *Lig. intermusculare laterale*. Bei *Mycetes* hingegen reichte dieser Muskel fleischig bis zur Mitte des Oberschenkels und bildete mit seiner sehnigen Fortsetzung eine Art von *Lig. intermusc. later.*, das sich bis zur Knieregion erstreckte. Bei *Hapale* ist der *Flex. crur. later.* (= *Biceps femoris*) kräftiger als bei *Nyctipithecus* und überlagert den *Glutaeus max.*; bei beiden ist eine Insertion des *Flex. crur. lat.* in der *Fasc. femoralis* vorhanden und greift die Sehne des *Glut. max.* distal auf die hintere Fläche des Femur hinab. Bei *Cebus* tritt die *Glutäalsehne* nicht

hervor, dafür aber inseriert sich der *Flex. cruris lateralis* in die *Fasc. femoralis* von der Mitte des Femur bis zur Kniegelenkscapsel (Ähnliches sah bei demselben Affen auch CHURCH). *Inuus ecaudat.* schließlich besitzt einen sehr gering entwickelten *Glut. max.*, der kaum über den Trochanter hinausgeht, und einen kräftigen *Flex. crur. lateralis*, der zum Teil in der *Fasc. femor.* sich festsetzt.

Für den Menschen kann ich nur eine Beobachtung HENLES und Mitteilungen TESTUTS registrieren, die hierher gehören. Der erste Forscher sah in einem Fall, daß mit dem langen Kopf des *Biceps* ein stärkerer Muskel entsprang, der sich in der Gegend des Ursprunges des kurzen Kopfes in der Fascie verlor. TESTUT erwähnt eines überzähligen kleinen Muskelbündels, das am *Tub. ischiad.* entspringt und sich mit dem *Glut. max.* vereinigt oder, von ihm getrennt, an das Femur zieht. Letztere Modifikation des *Ischiofemoralis* beobachtete TESTUT selbst.

Ueberblicken wir das soeben Gesagte, so muß hervorgehoben werden, daß der *Glutaeus max.* der Anthropoiden und der meisten niederen Affen dem menschlichen nicht entspricht und daß als Homologon des letzteren nur der proximale Teil des ersteren angesehen werden kann. Gleichzeitig entsteht die Frage, wohin der distale Teil des Affenglutaeus gehört. Haben wir dieselbe derart zu entscheiden, daß der *Glut. max.* bei den Affen seinen Ursprung auf das *Tuber ischiadium* ausdehnt und infolgedessen sein Ansatz am Femur weit distal sich heraberstreckt, bisweilen sogar das Kniegelenk erreicht, oder aber müssen wir diese Muskelpartie nach dem Vorgange von DUVERNOY u. a. als besonderen Muskel, *M. ischio-s. tubero-femoralis*, auffassen, der bald mit dem *Glut. max.* resp. dem langen Kopf des *Biceps* (= *Flex. cruris lateral.*) verwachsen, bald (sehr selten) als relativ selbständiger Muskel auftritt? Die Lösung dieser Frage ist ungemein schwer, beide Ansichten haben ihre Vertreter gefunden. LANGER spricht sich, freilich nicht strikt, für die Zugehörigkeit des *Ischiofemoralis* zum *Biceps* aus. Gleiches nimmt auch FICK in seiner ersten Abhandlung über den Orang an. In seiner zweiten Arbeit nennt dieser Forscher aber den Muskel „die accessorische Portion des *Biceps* oder des *Glutaeus maximus*“. BISCHOFF nimmt ihn beim Gorilla für den letzteren Muskel in Anspruch, während er für den Orang seine Zugehörigkeit zum *Biceps* zugibt. KLAATSCH scheint eine ähnliche Stellung einzunehmen.

Nur der Nachweis der Innervation dieser Muskelpartie kann die Frage entscheiden. Leider liegen über dieselbe fast keine

Angaben vor, und war es auch mir nicht möglich, eine gesonderte Innervation des Ischiofemoralis zu konstatieren. Soweit ich weiß, ist FICK der einzige Forscher, der beobachten konnte, daß der Muskel „nicht mehr vom N. glut. inf., sondern bereits vom Ischiadicus aus direkt versorgt“ wird. Diese Mitteilung sowie die angeführten Angaben über das Verhalten der Muskelpartie nötigen mich, dieselbe als besonderen Muskel aufzufassen, der seine Selbständigkeit fast stets verliert. Dabei schließt er sich entweder dem langen Kopf des Biceps oder dem Glutaeus maxim. an. Meist ist ersteres bei den niederen Affen, letzteres bei den Anthropoiden der Fall. Die wenigen bei den Menschen gemachten Beobachtungen zeigen den Muskel in allen drei Arten des Verhaltens.

Der Tensor fasciae latae ist bei den Anthropoiden teils sehr dünn und schmal, teils nicht vorhanden. Bei den niederen Affen scheint er nie zu fehlen, ja mitunter sogar recht gut entwickelt zu sein: so fand ihn DUVERNOY bei Inuus von stärkeren Proportionen als beim Menschen, SIRENA bei Mycetes in der proximalen Partie dick und schmal, in der distalen zart und platt. Ein Fehlen des Tensor fasc. lat. konnte GRUBER nur bei einer robusten, fettarmen menschlichen Leiche konstatieren: er bezeichnet diesen Fall als „Orang-Utan-Bildung“ und fügt hinzu — „vorher nicht gesehen“.

Der Glutaeus medius der Anthropoiden und der niederen Affen weicht im allgemeinen nicht von dem des Menschen ab: er ist kräftig, mitunter sogar stärker als bei letzterem (Schimpanse nach CHAMPNEYS). Er ist bei den Anthropoiden fast regelmäßig mit dem dorsalwärts anliegenden Piriformis verwachsen, so daß letzterer bisweilen nur an seinem Sacralursprung erkannt werden kann. Eine Vereinigung der beiden Muskeln wurde übrigens auch bei Cynocephalus (BISCHOFF) und nicht sehr selten beim Menschen (BAHNSEN, CHUDZINSKI, MACALISTER, CALORI, TESTUT) beobachtet.

Größeres Interesse als der Glutaeus medius beansprucht der Glutaeus minimus, da er zu dem Scansorius (oder Scandens TRAILL) in nahen Beziehungen steht. Dieselben sind vielfach so innig, daß der letztere als eine Portion des Minimus aufgefaßt oder seine Existenz überhaupt in Abrede gestellt wurde. Letzteres tat BISCHOFF betreffs des Gorilla und Gibbon, jedoch mit Unrecht. MACALISTER, CHAPMAN und HEPBURN erwähnen des Scansorius beim Gorilla, und zwar sah ersterer ihn mit dem Glut. med., letztere mit dem Glut. minim. verbunden. Wie Fig. 6 zeigt und

die zugehörige Beschreibung erläutert, fand ich bei diesem Anthropoiden einen Muskel, der einen fast gesonderten Scansorius darstellt und nur in seinem distalen Abschnitt mit dem *Glut. minim.* verwachsen war. Für Gibbon kenne ich außer BISCHOFFS Angabe noch die HUXLEYS und HEPBURNS, nach welches der Scansorius einen Teil des *Glut. minim.* bildete. Mithin kann man bei Gorilla und Gibbon höchstens die Existenz des Scansorius als gesonderten Muskel leugnen und muß ihn als eine Portion des *Glutaeus minimus* auffassen. Dieser Ansicht steht nur die Mitteilung MACALISTERS — Scansorius mit *Glut. med.* verbunden — im Wege. Beim Schimpanse erwies sich der Scansorius teils abgegrenzt (WILDER, HEPBURN), teils vollständig verbunden mit dem schwachen *Glutaeus minimus* (HUXLEY, CHAPMAN, CHAMPNEYS, FICK) oder konnte überhaupt nicht gefunden werden (VROLIK, GRATIOLET und ALIX, HUMPHRY). Beim Orang tritt er als vollständig gesonderter Muskel (HUXLEY, BISCHOFF, HEPBURN, FICK) auf, der stark entwickelt und vom *Glut. minim.* durch einen ansehnlichen Zwischenraum getrennt ist. Nur FICK fand bei seinem zweiten Orang eine oberflächliche Verwachsung des Scansorius mit dem *Glut. med.* und bringt mit dieser Angabe die oben erwähnte gleichlautende Mitteilung MACALISTERS in Erinnerung. Bei den niederen Affen beobachtete nur SIRENA (*Mycetes*) einen gesonderten Scansorius, während CHAMPNEYS ihn bei *Cynoceph. anubis* als nicht differenziert bezeichnet, und HUXLEY sagt, daß er bisweilen mit dem *Glut. minim.* verschmolzen ist.

Was den Menschen anbetrifft, so sagen THEILE, MACALISTER, HENLE, WOOD und KRAUSE fast übereinstimmend, daß die vorderen Bündel des *Glut. minim.* nicht nur zuweilen einen besonderen Kopf desselben, sondern sogar (selten) einen gesonderten Muskel bilden. Nach HENLE und WOOD entspricht derselbe dem *M. invertebrator femoris* OWEN des Orang. KRAUSE, nach welchem der Muskel, falls gesondert, von der *Spina il. ant. sup.* entspringt, führt ihn als *M. glutaeus quartus* an und fügt in einer Fußnote die Synonyma Scansorius und *Invertebrator femoris* hinzu. Nach demselben Autor entsendet der *M. glut. quart.* von seiner Insertion am *Troch. maj.* einen Sehnenstreifen zum *M. vast. later.* Erwähnen wir schließlich noch, daß nach THEILE und GEGENBAUR die vorderen Bündel des *Glut. minim.* nicht selten mit dem des *Glut. med.* zusammenhängen, so finden wir mehr oder weniger alle Verhältnisse, unter welchen der Muskel bei den Anthropoiden und den niederen Affen erscheint, auch beim Menschen wieder.

Nach dem Gesagten müssen wir den Scansorius als einen Teil des *Glut. minim.* bezeichnen, der sich sowohl bei einzelnen Anthropoiden und bei *Mycetes*, als auch (selten) beim Menschen von dem letzteren Muskel vollständig absondert. Daß er zu der Gruppe der beiden tiefen *Glutaei* gehört, darauf deutet seine Ver-sorgung durch den *N. glut. sup. hin.*

Für diesen, dem Scansorius (*Scandens*) Trailli homologen vor-deren Abschnitt des *Glut. minim.* wird auch der Name *Glutaeus quartus* bisweilen benutzt. Eine falsche Anwendung des letzteren finde ich bei KRAUSE, der ihn auch als Synonym des *M. iliacus minor* anführt. Dieser Muskel hat jedoch, wie wir gleich sehen werden, mit dem *Glut. minim.* nichts zu tun. Er wurde von CRUVEILHIER als *Ilio-capsulo-trochantérien* beschrieben; ich erwähne ihn unter dem Namen *Ilio-trochantericus*. Er kommt beim Menschen recht häufig (nach KRAUSE angeblich in 85 Proz. der Fälle) vor; TESTUT hält ihn sogar für eine normale Bildung und geht mit dieser Ansicht wohl zu weit. BISCHOFF fand diesen Muskel beim Gibbon und bei anderen Affen, ich beim Gorilla. Die Insertion und namentlich die Innervation (*N. femoralis*) zeigen deutlich, daß er nicht zu dem *Glut. minim.* gehört, sondern dem *Iliopsoas* sich anreihet.

Vom *Piriformis* erwähnte ich bereits, daß er bei den niederen Affen fast regelmäßig mit dem *Glut. med.* verwachsen ist. Hier wäre noch nachzutragen, daß sein *Sacralteil* bei den niederen Affen oft fehlt (MECKEL, SIRENA). Beim Menschen fehlen zuweilen einzelne *sacrale Ursprungsbündel* (THEILE, KRAUSE) oder der ganze Muskel (BUDGE, OTTO, MACALISTER). Von den Anthropoiden ist es nur der Orang, bei welchem CHAPMAN den *Sacralteil* einmal vermißte.

Der *Obturator internus*, die beiden *Gemelli* sowie der *Quadratus femoris* verhalten sich bei den Affen im wesentlichen wie beim Menschen.

Der *Sartorius* war bei unserem Gorilla schwach entwickelt. Ebenso fanden ihn auch BISCHOFF (1880) beim Gorilla, FICK beim Orang, GRATIOLET und ALIX bei *Troglodytes aubryi*. Diesen Beobachtungen steht die Ansicht gegenüber, daß der Muskel bei den Anthropoiden (GEGENBAUR) resp. bei den Anthropoiden und den niederen Affen (BISCHOFF 1870) stärker ist als beim Menschen. Da die Mehrzahl der mir zugänglichen Arbeiten keine Angaben über die Stärke des Muskels enthalten, so kann ich die Ansicht der beiden letztgenannten Autoren nicht einer Kritik unterziehen

und muß die oben erwähnten Beobachtungen einstweilen als individuelle Varietäten deuten. Der Ursprung des Muskels am Darmbein sinkt bei den Affen nicht selten (GRATIOLET und ALIX, HEPBURN, FICK, PAGENSTECHEK, SIRENA) kaudalwärts herab, ein Verhalten, welches auch bei dem Menschen manchmal (TESTUT, LEDOUBLE) vorkommt. Bezüglich der Insertion verweise ich auf die Besprechung des Semitendinosus, dessen Ansatz gemeinsam mit dem des Sartorius und des Gracilis geschildert werden soll.

Von den Komponenten des Quadriceps femoris interessiert uns nur der Rectus und bei ihm speziell der Ursprung. Derselbe erfolgt bei den Affen bald mit 2 Sehnen, bald mit einer und in dem letzteren Fall stets von der Spina il. ant. inf. Sind 2 Ursprungssehnen vorhanden, so sind dieselben bisweilen (Gorilla, Orang, Schimpanse, Cynocephalus) nicht völlig voneinander getrennt, sondern bilden einen Bogen, der, von der Spina il. ant. inf. ausgehend, dem Acetabulum anliegt (HEPBURN, CHAMPNEYS, TESTUT). Beim Menschen wird ein Fehlen der lateralen Ursprungssehne nur selten, dagegen recht häufig ein Zusammenhängen der beiden Ursprungssehnen beobachtet. Ferner kommt es beim Menschen vor, daß die beiden Ursprünge sich erst vereinigen, nachdem die Sehnen bereits in Fleischbündel übergegangen sind. Auf diese Weise repräsentiert sich der Rectus femoris als doppelter Muskel, eine Beobachtung, die TESTUT einmal auch bei Cercopithecus machen konnte.

Die Adductores sind bei den Anthropoiden und den niederen Affen viel stärker entwickelt als beim Menschen. Bei letzterem besteht diese Gruppe aus 3 in ventrodorsaler Richtung hintereinander liegenden Schichten, deren erste den Pectineus, Adductor longus und Gracilis zusammenfaßt und deren zweite und dritte vom Adductor brevis resp. Adductor magnus dargestellt wird. Diese Einteilung ist im allgemeinen auch bei den Affen durchzuführen, wenngleich ein teilweises Verschmelzen der einzelnen Muskeln bei ihnen noch häufiger und ausgedehnter auftritt als beim Menschen.

Der Pectineus ist bei den Anthropoiden vielfach (DUVERNOY, FICK, TESTUT) in 2 nebeneinander liegende Portionen getrennt, was nicht selten auch beim Menschen beobachtet wird. In solchen Fällen läßt sich konstatieren, daß die laterale Portion vom N. femoralis, die mediale dagegen vom N. obturatorius versorgt wird. Bei Mycetes fand SIRENA eine Zerteilung des Muskels nicht, bei Hapale vermißte BISCHOFF den letzteren vollständig.

An den Pectineus schließt sich medianwärts mit seinem Ursprung der Adductor longus an. Entweder grenzt er unmittelbar an ihn, so daß der Pectineus als eine Portion des Adductor longus erscheint (HEPBURN bei Gorilla und Orang), oder ist von jenem durch eine relativ breite Lücke getrennt (SOMMER bei Gorilla). Die Insertion erfolgt im mittleren Drittel des Femur, kann sich jedoch beim Gorilla noch weiter distalwärts ausdehnen (SOMMER). Diesem Befund kann der MACALISTERS an die Seite gestellt werden, der beim Menschen in einem Fall den Ansatz des Muskels bis zum Knie herabsteigen sah. Eine Verdoppelung des Adduct. long., wie sie MECKEL, THEILE, MACALISTER u. a. beim Menschen beobachteten, wurde bei den Affen nie gefunden.

Der Gracilis der Anthropoiden und der niederen Affen zeigt nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren eine viel stärkere Ausbildung als der des Menschen. Mit Recht sagt FICK von ihm, daß er „nichts weniger als gracil“ sei. In Beziehung auf diese Stärke ist die Angabe GEGENBAURS von Wichtigkeit, daß beim neugeborenen Menschen der Muskel durch sein bedeutendes Volum an den Befund bei den Affen erinnert. Der Ursprung verhält sich wie beim Menschen. Auf die Insertion komme ich bei der Schilderung des Semitendinosus zurück.

Der Adductor brevis ist bei den Anthropoiden bisweilen (HEPBURN beim Schimpanse und Orang, SOMMER bei Gorilla) in 2 Portionen geteilt, die sich kurz vor der Insertion miteinander verbinden. Bei meinem Gorilla war die Lücke, welche die beiden Portionen trennte, immerhin so groß, daß in derselben die mittlere Portion des Adductor magnus zum Vorschein kam. Eine derartige Teilung des Muskels ist bei den niederen Affen bisher nicht beobachtet worden. CHAMPNEYS drückt sich betreffs der Verhältnisse bei Cynocephalus anubis unbestimmt aus, indem er den Muskel vielbündlig nennt. Beim Menschen ist eine Zweiteilung durchaus nicht selten (MACALISTER, KRAUSE, TESTUT) und auch eine Dreiteilung gefunden worden (FLESCHE, TESTUT). Die Zweiteilung, welche im Verlauf des Muskels eintritt, wird von SAPPEY beim Menschen sogar als normaler Befund angesehen. CLASON fand bei ihm eine vollständige Zweiteilung vom Ursprung bis zur Insertion. Betreffs der Ausdehnung des Ansatzes finde ich bei den Autoren keine genügenden Mitteilungen und mache darauf aufmerksam, daß nach GEGENBAUR dieselbe beim Menschen sehr wechselnd ist.

Der Adductor magnus läßt bei Gorilla, Schimpanse, Hylobates

und Mycetes eine mehr oder weniger gesonderte Portion erkennen, die DUVERNOY als Ischio-condyloidien bezeichnete. Dieselbe besaß bei unserem Gorilla einen von dem des übrigen Muskels abgegrenzten Ursprung und war weiterhin mit letzterem verwachsen. Die Richtung der Bündel ließ jedoch deutlich erkennen, daß die Lücke, durch welche die Schenkelgefäße hindurchtraten, zwischen dieser Portion und dem übrigen Muskel sich befand. In welcher Ausdehnung die Sonderung der Portion von den anderen Autoren gefunden wurde, geht leider aus ihren Angaben nicht hervor. Für den Schimpanse teilen HEPBURN und CHAMPNEYS nur mit, daß sie von dem übrigen Muskel getrennt war und zwischen ihr und letzterem die Schenkelgefäße hindurchtraten. BISCHOFF sah bei dem Schimpanse, Hylobates und allen anderen von ihm untersuchten Affen ebenfalls „eine Abtrennung einer starken Muskelpartie von dem unteren Rande des Adductor magnus, welche einen besonderen Muskel darstellt. Zwischen diesem Muskel und dem eigentlichen Adductor magnus treten die Arteria und Vena femorales hindurch, ganz zwischen Muskelfasern eingeschlossen, nicht durch einen Spalt in der Sehne des Adductor magnus, wie dieses beim Menschen der Fall ist.“ Diese Darstellung entspricht meiner Meinung nach insofern nicht den Tatsachen, als BISCHOFF nicht hervorhebt, daß auch beim Menschen der distalwärts von dem Hiatus adductorius gelegene Teil des Adductor magnus offenbar nicht demselben angehört, sondern eben jene Portion darstellt, die bei den Affen teils als besonderer Muskel sich repräsentiert, teils mit ihm verwachsen ist. Wie bei den Anthropoiden diese Portion vom N. ischiadicus (HEPBURN, CHAMPNEYS) resp. von einem Ast des N. tibialis (SOMMER) versorgt wird, so unterscheidet sich auch beim Menschen die Innervation derselben von der des übrigen Muskels, denn nach GEGENBAUR empfängt sie „in der Regel vom N. ischiadicus Zweige“. Im Hinblick auf diese Verhältnisse ist es interessant, daß nach G. RUGE (zitiert nach GEGENBAUR) der Schenkelbogen des Adductor magnus „einer oft sehr bedeutenden Portion des Muskels“ angehört, „welche ursprünglich einen Beugemuskel vorstellt“. — Was den Adductor minimus anbetrifft, so scheint er als gesonderte Partie des Adductor magnus nur beim Gorilla mitunter (HEPBURN, SOMMER) vorzukommen, wenigstens konnte ich weitere Angaben über denselben nicht ermitteln.

Wie die Adductores, so war auch der Obturator externus bei den Anthropoiden und den niederen Affen stärker ausgebildet als

beim Menschen. Er zeigte jedoch im Ursprung und in der Insertion keine Abweichungen von dem des letzteren.

Der Biceps beansprucht unsere Aufmerksamkeit in ganz besonderem Grade. Wie schon aus der Innervation des Muskels beim Menschen gefolgert werden kann, haben die Komponenten desselben, das Caput longum und das Caput breve, eine ganz verschiedene Herkunft. Namentlich ist es das letztere, welches die Forscher (KOHLEBRÜGGE, RANKE, BOLK und KLAATSCH) beschäftigt hat. RANKE spricht sich dahin aus, daß das Caput breve dem Glutaeus superficialis verwandt sei, während KOHLEBRÜGGE dasselbe als oberen Teil der auf das Femur hinaufgerückten Peronaei auffaßt. Die Ansicht KOHLEBRÜGGES wird von BOLK auf Grund von Befunden verteidigt, die er an einem jungen Orang machte und die nach seiner Meinung den kurzen Bicepskopf als ein der Peronaeusgruppe zugehörendes Gebilde kennen lehren. Demgegenüber tritt KLAATSCH, der ein reiches, den Menschen, die Anthropoiden, die niederen Affen und die Edentaten umfassendes Material untersuchte, dafür ein, daß der kurze Kopf mit den Peronaei nichts zu tun habe, sondern dem Tenuissimus niederer Wirbeltiere homolog sei. Die Entscheidung dieser Frage ist von großer Bedeutung, da damit gleichzeitig auch die Frage von der Stellung des Menschen zu den Anthropoiden und den niederen Affen in ihrer Lösung gefördert wird. Deshalb habe ich, um möglichst Klarheit über die bezüglichen Verhältnisse zu gewinnen, im Nachfolgenden zusammengestellt, was ich darüber in den mir zugänglichen Arbeiten fand.

Von den Anthropoiden weisen nur Gibbon und Schimpanse annähernd Verhältnisse auf, wie sie beim Menschen beobachtet wurden. VROLIK und WILDER sahen beim Schimpanse keine Sonderung der beiden Köpfe des Biceps. BISCHOFF nennt den Biceps des Schimpanse und des Gibbon mit Beziehung auf den des Gorilla und des Orang am meisten menschenähnlich. Beim Gibbon fand RANKE eine festere Vereinigung des kurzen Kopfes mit dem langen. Bei demselben sah KOHLEBRÜGGE, daß alle Fasern des ersteren sich zu der Sehne des letzteren begeben. Nach KLAATSCH waren die beiden Köpfe beim Schimpanse in ziemlicher Ausdehnung verwachsen. HEPBURN fand, daß beim Gibbon die Fasern des kurzen Kopfes sich mit der Sehne des langen verbanden, beim Schimpanse hingegen die Köpfe getrennt waren und nur eine geringe Fusion beider Endsehnen bestand. Bei dem von TESTUT untersuchten Schimpanse waren die hinteren Bündel des

Caput breve völlig gesondert, und nur die vorderen befestigten sich an der Sehne des Caput longum. Nach GRATIOLET und ALIX waren die Köpfe des Biceps bei *Troglodytes aubryi* nicht völlig voneinander getrennt. CHAMPNEYS berichtet, daß bei seinem Schimpanse die Sehnen beider Köpfe nicht vollständig verschmolzen waren. WYMAN schließlich konstatierte bei einem Schimpanse, daß der kurze Kopf vom langen Kopf fast getrennt war. In den bisher registrierten Fällen war der kurze Kopf entweder fleischig mit der Endsehne des langen verbunden oder vereinigte sich mit dieser erst, nachdem er selbst bereits sehnig geworden war. — Im Gegensatz zu diesen Fällen steht die Beobachtung SANDIFORTS, der bei einem jungen Schimpanse eine vollständige Sonderung beider Köpfe beobachtete.

Bei dem Gorilla fanden DUVERNOY, BISCHOFF, MACALISTER, SYMINGTON und SOMMER, bei dem Orang SANDIFORT, HUXLEY, LANGER, BISCHOFF, CHURCH, FICK und BOLK die beiden Köpfe des Biceps völlig voneinander getrennt. Nur KLAATSCH gibt für den Gorilla und HEPBURN für denselben und den Orang abweichende Angaben. Nach KLAATSCH ist die Vereinigung der beiden Köpfe beim Gorilla unvollständiger als beim Schimpanse und läßt sich die Endsehne des langen Kopfes fast völlig frei von dem darunter liegenden Caput breve abheben. Nach HEPBURN besteht wie beim Schimpanse so auch bei dem Gorilla und dem Orang eine geringe Fusion der Sehnen beider Köpfe.

Der Ursprung des Caput longum des Biceps ist bei den Anthropoiden im wesentlichen derselbe wie beim Menschen. Ueber die Art und die Ausdehnung des Ursprunges des Caput breve lauten jedoch die Mitteilungen der Autoren nicht ganz übereinstimmend. Nach DUVERNOY und SOMMER entspringt dasselbe beim Gorilla an der Linea asp. femor. medianwärts vom Glut. max., nach KLAATSCH von der Oberfläche der Endsehne dieses Muskels und nur mit den tiefsten Fasern vom Femur selbst. Nach DUVERNOY und SOMMER reicht der Ursprung beim Gorilla ziemlich weit proximalwärts hinauf, und ist nach SOMMER mit seinem distalen Ende  $2\frac{1}{2}$  cm vom Epicond. lat. femor. entfernt, nach KLAATSCH steht dasselbe vom letztgenannten Knochenvorsprung beim Schimpanse 4 cm und beim Gorilla nur in geringem Maße ab. Einen gleichen Abstand des Ursprunges vom Epicond. lat. femor., wie KLAATSCH beim Gorilla, verzeichnet CHURCH für den Orang, bei welchem das proximale Ende des Muskels  $2\frac{1}{2}$  cm vom Troch. maj. entfernt war. Nach TESTUT reichte der Ursprung

des Caput breve beim Schimpanse bis zum Epicond. lat. femor. Nach GRATIOLET und ALIX besteht das Caput breve schon am Ursprung aus zwei getrennten Schichten, die an ihrem vorderen Rande sich verbinden. Die Ursprünge derselben erfolgten gleichzeitig an der unteren Hälfte des Femur und stiegen ein wenig oberhalb des Ansatzes des Ischiofemorales hinauf. BOLK berichtet von einem jungen Orang, daß der Ursprung am mittleren Drittel des Femur erfolgte, und zwar im proximalen Abschnitt zwischen den Insertionen des Quadr. femor. und Glut. superfic. und im distalen zwischen denen des Adduct. magn. und der Femoralportion des Biceps. Eine Teilung des Caput breve in ein oberflächliches und ein tiefes Blatt bemerkte BOLK unterhalb des Ursprunges, KLAATSCH beim Schimpanse erst kurz vor der Insertion.

Bezüglich der Insertion des Caput long. berichten DUVERNOY, HEPBURN und SOMMER, daß sie beim Gorilla am Condyl. lat. tibiae erfolgt. Nur BISCHOFF fand die Insertion bei diesem Tier an der Fibula und gleichzeitig eine Ausstrahlung der Endsehne in die Fasc. cruris, welche SOMMER bei seinem Gorilla auch beobachtete. Für den Orang notiert FICK drei Insertionspunkte der kräftigen Aponeurose des Caput long.; dieselbe 1) strahlt gegen die Patella und gegen den Ursprung des Peroneus long. aus und setzt sich 2) an den Condyl. lat. tibiae sowie 3) an das Capitulum fibulae unmittelbar vor dem Ursprung des Lig. longum. KLAATSCH teilt mit, daß beim Orang die platte Endsehne in die Kniegelenkscapsel ausstrahlte und derbere Züge derselben von hier aus indirekt in stärkerem Maße zum Condyl. lat. tibiae und in schwächerem zu dem relativ gut ausgeprägten Capitulum fibulae Beziehungen bahnten. Eine Beteiligung der Endsehne an der Kniegelenkscapsel bemerkte beim Orang BISCHOFF; nach ihm befestigte sie sich alsdann nicht an dem Köpfchen des Wadenbeines, sondern weiter unten an diesem Knochen. LANGER sah an seinem jugendlichen Orang, daß die aponeurotische Endsehne des langen Kopfes streckwärts an der Bildung der fibrösen Kappe des Knies sich beteiligte und darauf in die Fasc. cruris und in das zwischen den Zehenbeugern und den Peronei eingeschobene Fasciendisseptiment überging. HEPBURN führt für den Orang als Ansatzpunkt nur den Condyl. lat. tibiae an. Nach diesem Autor inserierte sich die Endsehne des Cap. long. beim Schimpanse auch nur an derselben Stelle und nach CHAMPNEYS außerdem noch in der Fasc. cruris. Letztere führt KLAATSCH gleichfalls für diesen Anthropoiden an und fügt hinzu, daß die Endsehne deutlich mit der Kniegelenkscapsel zusammen-

hängt. WYMAN sagt nur, daß beim Schimpanse die Endsehne sich an der Fibula anheftet. GRATIOLET und ALIX bringen mehr detaillierte Angaben. Diese Forscher beobachteten bei *Troglodytes aubryi* 4 Insertionsbündel der Endsehne des *Caput long.*: das 1. und 2. geht an die *Tuberos. ant. tibiae* resp. an die vorderste Partie des *Capit. fibul.*; das 3. gleitet über die laterale und hintere Fläche des letzteren und verlängert sich in das *Sept. intermusc. fibul. post.*; das 4. setzt den Rand der Hauptsehne fort und verlängert sich in der hinteren Unterschenkelfascie bis zum *Calcaneus*. Nach KOHLBRÜGGE inseriert sich beim Gibbon der Hauptteil der für beide Köpfe des *Biceps* gemeinschaftlichen Sehne am *Condyl. lat. tibiae*, und ein kleiner Teil ging in die *Fascia cruris* über. Nur bei *Hylobates syndactylus* beobachtete derselbe Autor eine Insertion am *Capitulum fibulae*.

Ueber die Insertion des *Caput breve* bei den Anthropoiden wurden Angaben gemacht, die mehrfach voneinander abweichen. SOMMER beobachtete beim Gorilla einen fleischigen Ansatz am *Capitul. fibul.* und  $4\frac{1}{2}$  cm weit am *Sept. intermusc. fibul. post.* Aehnliches sah LANGER beim Orang; der Ansatz erfolgte hier direkt am Wadenbein aponeurotisch. Nach FICK reichte bei seinem zweiten Orang die Insertion bis zur Mitte der Fibula herab, während bei seinem ersten Orang ein dickeres laterales Bündel sich in der *Fasc. cruris* und in dem *Flex. halluc. long.* verlor und ein schwächeres mediales in die Fascie des *Cap. later. gastrocnemii* überging. Letzteres sah in größerem Umfange HEPBURN bei allen Anthropoiden und fand gleichzeitig als Hauptinsertionspunkt das *Capitul. fibul.* Diesen Knochenteil sowie die *Fasc. cruris* bezeichnen als Ansatzpunkte: DUVERNOY für den Gorilla, BISCHOFF für diesen und den Orang und CHAMPNEYS für den Schimpanse. WYMAN führt für den Schimpanse als Insertionsstelle nur die Fibula an, und zwar unterhalb der des *Caput long.* Bei dem Schimpanse und dem *Hylobates* bemerkte BISCHOFF und beim Orang KLAATSCH, daß der kurze Kopf in die *Fascia cruris* übergeht. Entsprechend der Teilung des *Caput breve* bringen einerseits GRATIOLET und ALIX für den *Troglodytes aubryi*, andererseits BOLK für den Orang gesonderte Mitteilungen über die Insertion einer jeden der Schichten. Nach den ersteren Forschern setzte sich das oberflächliche Blatt an die aponeurotische Sehne des *Caput long.* und das tiefe Blatt, getrennt von dieser, an die Tibia und die Fibula; die hintersten Muskelfasern des tiefen Blattes verloren sich direkt in der Unterschenkelfascie und gewannen hierdurch Beziehungen

zum Calcaneus. BOLK berichtet, daß das oberflächliche Blatt des Caput breve in eine dünne platte Sehne überging, die mit ihrem oberen Teil am Condyl. lat. tibiae sich befestigte und mit ihrem unteren Teil in die Fasc. crur. überging. Das tiefe Blatt zeigte in auffälliger Weise Beziehungen zu den Peronaei. Mit diesen zog seine Sehne distalwärts und inserierte sich auf der rechten Seite an dem Calcaneus sowie der Tuberos. metatarsi V und auf der linken in der Fasc. cruris und am Calcaneus. Auf beiden Seiten traten Verbindungen mit dem Peron. long. auf, indem die Sehne des tiefen Blattes an ihrem äußersten Ende sich mit einem Blättchen der Sehne jenes Muskels verband oder in deren Scheide überging. Außerdem beobachtete BOLK auf der linken Extremität seines Orang ein kleines, schmales, spindelförmiges Muskelchen. Dasselbe entstand aus Bündeln, die teils vom Cap. breve sich lösten, teils vom Capitul. fibul. entsprangen, und bildete eine relativ starke Sehne, die mit den Sehnen der Peronaei herabzog und an der lateralen Seite des Fußes mit der Sehne des Peron. long. resp. mit deren Scheiden sich verband. Meiner Meinung nach ist dieses Muskelchen geeignet, eine Erklärung der eigentümlichen Insertionsverhältnisse, welche bei dem BOLK'schen Orang die Sehne des tiefen Blattes aufwies, und der Beziehungen derselben zur Sehne des Peron. long. zu ermöglichen. Deshalb komme ich weiter unten auf dieses Gebilde zurück. An letzter Stelle erwähne ich noch KLAATSCH, der beim Schimpanse zwar keine Teilung des Cap. breve in zwei Schichten bemerkte, bei der Insertion desselben aber zwei Partien unterscheiden konnte, eine oberflächliche und eine tiefe: erstere setzte sich mit der Sehne des Caput long. fest, letztere ging wesentlich in die Fascia cruris über.

Die niederen Affen besitzen sämtlich einen dem Caput long. des Biceps homologen Muskel, der als Flex. crur. later. bezeichnet wird und bald relativ schwach, bald sehr stark (Cynocephalus nach CHAMPNEYS, Cercopithecus nach BURDACH) ausgebildet ist. Von ihnen zeigen jedoch die Affen der alten Welt die merkwürdige Tatsache, daß bei ihnen das Caput breve des Biceps resp. ein demselben homologer Muskel völlig fehlt. Aus der Reihe der mir bekannten Autoren erwähne ich nur BURDACH, HUXLEY, PAGENSTECHER, CHAMPNEYS, TESTUT und KLAATSCH, die ihn nicht fanden bei: Cynocephalus, Mandrilla, Macacus, Inuus, Cercopithecus und Semnopithecus. Nur die Affen der neuen Welt scheinen einen solchen Muskel fast durchweg zu besitzen (nach KLAATSCH bei Arctopithecii — Hapale oedipus, rosalia, jacchus, penicillata, albi-

collis —, Nyctipithecus, Cebus, Ateles, Lagothrix und Mycetes seniculus; bei Mycetes fuscus fand ihn auch SIRENA). Soweit ich weiß, alleinstehend ist die Angabe CHAMPNEYS', der ihn bei Cebus vermißte. Freilich führt TESTUT unter den Affen, welche ein Caput breve nicht besitzen, auch Pithecia hirsuta und Hapale penicillata an, teilt aber nicht mit, auf wessen Untersuchungen er diese Angaben begründet.

Das Caput breve resp. der demselben homologe Muskel war nach KLAATSCH nur bei Arctopithecus und Cebus vom Caput longum vollständig getrennt. Bei Nyctipithecus, Ateles, Lagothrix und Mycetes war nach demselben Autor teils eine innige Verbindung der beiden Köpfe zu stande gekommen, teils nur die oberflächliche Portion des Cap. breve mit der Sehne des Caput long. vereinigt. SIRENA berichtet, daß bei Mycetes fuscus der Biceps sich hierin wie beim Menschen verhielt. Der Ursprung des Caput breve, welches KLAATSCH als Homologon des Tenuissimus niederer Wirbeltiere auffaßt, erfolgt nach diesem Forscher an der Medialfläche des Glut. max. von dessen Fascie und weist keine Beziehung zum Femur auf. Die Insertion fand durch Uebergang in die Fasc. crur. statt, in welcher die Fasern der Endsehne zuweilen (Ateles, Lagothrix) bis zur Mitte des Unterschenkels verfolgt werden konnten. In gleicher Weise befestigte sich auch die Endsehne des Cap. long. Dieselbe hatte nur bei Ateles und Mycetes Beziehungen zum Condyl. later. tibiae. Bei Mycetes fuscus inseriert sich nach SIRENA der Biceps nicht an das Capitulum fibulae, sondern streicht um dasselbe wie um eine Rolle und heftet sich an den Condyl. later. tibiae.

Die Innervation der beiden Komponenten des Biceps wird bei allen Affen genau wie bei dem Menschen von verschiedenen Aesten des N. ischiadicus besorgt: für das Caput long. von Zweigen des N. tibialis und für das Caput breve von solchen des N. peroneus. Als interessant mag hier notiert werden, daß bei dem von CHAMPNEYS untersuchten Schimpanse zwei voneinander gesonderte Zweige des N. ischiadicus in das Caput breve eindringen.

Wenden wir uns auf Grund dieser Mitteilungen zunächst zur Frage von der Herkunft des kurzen Kopfes des Biceps. Nach BOLK inserierte sich bei dem von ihm untersuchten Orang die Sehne des tiefen Blattes nicht allein am Calcaneus (auf der linken Seite) resp. an der Tuberos. metatarsi V (auf der rechten), sondern ging auch (auf beiden Seiten) Verbindungen mit der Sehne des Peroneus long. oder deren Scheide ein. Diese Beobachtung,

welche, soweit ich weiß, vereinzelt dasteht, gibt BOLK den Anlaß, für die Ansicht KOHLBRÜGGES einzutreten, daß der kurze Bicepskopf der Peronaeusgruppe angehöre. Eine einzelne Beobachtung kann natürlich nicht genügen, um diese Ansicht als gesichert hinzustellen. Außerdem glaube ich aber gerade in dem Funde jenes oben erwähnten distinkten Muskelchens, den der Orang BOLKS auf seiner linken Extremität besaß und dessen Sehne sich mit der des Peronaeus long. verband, ausreichenden Grund zu der Annahme zu finden, daß ein Teil der Muskelbündel des von BOLK beschriebenen tiefen Blattes des Caput breve genetisch nicht diesem, sondern der Peronaeusgruppe angehörten: dieselben waren engere Verknüpfungen mit dem Caput breve eingegangen. Zu dieser Annahme halte ich mich für um so mehr berechtigt, als die Ursprungsverhältnisse jenes Muskelchens darauf hinweisen und BOLK nur auf der rechten Seite, auf welcher dasselbe fehlte, als Insertionspunkt des tiefen Blattes unter anderem auch die Tuberos. metatarsi V beobachtete. Einige Ähnlichkeit hat das von BOLK beschriebene Muskelchen mit demjenigen, welches LANGER ebenfalls an der linken Extremität eines Orang „einbezogen in die Fascienkapsel der Peronaei“ fand (V. p. 281, 283). Einstweilen muß gegenüber der Ansicht KOHLBRÜGGES diejenige KLAATSCHS, nach welchem der kurze Kopf des Biceps dem Tenuissimus niederer Wirbeltiere homolog ist, als die allein berechnete hingestellt werden. Wie BOLK betont, sind die Innervationsverhältnisse nicht geeignet, die Frage von der Herkunft des Caput breve zu beantworten, sondern ist die Lösung derselben allein von vergleichend-myologischen Untersuchungen zu erwarten. Solche wären mithin noch erwünscht, um völlige Sicherheit hierin zu erlangen. — Zur Zeit ist als distale Grenze der Köpfe des Biceps bei den Affen der Calcaneus zu bezeichnen. Auf diesen Knochen kann der Muskel mit Hilfe der Fasc. crur., in welche die Sehnen beider Köpfe mehr oder minder weit ausstrahlen, eine geringe Wirkung ausüben.

Fassen wir alsdann die übrigen über das Verhalten des Biceps referierten Angaben kurz zusammen und berücksichtigen wir gleichzeitig die betreffenden normalen und anomalen Verhältnisse beim Menschen, so ist an erster Stelle zu erwähnen, daß der kurze Kopf des Biceps oder der ihm homologe Muskel bei den Anthropoiden stets und bei den niederen Affen der neuen Welt fast stets vorhanden ist, dagegen bei denen der alten Welt durchweg fehlt. Das Fehlen des kurzen Kopfes wurde beim Menschen sehr selten

konstatiert, und zwar von OTTO, MECKEL, BUDGE, THEILE und neuerdings in 2 Fällen von KNOTT. Was die Beziehungen der beiden Köpfe zueinander anbetrifft, so zeigen nur der Schimpanse und die platyrrhinen Affen (in den meisten Fällen) sowie der Gibbon (stets) eine Verbindung derselben, wie sie bei dem Menschen die Regel bildet. In geringer Ausdehnung sind die beiden Köpfe selten beim Gorilla, Schimpanse und Orang verbunden. Eine völlige Sonderung derselben bildet aber bei Gorilla, Orang, Arctopitheci und Cebus den fast regelmäßigen Befund. Beim Menschen sahen MACALISTER einmal eine nicht völlige und derselbe Forscher und HEPBURN je einmal eine völlige Trennung der beiden Köpfe.

Die Angaben über die Insertion lauten bei den Autoren zwar sehr verschieden, jedoch läßt sich unschwer erkennen, daß bei den Anthropoiden, selbst wenn die Sehnen der beiden Köpfe zusammenhängen, als Ansatzpunkt nur äußerst selten das Capitulum fibulae allein dient (einmal bei Gibbon). Häufiger schon wird dasselbe in diesem Fall bei den Anthropoiden gleichzeitig mit dem Condyl. later. tibiae, der Kniegelenkscapsel, der Fasc. crur. oder dem zwischen den langen Beugern des Fußes und den Peronaei gelagerten Fasciendissepiment beansprucht. Sind die Köpfe getrennt, so setzt sich das Caput breve bei dem Gorilla (stets) und den anderen Anthropoiden (meist) an das Capitulum fibulae und geht von hier in die Fascia cruris, während die Sehne des Caput long. beim Gorilla (fast stets) und bei den anderen Anthropoiden (häufig) den Condyl. later. tibiae als Insertionspunkt benutzt und von hier (mehrfach) in die Kniegelenkscapsel, die Fascia crur. und das Septum intermusc. fibul. post. ausstrahlt. Eine ausschließliche Benutzung des einen oder des anderen Knochenteiles läßt sich für die Sehnen der beiden Köpfe nicht nachweisen, immerhin ist jedoch hervorzuheben, daß die Sehne des Caput long. meist den Condyl. lat. tibiae, die des Caput breve fast stets das Capitulum fibulae als knöcherne Ansatzstelle wählt. Bei den niederen Affen gehen die Sehnen der beiden Köpfe nie an die Fibula resp. ihr Capitulum, sondern an den Condyl. later. tibiae (in seltenen Fällen) oder in die Fasc. crur. (fast regelmäßig).

Die Occupation des Capitulum fibulae ist nicht, wie KLAATSCH meint, eine ausschließlich dem Menschen zukommende Erwerbung, sie kommt auch bei dem Gorilla und den anderen Anthropoiden vor. Aus diesem Umstande darf jedoch nicht gefolgert werden, daß letztere und besonders der Gorilla mit Rücksicht auf den Biceps dem Menschen näher stehen als den niederen Affen. Das

übrige Verhalten des Muskels, die häufige Sonderung seiner Köpfe und namentlich die große distale Ausdehnung der Sehnen belehren uns vom Gegenteil. Was für eine solche Folgerung herangezogen werden könnte, wäre folgendes. Beim Menschen ist eine Sonderung der beiden Köpfe beobachtet worden, jedoch nur äußerst selten. Für die Insertion kommt bei ihm in der Norm die *Fascia crur.* stets in Betracht und nach CRUVEILHIER und THEILE auch noch die *Tibia*. Der Ansatz am *Condyl. later.* der letzteren wird aber von KRAUSE als Varietät bezeichnet, und in jedem Fall haben diese Stellen gegenüber dem Hauptansatzpunkt am *Capitul. fibulae* nur eine geringe Bedeutung.

Bevor ich die Betrachtung des *Biceps* schließe, muß ich noch der interessanten Beobachtungen gedenken, welche SÖMMERING, KELCH, GRUBER, HALLIBURTON, TURNER und HINTERSTOISSER in seltenen Fällen beim Menschen machten. Diese Forscher fanden an der dorsalen Fläche des Schenkels Muskelbündel, die sich von dem langen Kopf des *Biceps* lösten und deren Sehne in die *Fascia crur.* überging oder mit dem *Tendo calcaneus* verschmolz. Solche Muskelbündel, die bisher weder bei den Anthropoiden noch bei den niederen Affen gefunden wurden, weisen, ebenso wie die starke distale Ausdehnung der Sehnen der *Bicipsteile* bei den letzteren, auf eine bedeutend größere Ausbreitung des langen Kopfes des *Biceps* resp. des *Flexor crur. lateralis* hin, wie sie bei dem gemeinsamen Urahn des Menschen und der Affen vorhanden gewesen sein muß.

Der *Semitendinosus* ist wie der *Gracilis* bei den Anthropoiden und den niederen Affen stärker entwickelt als beim Menschen und meist auch kräftiger als der *Biceps*. Er verdient, da er in fast seiner ganzen Länge fleischig ist und nur unweit der Insertion sehnig wird, den Namen „*Semitendinosus*“ nicht. Eine *Inscriptio tendinea*, die der Muskel beim Menschen häufig aufweist, wurde nur von MACALISTER beim Gorilla und von HEPBURN beim Orang und beim Schimpanse gesehen. An der Insertion trifft der *Semitendinosus* mit dem *Sartorius* und *Gracialis* zusammen und geht mit ihnen wie beim Menschen, so auch bei den Affen mehr oder minder enge Verbindungen ein. Bei meinem Gorilla waren die Ansätze der 3 Muskeln in kurzer Ausdehnung miteinander verbunden, wobei jedoch der des *Sartorius* nicht so weit distalwärts sich erstreckte als die der beiden anderen. Die Insertion des *Sartorius* erfolgte im proximalen Abschnitt sehnig und im distalen fleischig an der medialen Fläche der *Tibia*. Die Endsehnen des

Gracilis und Semitendinosus befestigten sich ebenfalls hintereinander an derselben, strahlten aber von hier aus mit starken Faserzügen in den aponeurotischen Ursprungsteil des Soleus. Dieses Ausstrahlen wird von den anderen Autoren in ihrer von der obigen sonst wenig abweichenden Beschreibung nicht angeführt. Statt dessen wird fast allgemein hervorgehoben, daß die Sehnen der 3 Muskeln in die Fascia cruris übergehen und an der medialen Fläche der Tibia sich bis in die Gegend des Sprunggelenks vorschieben. Von überzähligen Muskeln, die beim Menschen beobachtet wurden, erwähne ich an dieser Stelle folgende: GRUBER und TESTUT sahen in sehr seltenen Fällen, daß von dem Semitendinosus wie beim Biceps sich Muskelbündel ablösten und mit ihrer Sehne in die Fascia cruris übergingen; FLESCH bemerkte auf der rechten Seite einer menschlichen Leiche einen spindel-förmigen Muskel, der im proximalen Abschnitt des langen Kopfes des Biceps sich von diesem löste und dessen Sehne mit der des Semitendinosus verschmolz.

Den Semimembranosus übergehe ich, da er kürzlich Gegenstand einer eingehenden Betrachtung von FORSTER gewesen ist und ich derselben nichts Wesentliches hinzufügen kann. Auch dieser Muskel verdient bei den Affen seinen Namen nicht, da er „eine so breite und eigentümlich in den Muskel eingreifende Sehne“ (BISCHOFF), wie beim Menschen, nicht besitzt.

Von den vorderen Muskeln des Unterschenkels betrachte ich zunächst den Tibialis anticus. Derselbe ist bei den niederen Affen fast stets (BURDACH, BISCHOFF, CHURCH, ROTHSCUH) vom Ursprung an geteilt. Nur HUXLEY und SIRENA fanden bei Cynocephalus resp. bei Mycetes die Teilung erst weiter distalwärts durchgeführt, und PAGENSTECHEER sah bei Mandrilla sie erst an der Sehne erfolgen. Von den Anthropoiden war der Muskel beim Schimpanse wie bei den niederen Affen meist (VROLIK, GRATIOLET und ALIX, BISCHOFF, TESTUT, CHAMPNEYS, FICK, RANKE, ROTHSCUH) vom Ursprung an in 2 Bäuche gesondert; nach DUVERNOY betraf die Teilung erst den distalen Abschnitt des Muskels und nach HUMPHRY nur die Sehne. Beim Orang fand BISCHOFF und FICK den Muskel bereits am Ursprung geteilt, während nach DUVERNOY, HUXLEY und ROTHSCUH die Teilung des Muskels in der Mitte des Unterschenkels einsetzte und nach den anderen Forschern (LANGER, HEPBURN, CHURCH, CHAMPNEYS) erst an der Sehne sich vollzog. Beim Gibbon beobachteten einerseits HUXLEY und HEPBURN, daß der Muskel etwas oberhalb des Lig. annul.

crur. sich in 2 Bäuche trennte, andererseits BISCHOFF und RANKE, daß der Muskel und seine Sehne zwar einfach blieb, aber letztere sich nur an dem ersten Keilbein befestigte. Für den Gorilla verzeichnet allein MACALISTER, daß der Muskel doppelt vorhanden war. Nach allen übrigen Forschern (DUVERNOY, BISCHOFF, HEPBURN, RANKE, ROTHSCUH, SOMMER) spaltete sich bei diesen Anthropoiden die Sehne des Muskels erst nach dem Durchtritt durch das Lig. cruciatum.

Daß wir es in den soeben referierten Fällen trotz der mehr oder minder proximalwärts vorgeschrittenen Sonderung mit einer dem Tibialis antic. homologen Muskelpartie zu tun haben, zeigt außer der Innervation sowohl der Ursprung als der Ort der Insertion. Als ersterer wird fast übereinstimmend die mediale Fläche des ersten Keilbeines (medialer Teil des Muskels resp. medialer Strang der Sehne) und medialer Rand des Os metatarsi I (die resp. lateralen Abschnitte) angegeben. Nur auf der rechten Extremität des von FICK untersuchten Orang waren die Insertionsverhältnisse sehr kompliziert, indem außer den genannten Ansatzstellen noch andere in Anspruch genommen wurden.

Wie aus dieser kurzen Zusammenstellung hervorgeht, wird die dem Tibialis antic. des Menschen homologe Muskelpartie bei den niederen Affen und dem Schimpanse meist durch zwei gesonderte Bäuche repräsentiert, und sind letztere bei ihnen relativ selten in verschiedener Ausdehnung verschmolzen. Ein solches Verschmelzen tritt beim Orang häufiger auf, schreitet mehr distalwärts vor und betrifft vielfach die Sehnen. Beim Gorilla findet sich in der Mehrzahl der Fälle ein einfacher Muskel, und ist nur die Sehne auf eine weite Strecke hin in 2 Stränge geteilt. Bei der Beurteilung dieser Befunde darf aber nicht außer acht gelassen werden, daß sowohl bei dem Gorilla ein vollständiger Zerfall des Tibialis anticus in zwei Muskeln, als auch bei den niederen Affen ein Verschmelzen der beiden Muskelbäuche und sogar eines Teiles der Sehnen beobachtet wurde. Beim Menschen tritt in der Norm eine Andeutung der ursprünglichen Verhältnisse erst unmittelbar an der Insertion ein und wurde nur in seltenen Fällen eine Spaltung der Sehne in 2 Stränge (SIRENA, GUIBÉ, TESTUT) sowie einmal auch in geringem Grade eine Teilung des Muskels (TESTUT) gefunden.

Der Extensor digit. longus hat bei allen Affen denselben Ursprung wie beim Menschen. GRATIOLET und ALIX sowie TESTUT beobachteten beim Schimpanse einen Zerfall des Muskels in

4 Bäuche, deren jeder eine distinkte Sehne an je eine der 4 lateralen Zehen abgab. Bei einem Orang fand TESTUT nur 3 gesonderte Bäuche, von denen der mediale 2 Sehnen für die 2. resp. 3. Zehe lieferte. Nach CHUDZINSKI soll eine völlige Sonderung des für die 2. Zehe bestimmten Bauches bei einigen Primaten vorkommen. Letzteres, d. h. einen wirklichen Extensor proprius digiti II, fand TESTUT in einem Fall auch beim Menschen, ebenso wie MECKEL und CHUDZINSKI (bei einem Neger). GRUBER sah gleichfalls beim Menschen einen Ext. digiti II pedis long., dessen Sehne mit der vom Ext. digit. long. für die 2. Zehe abgegebenen Sehne sich verband. Nach Beobachtungen von CHUDZINSKI und WOOD teilte sich die Muskelmasse beim Menschen in 2 Portionen: in dem Fall des ersteren Forschers (bei einem Neger) entsandte die mediale Portion Sehnen für die 2. und 3. Zehe und die laterale, welche mit dem Peronaeus tertius verbunden war, solche für die 4. und 5.; in dem Fall von WOOD war die Anordnung insofern eine andere, als die für die 4. Zehe bestimmte Komponente des Muskels sich der medialen Portion angeschlossen hatte. Eine solche Teilung des Ext. digit. long. kommt beim Menschen zuweilen auch dadurch zum Ausdruck, daß die den einzelnen Sehnen zukommenden Muskelportionen eine große Selbständigkeit besitzen (GEGENBAUR).

Abgesehen von den bereits erwähnten Beobachtungen erscheint der Ext. dig. long. bei den Anthropoiden und den niederen Affen als einheitlicher Muskel, der am Unterschenkel in die Endsehne übergeht. Nur FICK sah bei einem Orang diesen Uebergang erst auf dem Dorsum pedis zu stande kommen. Die Endsehne zerfällt wie beim Menschen so auch bei den Affen in verschiedener Höhe — teils oberhalb, teils unterhalb der Fußbeuge — in die Portionen für die 4 lateralen Zehen. Das Verhalten der Portionen ist gewöhnlich dasselbe wie beim Menschen, und nur in folgenden Fällen wurde ein Abweichen desselben konstatiert. Für den Orang und den Schimpanse notieren FICK und RANKE je einmal ein doppelseitiges und für den Orang allein FICK ein rechtsseitiges Fehlen der für die 2. Zehe bestimmten Sehne. Bei letzterem Anthropoiden fand HEPBURN, daß die Sehnen am Dorsum pedis durch Querbänder miteinander verbunden waren, während SIRENA beim *Mycetes fuscus* eine proximalwärts ausgedehntere Vereinigung derselben beobachtete, wie sie nach ihm bei demselben Affen auch an den Sehnen des Ext. digit. comm. der *Haïd* vorkommt. Die Sehne des Ext. digit. pedis long. teilte sich bei *Mycetes* proximalwärts vom

Lig. annul. crur. oder während des Durchtrittes durch dasselbe zwar in 4 Portionen, dieselben verschmolzen aber wiederum an den Basen der Oss. metatarsalia zu einer dicken aponeurotischen Membran, von der erst in der Höhe der Artic. metatarso-phalang. 4 aponeurotische Sehnen für die 4 lateralen Zehen abgingen. Beim Menschen sind die Sehnen des Ext. dig. long. auf dem Fußrücken selten miteinander verbunden (KRAUSE).

Der Peronaeus tertius (oder besser M. extensor s. levator oss. metatarsal. V. FICK) fehlt nach den übereinstimmenden Angaben der überwiegenden Mehrzahl der mir bekannten Autoren, welche Mitteilungen über diesen Muskel machen (BURDACH, GRATIOLET und ALIX, HUXLEY, MACALISTER, BISCHOFF, PAGENSTECHER, SYMINGTON, CHURCH, CHAMPNEYS, CHAPMAN, HEPBURN, HUMPHRY, TESTUT, FICK, RANKE), sowohl bei den Anthropoiden als auch bei den niederen Affen (*Hapale penicill.*, *Pithecia hirsuta*, *Cebus apella*, *Cynoceph. maimon*, *Cynoceph. anubis*, *Mandrilla leucophaea*, *Macacus sinicus*, *Mac. cynomolgus*, *Inuus nemestrinus*, *Cercopithecus sabaeus*). Nur RANKE, ROTHSCHUH und SOMMER sahen beim Gorilla ein mehr oder minder völlig entwickeltes Gebilde, das als dem Peronaeus tertius homolog zu bezeichnen ist. In dem Fall ROTHSCHUHS war der Muskel noch distalwärts vom Lig. cruciat. fleischig und befestigte sich mit breiter Endsehne an das Os metatars. V (in der Nähe der Basis). In den beiden anderen Fällen war nur die Ansatzsehne an diesem Knochen deutlich nachzuweisen. Die an meinem Gorilla beobachtete Art der Vereinigung der letzteren mit der an die 5. Zehe gehenden Sehne des Ext. dig. long. gewinnt dadurch an Interesse, daß einerseits TESTUT eine derartige Vereinigung der beiden Sehnen in einem Fall beim Menschen beobachtete und mit ähnlichen Worten beschreibt, wie ich, ohne den Fall TESTUTS zu kennen, den Befund in meinem Protokoll verzeichnete, andererseits beim Menschen überzählige Sehnen (TESTUT) vorkommen, die von der distalen Partie der normalen Sehne des Peronaeus tertius sich abspalten und an eine der Phalangen der 5. Zehe gehen resp. mit der vom Ext. digit. long. für dieselbe abgegebenen Sehne sich verschmelzen.

Der Peronaeus tertius fehlt beim Menschen in 10 Proz. der Fälle oder ist ganz und gar sehnig (KRAUSE). Nach GEGENBAUR tritt in dem Fall, wenn der Ext. dig. long. außer den 4 normalen Sehnen noch eine 5. abgibt, letztere an den Rücken der Basis des Os metatars. V. Dieser Autor hält den Peronaeus tertius nur für eine selbständig gewordene Portion des Ext. dig. long. und sagt,

daß der Muskel in allen Stadien bis zu größter Selbständigkeit angetroffen wird. Obgleich auch RANKES und meine Beobachtungen am Gorilla für die Ansicht GEGENBAURS zu sprechen scheinen, so muß dieselbe als fraglich bezeichnet werden, nachdem SCHOMBURG auf Grund von Untersuchungen, die er an menschlichen Embryonen ausführte, die Anschauung formulierte, daß dem Peronaeus tert. ein selbständiger Ursprung zukommt und er erst in dem Verlauf der weiteren Entwicklung dem Ext. dig. long. sich anschließt. Uebrigens vertrat diese Anschauung auch schon früher HENLE, nach welchem eine untrennbare Verwachsung der beiden Muskeln „viel seltener“ vorkommt, „als man nach den Angaben so vieler Autoren glauben sollte, die den M. peron. tert. geradezu als einen Teil des Extensor beschreiben“. Zur Lösung dieser Frage sind weitere embryologische Forschungen von entscheidender Bedeutung. Die vergleichende Betrachtung erweist sich in dieser Frage sowie auch in der von der Individualität vieler anderer Muskeln als nicht genügend.

Der Extensor hallucis longus verhält sich nach den Mitteilungen fast aller Autoren bei allen Affen wie der des Menschen. Nur BISCHOFF gibt für die Anthropoiden (mit Ausnahme des Hylobates) und die niederen Affen eine abweichende Beschreibung des Verlaufes der Sehne. Nach diesem Forscher zieht die letztere nicht über den Rücken des Fußes zur großen Zehe, wie es bei dem Menschen der Fall ist, sondern tritt mit der Sehne des Tibialis anticus an den medialen Fußrand und verläuft längs demselben, durch ein starkes Band an dem ersten Keilbein fixiert, zur 1. Phalanx der großen Zehe. BISCHOFF fügt hinzu, daß infolge dieser Einrichtung der Muskel die große Zehe ebenso wirksam abduzieren als strecken kann. Bei den von HEPBURN untersuchten Anthropoiden verlief die Sehne zwar wie beim Menschen, war aber durch eine starke fibröse Scheide in Beziehung zum Dorsum des ersten Metatarsalknochens gebracht. Da letzteres nach der medialen Seite gedreht ist, so kann nach HEPBURN der Muskel als Extensor und Abductor der großen Zehe dienen. FICK schließlich fand auf der rechten Seite eines Orang eine Verbindung zwischen den Sehnen des Tibial. antic. und des Ext. halluc. long. — Eine Teilung des Ext. halluc. long. resp. seiner Sehne ist nur beim Menschen beobachtet worden (GRUBER, MACALISTER, CHUDZINSKI), ebenso wie eine überzählige Sehne, die der Ext. dig. long. zur großen Zehe entsandte (GRUBER, WOOD).

Betreffs des *Peronaeus longus* kann ich mich kurz fassen, da er sich bei den Affen, abgesehen von unwesentlichen Abweichungen in der Ausdehnung des Ursprunges, so wie beim Menschen verhält. Immerhin sind folgende zwei Beobachtungen erwähnenswert. HUXLEY sah beim Orang, daß von der Endsehne des Muskels ein Streifen zum 5. Metatarsale abgegeben wurde. Nach FICK teilte sich die Sehne bei einem Orang in zwei Hälften: die eine ging als sehniges Dreieck an die Tuberositas oss. metatars. V, die andere in gewöhnlicher Weise zur Basis oss. metatars. I. \*

Der *Peronaeus brevis* verlangt jedoch eine eingehendere Betrachtung, da er bei einem großen Teil der Affen in enge Beziehungen zu einem Muskel tritt, der beim Menschen häufig als Sehnenrudiment erhalten ist und mit jenem die tiefe Schicht der *Peronaeus*-Gruppe bildet. Ich meine den *Peronaeus parvus* (BISCHOFF), welcher auch als *le moyen péronier* (CUVIER), *Peronaeus quartus* (OTTO), *Peronaeus quinti digiti* (HUXLEY), *Peronaeus intermedius* (BRÜHL), *Extensor brevis digiti quinti* (RUGE) und unter anderen Namen in der Literatur angeführt wird.

Der *Peronaeus brevis* der Anthropoiden zeigte keine wesentlichen Abweichungen von dem des Menschen, wenn der *Peron. parv.* oder sein Sehnenrudiment fehlten. Als einzige hierher gehörige Ausnahme sei des Befundes an meinem Gorilla gedacht. Bei ihm spaltete sich die Endsehne des Muskels kurz vor ihrem Ansatz in zwei Bündel, die sich nebeneinander an der Tuberos. oss. metatars. V inserierten. Ähnliches sahen HEPBURN und FICK, wie wir unten sehen werden, am Orang bei gleichzeitigem Vorhandensein des Sehnenrestes des *Peron. parv.* oder des Muskels selbst.

Ein vollständiger Mangel des *Peronaeus parvus* wurde — das hebe ich besonders hervor — nur bei den Anthropoiden und zwar in folgenden Fällen beobachtet: beim Gorilla von DUVERNOY, HUXLEY, BISCHOFF, HEPBURN, RANKE, ROTHSCHUH und SOMMER; beim Orang von HUXLEY, BISCHOFF, RUGE, RANKE und ROTHSCHUH; beim Gibbon von HUXLEY, BISCHOFF, HEPBURN, RANKE und ROTHSCHUH; beim Schimpanse von WYMAN, BISCHOFF, HEPBURN, RANKE und ROTHSCHUH.

Demgegenüber konstatierten nachstehend angeführte Forscher den Befund eines mehr oder minder entwickelten *Peron. parv.* resp. seines Sehnenrudimentes: beim Gorilla — MACALISTER; beim Orang — LANGER, HEPBURN und FICK; beim Gibbon — CHUDZINSKI; beim Schimpanse — GRATIOLET und ALIX, MACALISTER, HUMPHRY,

BRÜHL, BISCHOFF, CHAMPNEYS, TESTUT und FICK. Die Mehrzahl dieser Autoren fanden eine Sehne, die von der des Peron. brev. abgegeben wurde, über die dorsale Fläche des Os metatars. V verlief und sich mit der für die 5. Zehe bestimmten Sehne des Ext. dig. long. verband. FICK bemerkte bei einem Schimpanse, daß der Strang, welcher von der Sehne des Peron. brev. auf den Rücken des Os metatars. V übertrat, die kleine Zehe nicht erreichte. Nach HEPBURN spaltete sich die Endsehne des Peron. brev. bei einem Orang in 3 Bündel: von denselben waren zwei gleich dick und das dritte dünner als sie; letzteres inserierte sich an die hintere Fläche der Tuberos. oss. metatars. V; das eine der ersteren ging an die laterale Fläche der Basis dieses Knochens und das andere, in einer fibrösen Synovialscheide eingeschlossen, zum Rücken der 5. Zehe, um sich hier der Sehne des Ext. dig. long. für diese Zehe anzuschließen. FICK fand den Peron. parv. bei einem Orang auf der rechten Seite — auf der linken war keine Spur von ihm vorhanden — wohlausgebildet und relativ kräftig. Sein Ursprung war von dem der beiden anderen Peronaei getrennt und befand sich zwischen dem Peron. long. und dem Flex. dig. fibularis (Flex. halluc. long.). Der Muskel entwickelte 3 Sehnen, von denen die eine „den Ansatz des Peron. brev. durchbohrt und zur Basis der Grundphalanx der kleinen Zehe in deren Dorsalaponeurose geht“. Die 2. Sehne durchbohrte ebenfalls die Sehne des Peron. brev., heftete sich aber zwischen den Zipfeln derselben an die Tuberos. oss. metatars. V. Die 3. verlief sich aponeurotisch auf einem Lig. calcan.-metatars., das vom Tuber calc. zur Tuberos. oss. metatars. zog. LANGER sah bei einem Orang nur linkerseits ein spulrundes Muskelchen, das in die Fascienkapsel der Peronaei einbezogen war. Da die lange, feine Sehne desselben nach Umgehung des Knöchels sich am Kleinzehenrande der Fußwurzel bis gegen die Basis oss. metatars. V fibrös anheftete, so hält LANGER diesen Muskel nicht für einen Peron. parvus (BISCHOFF), sondern vergleicht ihn mit dem Peron. quart. (OTTO) oder dem Tensor membr. synov. tarsi (LINHART). Wie ich schon oben andeutete und unten weiter ausführen werde, verfällt LANGER hier insofern einem Irrtum, als der Peron. quartus ebenfalls zu der großen Gruppe von völlig oder unvollständig entwickelten Gebilden gehört, als welche der Peron. parv. bei den Affen und dem Menschen erscheint.

Ein kurzer Rückblick lehrt, daß der Peronaeus parvus resp. Teile desselben oder sein Sehnenrudiment nur von einem

Teil der Forscher bei den Anthropoiden gefunden worden, und zwar am häufigsten — in der Mehrzahl der beobachteten Fälle — beim Schimpanse, am seltensten bei dem Gorilla und dem Gibbon. Mit diesen Tatsachen stimmt die Angabe TESTUTS nicht: „Quant aux Anthropoides, ils possèdent presque tous un rudiment du péronier du 5<sup>e</sup> orteil.“ In jedem Fall aber hat GEGENBAUR Unrecht, wenn er, wahrscheinlich auf Grund der von BISCHOFF in seiner *Hylobates*-Arbeit gemachten Mitteilung, sagt, daß der *Peron. parv.* „bei den Affen (mit Ausschluß der Anthropoiden)“ vorkommt.

In der Reihe der niederen Affen bildet ein wohlausgebildeter *Peronaeus parvus* einen regelmäßigen Befund. Derselbe wurde von BURDACH, HUXLEY, BISCHOFF, CHAMPNEYS, SIRENA, TESTUT, RUGE, RANKE und ROTHSCHUH gefunden sowohl bei *Pithecia*, *Cebus* und *Mycetes*, als auch bei *Cynocephalus*, *Macacus*, *Inuus* und *Cercopithecus*. Bei diesen Affen ist der Ursprung des Muskels an der Fibula meist völlig gesondert von dem der beiden anderen *Peronaei* oder in seltenen Fällen (*Cynocephalus* — CHAMPNEYS, *Cercopithecus* — TESTUT) in verschiedenem Grade mit dem *Peron. brev.* resp. mit diesem und dem *Peron. long.* verbunden. Die zarte Endsehne hat anfangs denselben Verlauf wie die des *Peron. brev.* Sie wird am lateralen Fußrande durch starke Bänder festgehalten und verbindet sich schließlich mit der für die 5. Zehe bestimmten Sehne des *Ext. dig. long.*

Beim Menschen ist als Rest des *Peron. parv.* nach KRAUSE in 15—30 Proz. (WOOD 16—35 Proz., CUNNINGHAM-BROOKS 49 Proz.) der Fälle nur ein Sehnenrudiment vorhanden, das als dünner Strang von der Sehne des *Peron. brev.* distalwärts verläuft, um entweder in die Sehne des *Ext. digit. long.* für die 5. Zehe überzugehen oder, wie FICK beim Schimpanse beobachtete, an der Dorsalfläche des *Os metatars. V* zu enden. In sehr seltenen Fällen (MACALISTER, CUNNINGHAM und BROOKS, LE DOUBLE bei 2 Männern und einer Frau) findet sich beim Menschen ein wohl-abgegrenzter und entwickelter *Peronaeus parvus*. Nach LE DOUBLE entsprang derselbe vom distalen Viertel der lateralen Fläche der Fibula resp. an einem Grübchen, das proximalwärts von dem *Malleol. later.* an derselben gelegen war, und ging in eine zarte Sehne über. Diese konnte bei dem einen Manne auf dem Dors. ped. bis zur 3., bei dem anderen bis zur Basis der 2. Phalanx der kleinen Zehe verfolgt werden. Bei einer Frau teilte sie sich auf der Rückenfläche des Fußes in 3 Zweige, von denen der mittlere zum proximalen Drittel der Rückenfläche der 1. Phalanx

der kleinen Zehe verlief und die beiden seitlichen sich der für letztere bestimmten Sehne des Ext. dig. long. anschlossen. CUNNINGHAM und BROOKS beschreiben einen Fall, bei welchem der Muskel mit einer Sehne von der des Peronaeus brevis entsprang und in gewöhnlicher Weise auf dem Rücken der 5. Zehe mit schwacher Sehne endete. In anderen viel häufigeren Fällen ist der Muskelbauch zwar wohlausgebildet, hat aber die Sehne an distaler Ausdehnung eingebüßt. Sie inserierte sich an verschiedenen Abschnitten des Os metatars. V (THEILE, TESTUT), am Würfelbein (CHUDZINSKI, TESTUT) oder am Calcaneus (OTTO, THEILE, WOOD, MACALISTER, CHUDZINSKI, CURNOW, KNOTT, BESWICK PERRIN, TESTUT, HINTERSTOISSER, SMITH). Die Fälle mit letztgenanntem Ansatz wurden von OTTO als Peronaeus quartus, von MACALISTER als Peron. sextus und von den Franzosen als Péronéo-calcanéen externe bezeichnet. Zu dieser Form des Peron. parv. gehört jenes oben erwähnte Muskelchen, das LANGER bei einem Orang fand.

Wie wir sehen, kommt ein wohlausgebildeter Peron. parvus, wie er einen normalen Besitz der niederen Affen darstellt, beim Menschen nur sehr selten vor. Dagegen wurde bei ihm gar nicht so selten beobachtet, daß die Sehne des gut entwickelten Muskels die kleine Zehe nicht erreichte, sondern schon früher an einem der auf ihrem Verlauf belegenden Knochen sich inserierte. Bemerkenswert ist, daß eine derartige Verkümmernng der Endsehne des Peron. parv. bei den Anthropoiden nur zweimal sich vorfand (Schimpanse — FICK, Orang — LANGER).

G. RUGE hat nachgewiesen, daß der Peron. parv. den einzigen auf dem Unterschenkel mit seinem Ursprung verbliebenen Rest des bei niederen Säugetieren noch zum größeren Teil von dem Wadenbein entspringenden Extensor brevis digitorum communis darstellt. Wenngleich der von RUGE benutzte Name „Extensor brevis digiti quinti“ mithin eigentlich der einzig richtige ist, so wählte ich trotzdem die Bezeichnung „Peronaeus parvus“, da sie in der Literatur häufiger vorkommt und mit ihr auch diejenigen Formen belegt werden können, bei welchen die Sehne des Muskels die kleine Zehe nicht erreicht.

Der aus den beiden Köpfen des Gastrocnemius und dem Soleus bestehende Triceps surae weicht bei den Anthropoiden und den niederen Affen in wesentlichen Punkten von dem entsprechenden normalen Muskel des Menschen ab. Zunächst ist hervorzuheben, daß der ganze Muskel bei allen Affen viel schwächer

entwickelt ist als bei letzterem. Infolgedessen kommt es bei ihnen nicht zur Bildung einer vorgewölbten Wade, erscheint die dorsale Fläche des Unterschenkels platt.

Der Ursprung der beiden Köpfe des Gastrocnemius ist in der Mehrzahl der Fälle bei den Affen der gleiche wie beim Menschen. Nur LANGER und FICK beobachteten beim Orang, sowie GRATIOLET und ALIX bei dem *Troglodytes aubryi*, daß der laterale Kopf nicht von dem proximalen Abschnitt der dorsalen, sondern von der lateralen Fläche des Condyl. lat. femor. entsprang. Beim Orang war der Ursprung dieses Kopfes alsdann mit dem des Flex. digit. fibularis (Flex. halluc. long.) verbunden. Sesambeine, wie sie beim Menschen ziemlich häufig (GRUBER u. a.) in der Ursprungssehne des lateralen Kopfes des Gastrocnemius vorkommen, wurden bei den niederen Affen fast stets in derselben und mitunter (*Cynocephalus*, *Inuus*, *Cercopithecus* — BURDACH, *Mycetes* — SIRENA) auch in den Ursprungssehnen beider Köpfe, in der Reihe der Anthropoiden jedoch nur einmal von HEBURN bei einem Gibbon beobachtet.

Der Soleus zeigte bei sämtlichen der untersuchten Anthropoiden und niederen Affen ausschließlich einen fibularen Ursprung. Indessen beweisen einige Beobachtungen (MACALISTER, SYMINGTON und SOMMER beim Gorilla, HUMPHRY und HEBURN beim Schimpanse), daß bei einzelnen Vertretern der Anthropoiden sich die Bildung eines Tibialursprunges des Muskels bereits angebahnt hat. Auf diese interessante Erscheinung komme ich weiter unten zurück und erwähne von anderen Abweichungen des Ursprunges, daß bei *Mycetes* und *Inuus* SIRENA resp. CHURCH ein Uebergreifen desselben auf den Condyl. later. femor. bemerkten.

Einen mangelhaft entwickelten Tibialursprung des Soleus beobachteten TESTUT und LE DOUBLE beim Menschen. In dem Fall des ersteren Forschers handelte es sich um ein ganz kleines, anfangs aponeurotisches, hernach fleischig werdendes Bündel, das von dem lateralen (äußeren) Ende der Linea poplitea entsprang. LE DOUBLE sah bei einem Mann beiderseits den Tibialursprung in Form einer perlmutterartig glänzenden aponeurotischen Membran, in deren lateralem Rande sich Muskelfasern vorfanden. In einem anderen Falle desselben Autors war der Tibialursprung (nur auf dem rechten Unterschenkel eines Mannes) im proximalen Abschnitt fibrös und im distalen muskulös.

Diesen, soviel ich weiß, einzigen Beobachtungen von einer mangelhaften Ausbildung des Tibialursprunges des Soleus beim

Menschen sind die oben erwähnten seltenen Befunde von einem schwachen Tibialursprung des Muskels beim Gorilla und Schimpanse an die Seite zu stellen. Die von mir darüber gelieferte Beschreibung stimmt im wesentlichen mit der des ersten Falles LE DOUBLES völlig überein. Alle diese Varietäten sowie das in der Regel bei den Affen ausschließliche Vorkommen eines Fibularursprunges des Soleus erhalten eine klare Deutung durch die schönen Untersuchungen SCHOMBURGS. Nach diesem Autor entspringt bei menschlichen Embryonen in frühen Stadien der Soleus am oberen Ende der Fibula und reicht medianwärts nicht über den Rand derselben hinaus. Erst im Verlauf der weiteren Entwicklung erlangt der Muskel eine mächtige Entfaltung nach der medialen Seite über die hier liegenden Muskeln und den N. tibialis hinweg, wobei seine Ursprungsfasern auf die Tibia übergreifen.

Beim Gastrocnemius und beim Soleus der Affen reicht ein Teil der Fleischbündel bis zur Insertion am Calcaneus hinab. Infolgedessen werden die Endsehnen der beiden Muskeln, welche sich erst im distalen Viertel des Unterschenkels miteinander verbinden, nicht frei, es kommt bei den Anthropoiden fast nie und bei den niederen Affen meist nicht zur Bildung eines Tendo calcaneus wie beim Menschen. Nur BISCHOFF sah eine solche bei *Hylobates* und bei niederen Affen, namentlich bei *Hapale*.

Der Plantaris fehlte stets beim Gorilla und beim Gibbon. Er wurde beim Orang nur von SANDIFORT gesehen. Beim Schimpanse fanden ihn SANDIFORT, VROLIK, HUXLEY, BRÜHL, BISCHOFF (in einem Fall), MACALISTER, WILDER (nur auf der rechten Extremität), HUMPHRY, CHAMPNEYS und TESTUT, vermißten ihn jedoch TRAILL, GRATIOLET und ALIX, BISCHOFF (in einem anderen Fall), CHAPMAN, HEPBURN, R. HARTMANN und ROTH-SCHUH. Die untersuchten niederen Affen, mit Ausnahme von *Cebus* und *Mycetes* (CHURCH und CHAMPNEYS resp. SIRENA) besaßen ihn sämtlich. Was den Ansatz anbetrifft, so fand allein SANDIFORT, daß bei seinem Orang die Sehne in die Aponeurosis plantaris überging. Beim Schimpanse befestigte sich die Sehne am Calcaneus oder verband sich mit dem Tendo calcaneus. Dasselbe wurde auch bei wenigen niederen Affen beobachtet. Meist jedoch ließ sich die Sehne bei ihnen (*Pithecia*, *Cynocephalus*, *Macacus*, *Inuus*, *Cercopithecus*) über den Calcaneus hinaus verfolgen und konnte konstatiert werden, daß sie in die Aponeurosis plantaris überging (BURDACH, BISCHOFF, ROTH-SCHUH).

Beim Menschen inseriert sich der Plantaris zuweilen ausschließlich in der Fascia plantaris (KRAUSE). TESTUT berichtet von 2 Fällen, bei denen die Plantarissehne sich in 2 Bündel spaltete: das eine verband sich mit dem Tendo calcaneus, resp. ging an den Calcaneus, das andere zog in die Aponeurosis plantaris.

Der Popliteus der Affen weicht in seinem Verhalten von dem normalen des Menschen nicht ab. Während bei letzterem nur MACALISTER einmal ein Sesambein in der Ursprungssehne des Popliteus fand, bemerkten ein solches daselbst MACALISTER beim Gorilla, sowie LANGER und FICK (2 mal) beim Orang.

Der Tibialis posticus, der Flexor digitorum longus und der Flexor hallucis longus aller Affen verhalten sich, soweit Angaben vorliegen, am Ursprung mit wenigen Ausnahmen wie beim Menschen. HUXLEY und CHURCH fanden beim Orang eine Ausdehnung des Ursprunges des Flexor halluc. long. sowie HEPBURN bei demselben Anthropoiden eine solche des Flex. dig. long. auf den Condyl. lat. femor. Was die Lagerung der 3 langen Muskeln der tiefen Schicht des Unterschenkels zueinander betrifft, so scheint dieselbe von der beim Menschen nicht abzuweichen. Meine Beobachtung, daß der kräftig entwickelte Tibialis posticus beim Gorilla zwar der mittlere der 3 Muskeln ist, aber von den beiden anderen völlig überlagert wird, findet ihre Erklärung besonders in den Ursprungsverhältnissen des Flex. digit. long., welche SCHOMBURG bei menschlichen Embryonen beobachtete. Nach diesem Forscher entspringen die Ursprungsfasern desselben anfänglich neben denen des Flex. halluc. long. an der Fibula und sind durch den Tibialis posticus von der Tibia getrennt. Erst in den späteren Stadien der Entwicklung „entfaltet sich der Flexor dig. long. in proximaler und vornehmlich in medialer Richtung und gelangt so an die Tibia und die mediale Seite des Tibialis posticus“.

Auf die Art der Insertion des Tibialis posticus bei den Affen brauche ich nicht näher einzugehen, da sie meist die gleiche ist wie beim normalen Muskel des Menschen, und nur in wenigen Fällen Abweichungen beobachtet wurden, wie sie auch bei letzterem vorkommen. Die Anordnung der Endsehnen des Flex. dig. long. und des Flex. halluc. long. erfordert jedoch eine ausführliche Betrachtung. Sie ist bei den Anthropoiden und den niederen Affen eine sehr komplizierte und außerdem bei den einzelnen Vertretern derselben einem großen Wechsel unterworfen. Die Sehnen gehen nicht allein an der Kreuzungsstelle vielfach keine Verbindung untereinander ein wie beim Menschen, sondern beschränken sich

auch mit ihren getrennten Ausbreitungen nicht auf die durch den Namen der Muskeln bezeichneten Endgebiete. Aus diesem Grunde, und weil die Endsehne für die große Zehe mitunter überhaupt fehlt, werde ich weiterhin die Namen „Flexor digitorum longus“ und „Flexor hallucis longus“ nicht mehr benutzen und die Muskeln nach dem Vorgange anderer Forscher als Flexor tibialis und Flexor fibularis anführen.

Beim Gorilla versorgte die Sehne des Flexor fibularis in 4 Fällen die 1., 3. und 4. Zehe, und zwar wurden die perforierenden Sehnen für die letzteren beiden Zehen 2mal (DUVERNOY, BISCHOFF) vollständig und 2mal (CHAPMAN, ROTHSCHUH) teilweise von ihr gebildet. Hierbei kamen die perforierenden Sehnen für die anderen Zehen ganz resp. zum Teil von der Sehne des Flex. tibialis. In einem Falle (MACALISTER) wurde die Sehne für die große Zehe und die perforierende für die kleine vollständig von den primären Sehnen des Flexor fibularis resp. Flex. tibialis abgegeben, während an der Zusammensetzung der übrigen perforierenden Zehensehnen sich beide Beugersehnen beteiligten. Nur in 2 Fällen (HEPBURN, SOMMER) fanden sich Verhältnisse vor, wie sie in der Norm am menschlichen Fuße zur Beobachtung gelangen. Das Vorhandensein eines Verbindungsstranges zwischen den beiden primären Beugersehnen wird überhaupt nur für 4 Fälle angegeben.

Eine ähnliche Beteiligung der Sehnen der beiden Beuger an der Versorgung der Zehen, wie sie DUVERNOY und BISCHOFF beim Gorilla sahen, fand sich bei den meisten der untersuchten Schimpansen (GRATIOLET und ALIX, WILDER, BISCHOFF, HUMPHRY, ROTHSCHUH); der VROLIKsche Schimpanse besaß keine Sehne für die 5. Zehe, verhielt sich aber im übrigen ebenso. Nach HEBURN gab der Flex. tibialis bei einem Schimpanse zwar die perforierenden Sehnen für die 2.—5. Zehe ab, die für die 3. und 4. Zehe waren aber dünn und erhielten Verstärkungen von der Sehne des Flex. tibialis. Nach TESTUT kam bei einem Schimpanse die vollständige perforierende Sehne für die 3. Zehe nicht von der Sehne des Flex. fibularis, sondern von der des Flex. tibialis. — Beim Orang war die Verteilung der Sehnen (HUXLEY, LANGER, BISCHOFF, CHAPMAN, CHURCH, HEBURN, TESTUT, FICK, ROTHSCHUH) die gleiche, wie sie DUVERNOY und BISCHOFF beim Gorilla und die Mehrzahl der Forscher beim Schimpanse fanden. Bei diesem Anthropoiden fehlte jedoch stets eine Sehne für die große Zehe. Nur BISCHOFF sah dieselbe in einem Fall als rudimentäres Gebilde zwischen den Köpfen des Flex. halluc. brev., ohne Zusammenhang mit dem Flex.

fibularis oder seiner Endsehne. — Der Gibbon endlich zeigte nach HUXLEY und BISCHOFF wesentliche Abweichungen des Verhaltens der Sehnen von dem der anderen 3 Anthropoiden: bei ihm gab der Flex. tibialis nur die tiefe Sehne für die kleine Zehe ab, während der Flex. fibularis sowohl die Sehne für die große Zehe als auch die perforierenden für die 2., 3. und 4. Zehe entsandte. Eine Ausnahmestellung bildet der Fall HEPBURNS. Beim Gibbon dieses Forschers kamen die Sehnen für die 1., 3., 4. und 5. Zehe vom Flex. tibialis; sie waren aber schwach und dienten ausschließlich als Verstärkung für die an alle 5 Zehen vom Flex. fibularis abgegebenen Sehnen.

Bei den niederen Affen war in der Hälfte (10) der beobachteten Fälle (Hapale, Pithecia, Cynocephalus, Mandrilla, Macacus, Cercopithecus) die Beteiligung der Sehnen der beiden langen Zehenbeuger an der Bildung der Zehensehnen eine streng gesonderte: die Sehne für die große Zehe und die perforierenden Sehnen für die 3. und 4. Zehe kamen vollständig von der Sehne des Flex. fibular., die perforierenden Sehnen für die 2. und 5. Zehe dagegen vollständig von der Sehne des Flex. tibialis (PAGENSTECHE, BISCHOFF, CHAMPNEYS, TESTUT, ROTHSCHUH); es lagen also ebenfalls Verhältnisse vor, wie sie DUVERNOY und BISCHOFF beim Gorilla beobachteten. In 6 Fällen beteiligten sich an der Bildung der mittleren Zehensehnen die Sehnen beider Beuger: in 3 Fällen (Cynocephalus, Inuus, Cercopithecus) kamen die tiefen Sehnen für die 2. und 4. Zehe (BURDACH) und in 3 (Mycetes, Ateles, Cercopithecus) die für die 3. und 4. Zehe (MECKEL, SIRENA, TESTUT) teilweise von den beiden primären Sehnen. In 2 Fällen (Cebus, Inuus) spaltete sich die Sehne des Flex. tibial. in eine größere und kleinere Portion: erstere bildete die tiefe Sehne für die kleine Zehe, und letztere schloß sich an die Sehne des Flex. fibularis, welche alsdann die tiefen Sehnen für die übrigen Zehen bildete (CHURCH). Die beiden letzten Fälle wiesen eine noch kompliziertere Verteilung der Bestandteile der beiden Flexorsehnen an die einzelnen Zehensehnen auf. HUXLEY sah bei einem Macacus rhesus, daß die Sehne für die große Zehe und die 2. und 4. perforierende Zehensehne aus Teilen der beiden Beugersehnen zusammengesetzt waren und die perforierenden Sehnen für die 3. und 5. Zehe vollständig von den Sehnen des Flex. fibul. resp. Flex. tibial. gebildet wurden. In einem Fall ROTHSCHUHS (Cercopithecus) bildete die Hauptmasse der Sehne des Flex. fibul. die 3. und 4. perforierende Zehensehne vollständig, und der übrige Teil derselben schloß sich

an die Sehne des Flex. tibialis behufs Zusammensetzung der tiefen Sehnen für die große, die 2. und 5. Zehe.

Wie ein kurzer Rückblick auf das soeben Gesagte zeigt, kommt die Bildung der tiefen Beugesehnen für die Zehen bei den Anthropoiden und den niederen Affen in der Mehrzahl der Fälle derart zu stande, daß die Sehnen der langen Beuger sich spalten und die dadurch entstandenen sekundären Sehnen als gesonderte Stränge an die Zehen gelangen. Hierbei bekommt fast stets die große Zehe ihre tiefe Sehne von der Sehne des Flex. fibularis, die 2. und 5. Zehe von der des Flex. tibialis. Eine gemeinsame, wenn auch nicht bedeutende Beteiligung der beiden Beugersehnen an der Bildung der tiefen Zehensehnen wird dadurch herbeigeführt, daß mitunter noch vor der Spaltung der primären Sehnen ein Strang die Sehnen des Flex. tibialis und des Flex. fibularis vereinigt, ferner daß nach der Spaltung der beiden primären Sehnen Bestandteile derselben sich miteinander verbinden. Das Verhalten der beiden Beugersehnen weicht bei fast allen Affen (26 Anthropoiden, 20 niedere Affen) wesentlich von dem in der Norm beim Menschen beobachteten ab. Nur in 2 Fällen (HEPBURN, SOMMER) war beim Gorilla der Befund ein gleicher wie beim Menschen. Vergleicht man die Verhältnisse der Beugersehnen der Anthropoiden und der niederen Affen miteinander, so ergeben sich, abgesehen von den Fällen HUXLEYS, CHURCHS, HEPBURNS und ROTH-SCHUHS, keine wesentlichen Unterschiede.

Ueber die Beteiligung der Sehnen des Flex. fibul., des Flex. tibial. und des Caput plantare des letzteren an der Bildung der tiefen Zehensehnen beim Menschen haben TURNER und FR. E. SCHULZE interessante Untersuchungen angestellt. Leider stimmen die Ergebnisse beider Forscher nicht überein. Zum Teil mag dies an der verschiedenen Herkunft des Untersuchungsmaterials liegen: TURNER untersuchte 50 Füße, die sämtlich Bewohnern der britischen Inseln angehörten; die Füße, welche SCHULZE zur Verfügung standen (im ganzen 100), waren wahrscheinlich ausschließlich deutschen Ursprunges. Da aber FR. E. SCHULZE bei 50 Füßen die überaus mühevollen und zeitraubende Auffaserung der Zehensehnen ausführte, so scheinen mir seine Angaben ein größeres Recht darauf zu haben, dem wahren mittleren Sachverhalt nahezukommen.

In der Tabelle I habe ich diejenigen Angaben TURNERS und FR. E. SCHULZES zusammengestellt, welche auf die Beteiligung des lateralen Astes der Sehne des Flex. fibularis bei der Bildung

Tabelle I.

Der laterale Ast der Sehne des Flex. halluc. long. (beim Menschen)  
resp. die Sehne des Flex. fibularis (bei den Affen) versorgt:

bei	die Zehen	nach			Bemerkungen	
		SCHULZE	TURNER	verschied. Autoren		
		in Proz. der Fälle				
dem Menschen (50 Fälle)	2	32	22	—	mit Uebergehen der 2. und 3. Zehe	
	2, 3	58	40	—		
	2, 3, 4	10	36	—		
	2, 3, 4, 5	—	2	—		
	4	nie	—	—		
	5	nie	—	—		
dem Gorilla (7) <sup>1)</sup>	1	—	—	28,6	Die 2., 3. und 4. Zehe nur teilweise	
	1, 2, 3, 4	—	—	14,3		
	1, 3, 4	—	—	57,1		
dem Schimpanse (7)	1, 3, 4	—	—	85,7	Die 3. und 4. Zehe in 1 Fall nur teilweise	
	1, 4	—	—	14,3		
dem Orang (9)	3, 4	—	—	100,0		
dem Gibbon (3)	1, 2, 3, 4	—	—	66,6	Die 1., 3., 4. u. 5. Zehe nur teilweise	
	1, 2, 3, 4, 5	—	—	33,3		
den nie- deren Affen	15 katar- rhine	1, 2, 3, 4	—	—	13,3	Die 3. Zehe ganz, die 2. u. 4. nur teilweise
		1, 2, 4	—	—	20,0	
		1, 3, 4	—	—	60,0	
	4 platyr- rhine	3, 4	—	—	6,7	Die 2. und 4. Zehe in 1 Fall nur teilweise
		1, 2, 3, 4	—	—	20,0	
1 Arcto- pithecus	1, 3, 4	—	—	80,0	Die 2., 3. und 4. Zehe nur teilweise	

1) Bei meinem Gorilla ging (Fig. 9) ein feiner Sehnenstrang (im beschreibenden Teil nicht erwähnt) von der lateralen Seite der

der tiefen Zehensehnen sich beziehen. Um einen freilich nur unvollkommenen Vergleich mit den betreffenden Verhältnissen bei den Affen zu ermöglichen, bringt dieselbe zugleich auch die auf Grund der obigen Angaben berechneten Prozentzahlen bezüglich des Anteils, welchen die Sehne des Flex. fibul. an der Zusammensetzung der tiefen Zehensehnen bei ihnen nimmt. Beim Vergleich der Zahlen fällt ein wesentlicher Unterschied sofort ins Auge: beim Menschen sind es die 2. und 3. Zehe, deren tiefe Zehensehnen Fasern von der Sehne des Flex. fibul. am häufigsten empfangen, bei den Affen aber die 3. und 4. Uebereinstimmend zeigen die Zahlen, daß sowohl beim Menschen als auch bei den Affen die Sehne des Flex. fibul. fast nie an der Bildung der 5. tiefen Zehensehne sich beteiligt: TURNER sah dies nur an 2 von 50 menschlichen Füßen, SOMMER beim Gorilla, HEPBURN einmal bei einem Gibbon. In 29 Proz. der Fälle SCHULZES (18 Proz. TURNERS) zog an der Kreuzungsstelle der beiden Beugersehnen, jedoch vor der Vereinigung des lateralen Astes der Sehne des Flex. fibul. mit der des Flex. tibial., beim Menschen ein beträchtliches Bündel von der letzteren zu der ersteren. Das geschieht (SCHULZE) um so häufiger, je größer die Zahl der Zehensehnen ist, die Fasern von der Sehne des Flex. fibul. erhalten. Für die Anthropoiden und die niederen Affen kann ich leider die Häufigkeit dieser Verbindung in Prozentzahlen nicht angeben.

Wie wir sehen, besteht der Unterschied in dem Verhalten der beiden Beugersehnen beim Menschen und bei den Affen im wesentlichen darin, daß, während bei ersterem häufig ein Verbindungsstrang von der Sehne des Flex. tibialis zu der des Flex. fibul. zieht und darauf die Sehne des letzteren sich in einen medialen Ast für die große Zehe und in einen lateralen zur Verbindung mit der Sehne des ersteren spaltet, bei den Affen die beiden primären Flexorsehnen aber meist zunächst keine weiteren Verbindungen eingehen und erst später die aus ihnen hervorgehenden sekundären (Zehen-)Sehnen bisweilen miteinander verschmelzen. Infolgedessen sind bei den Affen die Anteile, welche die beiden Beugersehnen an der Bildung der sekundären Sehnen

---

Sehne des Flex. fibular. zu der des Flex. tibial. und bildete mit Teilen der letzteren die perforierende Sehne für die 5. Zehe. Dieser Sehnenstrang war locker verbunden mit dem Strang, welcher die beiden primären Sehnen der tiefen Zehenbeuger vereinigt. — Es lagen also wahrscheinlich Verhältnisse vor, wie sie TURNER in 1 Fall beim Menschen beobachtete.

besitzen, meist ohne weiteres zu erkennen. Vermittelnde Übergänge zwischen dem Verhalten der Sehnen bei den Affen und beim Menschen bilden auf der einen Seite HEPBURNS und meine Beobachtung beim Gorilla, auf der anderen Seite die nicht zahlreichen Varietäten, welche an den Sehnen des menschlichen Fußes gefunden werden (HENLE, KRAUSE, GEGENBAUR, GIES u. a.). Wie die engen Verknüpfungen der beiden langen Zehenbeuger zu stande kommen, erhellt aus den schönen Untersuchungen SCHOMBURGS, nach welchem, wie schon oben erwähnt, die Ursprungsfasern des Flex. tibialis in frühembryonaler Zeit beim Menschen neben denen des Flex. fibularis an der Fibula entspringen.

Wie an der Hand, so übergehe ich auch am Fuß die kurzen Muskeln und beabsichtige, ihnen später eine gesonderte Betrachtung zu teil werden zu lassen. Hier muß ich aber noch mit einigen Worten des Caput plantare Flex. tibialis und des Flex. digit. brevis gedenken, da diese beiden Muskeln in engen Beziehungen zu den beiden langen Beugern der Zehen resp. zu einem derselben stehen.

Das Caput plantare des Flex. tibialis (Flex. digit. long.) fehlt, soweit Mitteilungen vorliegen, der Mehrzahl der Anthropoiden und ist, wenn vorhanden, meist nur schwach entwickelt. Für die niederen Affen habe ich nur wenig Angaben ermitteln können; nach denselben war ein Caput plantare stets und meist gut entwickelt vorhanden. Beim Menschen ist es bisweilen sehr reduziert. WOOD sah bei ihm eine fast vollständige Verwandlung des Caput plantare in einen kleinen fibrösen Strang. CHUDZINSKI konstatierte bei einem Annamiten den vollständigen Mangel des Caput plantare. Niemals wurde bei den Affen ein accessorischer Muskel gefunden, wie er beim Menschen als seltene Varietät (OTTO, REINHARDT, MOSER, GLÄSER, HALLET, MECKEL, THEILE, LUSCHKA, GIES, WOOD, TURNER, GEGENBAUR, KRAUSE, FLESCHE, VIRCHOW und KÖLLIKER) vorkommt: er entspringt in verschiedener Weise am Unterschenkel und ersetzt das Caput plantare resp. verbindet sich mit dessen Sehne oder der des Flex. tibial. Dieser Muskel wurde mit Rücksicht darauf, daß das Caput plantare bei den Engländern *M. accessorius* heißt, von TURNER als *M. accessorius ad accessorium* und von HUMPHRY als *M. accessorius secundus* bezeichnet. MACALISTER nannte ihn *Peroneo-calcaneus internus*. TESTUT führt ihn als „long accessoire du long fléchisseur“ an.

Der Flexor digitorum brevis war stets beim Gibbon (BISCHOFF, HEPBURN), meist beim Gorilla (DUVERNOY, HUXLEY, CHAPMAN,

BISCHOFF, ROTHSCHUH, SOMMER), in der Hälfte der Fälle beim Schimpanse (GRATIOLET und ALIX, BISCHOFF, HEPBURN, ROTHSCHUH) und in 2 Fällen beim Orang (LANGER, HUXLEY) in der Form von zwei übereinander liegenden Portionen vorhanden: die untere entsprang von dem Calcaneus, die obere von der noch ungeteilten Sehne des Flex. tibialis (Flex. dig. long.). Von der unteren Portion wurden in der Mehrzahl der Fälle die perforierten (oberflächlichen) Sehnen für die 2. und 3., von der oberen die für die 4. Zehe abgegeben. Bei einem Orang (HUXLEY) kam die Sehne für die 2. Zehe von der Scheide, welche den Flex. tibialis am Unterschenkel bedeckt, und bei beiden Gibbon nicht von der unteren, sondern von der oberen Portion. Die oberflächliche Sehne für die 5. Zehe kam in den meisten dieser Fälle von der oberen Portion oder wurde als schwache Sehne von der des Flex. tibialis abgespalten resp. durch eine Verbindung von Fasern der letzteren mit Teilen der Aponeurose des Caput plantare gebildet (Orang — LANGER). Sie fehlte aber auch nicht selten ganz. Bei einigen Tieren blieb sie undurchbohrt und inserierte neben der Sehne des Flexor tibialis. In einem Fall beim Gorilla (ROTHSCHUH) und in 2 Fällen beim Schimpanse (GRATIOLET und ALIX, BISCHOFF) schloß sich an die perforierte, von der unteren Portion ausgehende Sehne für die 3. Zehe ein Sehnenbündel, das von der oberen Portion abging, und in einem Fall (Schimpanse — ROTHSCHUH) wurde diese Verstärkung durch ein Sehnenbündel herbeigeführt, das sich von der Sehne des Flex. tibial. ablöste.

Bei allen übrigen untersuchten Anthropoiden fehlte die obere von der Sehne des Flex. tibialis entspringende Fleischportion des Flex. digit. brev. Der einzige dem Flex. dig. brev. des Menschen homologe Muskel bildete alsdann oberflächliche Sehnen für die: 2.—5. Zehe (am rechten Fuß eines Orang FICKS), die 2.—4. (Gorilla — MACALISTER, HEPBURN; am beiden Füßen des Orang — BISCHOFF, HEPBURN, ROTHSCHUH; am rechten Fuß eines Orang — FICK), die 2. und 3. (Schimpanse — CHAPMAN, CHAMPNEYS; am beiden Füßen eines Orang — TESTUT; am linken Fuß zweier Orang — FICK) und schließlich nur für die 3. (Schimpanse — VROLIK, TESTUT). In den meisten dieser Fälle wurden die übrigen oberflächlichen Zehensehnen von der Sehne des Flex. tibialis abgegeben (für die 2., 4. und 5. Zehe beim Schimpanse VROLIKS, für die 4. und 5. beim Schimpanse CHAMPNEYS' und für die 4. am linken Fuß eines Orang FICKS) oder kamen (Schimpanse

— CHAPMAN, Orang — TESTUT) zum Teil (für die 4. Zehe) von derselben, zum Teil (für die 5. Zehe) von der Sehne des Flex. fibul. (CHAPMAN) resp. von einem Muskel, der am Calcaneus vor dem Abductor dig. V entsprang (TESTUT). In 2 Fällen erhielten beim Orang die oberflächlichen Sehnen für die 3. und 4. (ROTHSCHUH) oder nur die für die 4. Zehe (BISCHOFF) Verstärkung von der Sehne des Flex. tibialis. In vielen dieser Fälle fehlte die Sehne für die 5. Zehe und in einem Fall (Schimpanse — TESTUT) auch die für die 2. und 4. Zehe ganz.

Bei den niederen Affen wurde meist (in 7 von 12 Fällen) ebenfalls eine Teilung des Flexor digitorum brevis in eine untere vom Calcaneus und in eine obere von der noch ungeteilten Sehne des Flex. tibialis entspringende Portion beobachtet. Bei 4 dieser Fälle gab die untere Portion die oberflächlichen Sehnen für die 2. und 3. (Pithecia — BISCHOFF, Mycetes — SIRENA, Cynocephalus — BISCHOFF, ROTHSCHUH), bei 3 nur die für die 3. Zehe ab (Cynocephalus — ROTHSCHUH, Mandrilla — PAGENSTECHE, Cercopithecus — ROTHSCHUH). Die oberflächlichen Sehnen für die übrigen Zehen kamen in allen 7 Fällen von der oberen Portion. Letztere wurde in einem Fall (Cynocephalus — ROTHSCHUH) durch Fleischmassen verstärkt, die auf der Sehne des Flex. fibularis lagen. BISCHOFF sah in 2 Fällen (Pithecia, Cynocephalus) und ROTHSCHUH einmal bei Cynocephalus, daß die oberflächliche Sehne für die 3. Zehe Verstärkung von der oberen Portion empfing.

Eine Sonderstellung nehmen gewissermaßen folgende an niederen Affen gemachten Beobachtungen ein. Nach CHAMPNEYS wurde bei Cynocephalus anubis die für die 2. Zehe bestimmte oberflächliche Sehne von dem am Calcaneus entspringenden Muskel abgegeben, und kamen die übrigen Sehnen von der Plantarfascie. BURDACH berichtet, daß bei Cynocephalus, Inuus und Cercopithecus die Sehne für die 2. Zehe von einer kleinen Muskelpartie gebildet wurde, die zum kleineren Teil vom Calcaneus und zum größeren von der Plantarfascie entsprang, die übrigen 3 durchbohrten Sehnen aber von der letzteren oder von der noch ungeteilten Sehne des Flexor tibial. ihren Ursprung nahmen. HUXLEY sah bei Cynocephalus, daß alle oberflächlichen Sehnen von einem Muskel ausgingen, der teils von der Sehne des Plantaris dort, wo sie über den rollenähnlichen Vorsprung des Calcaneus zog, teils von der Sehne des Flex. tibial. entsprang.

Die oberflächliche Sehne für die kleine Zehe war bei den niederen Affen meist vorhanden.

Tabelle II.

Die oberflächlichen Beugeschnen des Fußes werden abgegeben für die Zehen:

nach	bei	von einem Muskel, der entspringt von:						von der Sehne des		
		dem Calcaneus und der Plantarfascie	der Plantarfascie	d. Plantarfascie u. d. Sehne d. Flex. tibial.	der Sehne des Flex. tibial.	d. Sehned. Flex. fibul.	der Sehne des Plantaris und des Flexor tibial.	der Scheide, die den Flex. tibial. am Unterschenkel bedeckt	Flexor tibial.	Flexor fibul.
DUVERNOY	Gorilla	2, 3	—	—	4	—	—	—	—	—
MACALISTER	"	2, 3, 4	—	—	—	—	—	—	—	—
HUXLEY	"	2, 3	—	—	4, 5	—	—	—	—	—
CHAPMAN	"	2, 3	—	—	4, 5	—	—	—	—	—
BISCHOFF	"	2, 3	—	—	4, 5	—	—	—	—	—
HEPBURN	"	2, 3, 4	—	—	—	—	—	—	—	—
ROTHSCHUH	"	2, 3	—	—	3, 4	—	—	—	—	—
SOMMER	"	2, 3	—	—	4, 5	—	—	—	—	—
VROLIK	Schimpanse	3	—	—	—	—	—	2, 4, 5	—	—
GRATIOLET	"	2, 3	—	—	3, 4, 5	—	—	—	—	—
CHAPMAN	"	2, 3	—	—	—	—	—	4	5	—
BISCHOFF	"	2, 3	—	—	3, 4	—	—	3	—	—
CHAMPNEYS	"	2, 3	—	—	—	—	—	4, 5	—	—
HEPBURN	"	2, 3	—	—	4, 5	—	—	—	—	—
TESTUT	"	3	—	—	—	—	—	—	—	—
ROTHSCHUH	"	2, 3	—	—	4	—	—	3	—	—
LANGER	Orang	2, 3	—	—	4	—	—	—	—	5
HUXLEY	"	3	—	—	4, 5	—	—	2	—	—
BISCHOFF	"	2, 3, 4	—	—	—	—	—	4	—	—
HEPBURN	"	2, 3, 4	—	—	—	—	—	—	—	—
TESTUT	"	2, 3, 5	—	—	—	—	—	4	—	—
FICK (I)	" links	2, 3	—	—	—	—	—	4	—	—
"	" rechts	2, 3, 4	—	—	—	—	—	—	—	—
" (II)	" links	2, 3	—	—	—	—	—	—	—	—
"	" rechts	2, 3, 4, 5	—	—	—	—	—	—	—	—
ROTHSCHUH	"	2, 3, 4	—	—	—	—	—	3, 4	—	—
BISCHOFF	Gibbon	2	—	—	3, 4	—	—	—	5	—
HEPBURN	"	2	—	—	3, 4, 5	—	—	—	—	—
BISCHOFF	Pithecia	2, 3	—	—	3, 4, 5	—	—	—	—	—
SIRENA	Mycetes	2, 3	—	—	4, 5	—	—	—	—	—
BURDACH	Cynoceph.	2	—	3, 4, 5	—	—	—	—	—	—
HUXLEY	"	—	—	—	—	—	2, 3, 4, 5	—	—	—
BISCHOFF	"	2, 3	—	—	3, 4, 5	—	—	—	—	—

nach	bei	von einem Muskel, der entspringt von:							von der Sehne des		
		dem Calcaneus und der Plantarfascie	der Plantarfascie	d. Plantarfascie u. d. Sehne d. Flex. tibial.	der Sehne des Flex. tibial.	d. Sehne d. Flex. fibul.	der Sehne des Plantaris und des Flexor tibial.	der Scheide, die den Flex. tibial am Unterschenkel bedeckt	Flexor tibial.	Flexor fibul.	Flexor tibial. und Caput plant.
CHAMPNEYS	Cynoceph.	2	3, 4, 5	—	—	—	—	—	—	—	—
ROTHSCHUII	"	2	—	—	3, 4	3, 4	—	—	—	—	—
"	"	2, 3	—	—	3, 4	—	—	—	—	—	—
PAGENSTE- CHER	Mandrilla	2	—	—	3, 4, 5	—	—	—	—	—	—
BURDACH	Inuus	2	—	3, 4, 5	—	—	—	—	—	—	—
"	Cercopith.	2	—	3, 4, 5	—	—	—	—	—	—	—
ROTHSCHUII	"	2	—	—	3, 4, 5	—	—	—	—	—	—

Die soeben über die Herkunft der oberflächlichen Beugesehen des Fußes bei den Affen gemachten Mitteilungen habe ich in der Tabelle II übersichtlich geordnet. Dieselbe erleichtert uns die Aufgabe, die Ergebnisse der Autoren zusammenzufassen und einen Vergleich zwischen den betreffenden Verhältnissen bei den Anthropoiden, den niederen Affen und dem Menschen anzustellen. Nur bei 5 Anthropoiden (2 Gorilla, 1 Schimpanse, 2 Orang) kamen die oberflächlichen Beugesehen — meist fehlte die für die 5. und 1mal sogar die für die 2., 4. und 5. Zehe<sup>1)</sup> — ausschließlich von einer Muskelmasse, die vom Calcaneus und der Aponeurosis plantaris entsprang, handelte es sich also um einen Flex. dig. brev., der dem in der Norm beim Menschen vorkommenden entspricht. In allen übrigen Fällen (bei 21 Anthropoiden und 12 niederen Affen) wurde eine Anordnung beobachtet, die vom letzteren mehr oder minder erheblich abweicht. Die Muskelmasse hatte sich in 2 Portionen geteilt, von denen nur die eine, die untere, vom Calcaneus entsprang. Die andere nahm ihren Ursprung

1) GEGENBAUR schreibt p. 475 seines Lehrbuches: „Diese Rückbildung (d. h. des Flex. dig. brev.) geht bei den anthropoiden Affen noch weiter, indem hier der Muskel nur die 2. und 3. (Gorilla, Orang, Schimpanse), oder sogar nur die 2. Zehe (Hylobates) versorgt.“ Diese Angabe stimmt nicht mit denen, die ich im Text mitteilte und in der Tabelle II zusammenstellte.

von Fascien und Sehnen oder schwand völlig bis auf die Sehnen, welche von diesen Teilen abgegeben wurden. Bei einem Orang (FICK) fand sich am rechten Fuß eine Anordnung des Flex. dig. brev., wie sie oben für 5 Anthropoiden mitgeteilt wurde, am linken Fuß jedoch ebenfalls eine Zweiteilung des Muskels. In einem Fall (Cynocephalus — HUXLEY) entsprang sogar der ganze Muskel von dem plantaren Abschnitt der Sehne des Plantaris und der Sehne des Flex. tibialis, hatte mithin gar keine Beziehung zum Calcaneus. Bisweilen standen die getrennten Portionen des Flex. dig. brev. in Verbindung, oder häufig wurde eine solche dadurch hergestellt, daß einzelne Beugesehnen sich aus Teilen beider zusammensetzten.

Ahnliches, wenn auch in bedeutend geringerer Ausdehnung, wird selten auch an menschlichen Füßen beobachtet. GIES sah bei einer Leiche, daß 2 abnorme Muskelzüge von der Sehne des Flex. dig. pedis comm. zur 4. und 5. Zehe abgingen und diejenigen Abschnitte des Flex. dig. brev. ersetzten, welche in diesem Fall ihm fehlten. THEILE und WOOD berichten, daß in je einem Fall die oberflächliche Sehne für die 5. Zehe nicht von dem am Calcaneus entspringenden Flex. digit. brev. abgegeben wurde, sondern von einem Muskelbauch, der in der Fußsohle von der Sehne des Flex. tibialis entsprang. In einem Fall TESTUTS wurde die Sehne dieses Muskelbauches noch durch die äußeren Bündel des sehr gut entwickelten Caput plantare verstärkt. Bei einem Neger beobachtete CHUDZINSKI, daß von einem besonderen Muskelapparat, der mit der Sehne des Flex. tibialis verbunden war, sowohl die durchbohrte Sehne für die 5. Zehe abgegeben wurde als auch die für die 4. Zehe eine Verstärkung erhielt. THEILE und MOSER sahen, daß neben den normalen 4 Lumbricales ein 5. ganz analoger Muskel entsprang, dessen Sehne sich für die 5. Zehe ganz so verhielt wie die Sehnen des kurzen Zehenbeugers. WOOD bemerkte in einem Fall, daß der den Anteil des Flex. dig. brev. für die 5. Zehe ersetzende Muskel mit 2 dünnen Köpfen von dem medialen Höcker des Calcaneus und der Sehne des Flex. tibialis entsprang, in einem zweiten Fall, daß die oberflächliche Sehne für die 5. Zehe von den lateralen Fasern des Caput plantare geliefert wurde, und schließlich in einem dritten Fall, daß die normale oberflächliche Sehne für die 5. Zehe mit einem überzähligen, von der Sehne des Flex. tibialis abgegebenen Sehnenstreifen verschmolz und an der Seite der tiefen Sehne sich festsetzte.

Auf die Ursprungsverhältnisse und die Größe der vom Calcaneus abgesonderten Partie des Flex. dig. brev. gehe ich nicht nochmals ein — sie lassen sich aus der Tabelle II ohne weitere Schwierigkeit erkennen — und wende mich zu der Frage, wie die Entstehung dieser Absonderung zu erklären ist. Einen Hinweis zur Lösung dieser Frage gibt, so scheint mir, der Fall HUXLEYS. Dieser Forscher sah bei einem Orang, daß die oberflächliche Sehne für die 2. Zehe von einem Muskel abgegeben wurde, der von der Flex. tibialis am Unterschenkel bedeckenden Fascie entsprang. Diese, soweit mir bekannt ist, einzige Beobachtung von dem Ursprung eines Teiles des Flex. digit. brev. am Unterschenkel legt die Vermutung nahe, daß nach Analogie mit dem Ext. dig. brev. auch der Flex. dig. brev. ursprünglich nicht am Fuß, sondern weiter proximalwärts am Unterschenkel seinen Ursprung nahm. Die SCHOMBURGSchen Untersuchungen geben für diese Vermutung freilich keinen Anhaltspunkt. Deshalb ist es wünschenswert, letztere fortzusetzen und auf Affenembryonen auszudehnen.

Ein kurzer Rückblick auf das über die Muskeln des Unterschenkels und des Fußes Gesagte zeigt deutlich, daß das Endglied der hinteren Extremität aller Affen von den Anatomen als Fuß bezeichnet werden muß. Wenn mit dem Begriff „Fuß“ die Begriffe „Stehen und Gehen“ untrennbar vereint werden, so dürfte allerdings diese Bezeichnung nicht völlig richtig sein, denn es fehlen der hinteren Extremität sowie der Muskulatur des Stammes bei den Affen noch mancherlei Eigenschaften, die den Besitzer zum dauernden aufrechten Stand und Gang befähigen.

### III.

Die Ausbeute an Muskeln, deren Vorkommen beim Gorilla bisher noch nicht bekannt geworden ist, war bei dem Breslauer Vertreter dieser Gattung begrifflicherweise eine geringe; es waren im ganzen nur 3: der Atlantomastoideus, der Iliotrochantericus und der (völlig gesonderte) Flexor pollic. longus (auf dem rechten Arm). Die beiden ersteren Muskeln können keine größere Bedeutung für sich in Anspruch nehmen, wohl aber der dritte, der überhaupt zum erstenmal beim Gorilla und den Affen im allgemeinen gefunden worden ist. War es doch dieser Muskel, dessen Mangel neben dem eines gesonderten eigenen Streckmuskels für den Zeigefinger von einem so erfahrenen Forscher wie BISCHOFF

als bedeutungsvoll für die Beurteilung der Unterschiede der Menschen- und Affenhand hingestellt wurde.

Der Hauptzweck meiner Arbeit lag aber nicht in dem Auffinden solcher für den Gorilla noch nicht beschriebenen Muskeln, sondern darin, die Kenntnis des Muskelsystems dieses Anthropoiden überhaupt zu vervollständigen. Da muß denn zunächst betont werden, daß beim Vergleich mit den früher untersuchten Gorilla der Breslauer ebenfalls eine ziemlich große Zahl von Abweichungen im Verhalten der Muskeln aufweist. In seltenen Fällen (*Flex. pollic. long.*, *Soleus*) wird durch dieselben ein Zustand herbeigeführt, der an den der betreffenden menschlichen Muskeln erinnert, meist jedoch eine Anordnung repräsentiert, wie sie bei den übrigen Anthropoiden und den niederen Affen vorkommt. Immerhin ist der Grad der Abweichungen oft nicht so groß, als daß sich nicht eine ganze Reihe von Muskeln aufführen ließe, die bei allen bisher untersuchten Gorilla in annähernd gleicher Weise auftreten. Ich nenne hier die Muskeln, die beim Gorilla ebenso wie bei den anderen Affen konstant vorkommen, den *Cleidotlanticus*, den *Scansorius*, und richte die Aufmerksamkeit auf das Verhalten z. B. des *Trapezius*, der *Rhomboidei*, der langen Rückenmuskeln, des *Serratus anterior*, *Rectus abdominis*, *Deltoideus*, *Teres major*, des langen Kopfes des *Triceps*, des *Glutaeus maximus*, *Tensor fasciae latae*, *Gracilis*, *Adductor magnus*, *Semitendinosus*, *Semimembranosus*, *Tibialis anticus*, *Ext. digit. long.*, *Ext. halluc. long.* Ferner ist an dieser Stelle der konstante resp. fast konstante Mangel des *Plantaris* und des *Peroneus parvus* zu verzeichnen.

Die vergleichende Betrachtung meiner Ergebnisse einerseits mit den früher bei dem Gorilla, den anderen Anthropoiden und den niederen Affen angestellten Untersuchungen, andererseits mit dem normalen Verhalten der Muskeln des Menschen und den bei ihm beobachteten Varietäten gab vielfach Gelegenheit zur Erörterung von anatomischen Fragen. Eine, wenn auch kurze, Rekapitulation des bereits Gesagten würde mich zu weit führen, und verweise ich deshalb auf den II. Teil meiner Arbeit. Hier beschränke ich mich darauf, das Gesamtergebnis meiner Untersuchungen in folgende 3 Sätze zusammenzufassen:

1) Es gibt bei den Anthropoiden und den niederen Affen fast keine in der Norm vorkommende oder von derselben abweichende Anordnung der Muskeln, die beim Menschen nicht in gleicher oder ähnlicher Weise, sei es in der Norm, sei es in Form von

mehr oder minder seltenen Varietäten resp. überzähligen Muskeln, beobachtet wird, oder die mit letzteren nicht wenigstens in augenscheinlicher enger Beziehung steht. Sogar die für die Anthropoiden und die niederen Affen eigentümlichen Muskeln (Cleidatanticus, Latissimocondyloideus, Scansorius) finden sich bei dem Menschen in seltenen Fällen.

2) Das Verhalten vieler Muskeln zeigt bei dem Gorilla und den anderen Anthropoiden stärkere Beziehungen zu dem bei den niederen Affen als zu dem beim Menschen. Als prägnante Beispiele führe ich nur an: Scaleni, Ext. pollic. brev., Glutaeus maximus, Mm. adductores, Obturator externus, Gracilis, Biceps femoris, Semitendinosus, Semimembranosus, Tibialis anter., Peronaeus tertius, Triceps surae und speziell Soleus, die tiefen Extensoren der vorderen und die langen und kurzen Flexoren der hinteren Extremität. An der Formulierung dieses Satzes kann auch der Umstand nichts ändern, daß namentlich bei den letztgenannten Muskeln der Anthropoiden bisweilen Anordnungen vorkommen, die den beim Menschen in der Norm zu beobachtenden sehr ähnlich oder sogar gleich sind. Diese Ausnahmefälle zeigen, daß auf getrennten Wegen dasselbe erzielt wird.

3) Eine Reihe von Muskeln verhält sich bei den niederen Affen anders als bei den Anthropoiden und bringt jene dem Menschen näher. Dahin gehören z. B. Rectus abdominis, Tensor fasciae latae und in gewisser Beziehung auch Rectus femoris, Peronaeus parvus, Plantaris, Caput plantare Flexor. tibialis. Besonders interessant ist das Verhalten des Rectus abdominis: sein Ursprung greift bei den niederen Affen stets über den Knorpel der 5. Rippe kranialwärts hinaus, bei den Anthropoiden nie, wohl aber in nicht sehr seltenen Fällen beim Menschen.

Bei der Beurteilung dieser Sätze genügen die Verhältnisse der als Beispiele angeführten Muskeln natürlich nicht. Nur ein sorgfältiges Studium der ganzen Muskulatur wird die Entscheidung über die Richtigkeit derselben herbeiführen können.

Die in den letzten beiden Sätzen ausgesprochenen Ansichten ergaben sich bereits in mehr oder minder bestimmter Weise aus den Untersuchungen einiger Forscher, die sich in neuerer Zeit mit der Affenmuskulatur beschäftigt haben. Vor allem war es BISCHOFF, der in seiner Hylobates-Arbeit die Untersuchungsergebnisse benutzte, um die Stellung der Anthropoiden im allgemeinen und des Gorilla im besonderen zu dem Menschen und den niederen Affen zu beleuchten. Ihm kam es in erster Linie darauf

an, gegen HUXLEY<sup>1)</sup> Stellung zu nehmen. Ist auch ein Teil der Beweise, welche BISCHOFF gegen HUXLEY beibringt, auf Grund neuerer Forschungen der Korrektur bedürftig, so muß doch BISCHOFFS Ansicht jetzt noch als richtig anerkannt werden. Die Unterschiede zwischen dem Gorilla und dem Menschen sind größer als die zwischen jenem und den niederen Affen.

---

1) Die betreffenden Aussprüche dieses Forschers lauten:

„Whatever part of the animal fabric — whatever series of muscles, whatever viscera might be selected for comparison — the result would be the same — the lower Apes and the Gorilla would differ more than the Gorilla and the Man.

Hardly any part of the bodily frame, then, could be found better calculated to illustrate the truth that the structural differences between Man and the highest Ape are of less value than those between the highest and the lower Apes, than the hand or the foot.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1) 1868 BAHNSEN, GEORG, Abweichungen in der Muskulatur der unteren Extremität. *Zeitschr. f. ration. Mediz.*, 3. Reihe, Bd. XXII, p. 49—57.
- 2) 1869 BANKART, J., PYE-SMITH, P. H., and PHILLIPS, J. J., Notes of abnormalities observed in the dissecting room. *Guy's Hospit. Rep.*, Ser. 3, Vol. XIV, p. 436—455.
- 3) 1877 v. BARDELEBEN, K., Einige seltenere Muskelvarietäten. *Sitz.-Ber. der Jen. Ges. f. Med. u. Naturw.*
- 4) 1870 v. BISCHOFF, TH. L., Beiträge zur Anatomie des *Hylobates leuciscus* etc. *Abh. d. math.-phys. Klasse der K. Bayr. Akad. d. Wiss.*, Bd. X, 3. Abt., p. 199—297.
- 5) 1880 — Beiträge zur Anatomie des Gorilla. *Ibid.*, Bd. XIII, 3. Abt., p. 1—48.
- 6) 1880 — Ueber die Bedeutung des *Musc. ext. indic. propr.* und des *Flex. pollic. long.* der Hand des Menschen und der Affen. *Sitz.-Ber. d. math.-phys. Klasse d. K. Bayr. Akad. d. Wiss.*, Bd. X, p. 485—496.
- 7) 1898 BOLK, LOUIS, Ueber eine Variation des kurzen Kopfes des *Biceps femoris* beim Orang. *Morph. Jahrb.*, Bd. XXVI, p. 274—281.
- 8) 1869 BROCA, P., L'ordre des primates. *Parallèle anatomique de l'homme et des singes.* *Bull. de la Soc. d'Anthropologie de Paris*, T. IV, p. 228—401, 571—572.
- 9) 1880 BROWN, MACDONALD J., Variations in myology. *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. XIV, p. 512 u. 513.
- 10) 1871 BRÜHL, C. B., Myologisches über die Extremitäten des Schimpanse. *Wiener med. Wochenschrift*, 21. Jahrg., p. 4—8, 52—55, 78.
- 11) 1838 BURDACH, ERNST, Beitrag zur vergl. Anatomie der Affen. *Bericht v. d. K. anat. Anst. zu Königsberg*, p. 1—103.
- 12) 1868 CALORI, L., Delle anomalie più importanti etc. *Memorie della Ac. d. Sc. d. Istit. di Bologna*, Ser. 2, Vol. VIII, p. 417—482.
- 13) 1872 CHAMPNEYS, FR., On the muscles and nerves of a Chimpanzee (*Troglod. nig.*) and a *Cynoceph. anubis*. *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. VI, p. 176—211.

- 14) 1878 CHAPMAN, H. C., On the structure of the Gorilla. Proceed. of the Ac. for Nat. Sc. of Philadelphia, p. 385—394.
- 15) 1879 — On the structure of the Chimpanzee. *Ibid.*, p. 52—63.
- 16) 1880 — On the structure of the Orang-Outang. *Ibid.*, p. 160—175.
- 17) 1874 CHUDZINSKI, THÉOPHILE, Nouvelles observations sur le système musculaire du nègre. *Revue d'Anthropol.*, T. III, p. 21—40.
- 18) 1881 — Anomalies régressives des muscles fléchisseurs profonds de la main chez une jeune fille microcéphale. *Bull. de la Soc. d'Anthrop.*, p. 279—284.
- 19) 1881 — Un cas d'atavisme dans la disposition des muscles fléchisseurs profonds de la main. *Ibid.*, T. IV (3. Sér.), p. 627—630.
- 20) 1882 — Contributions à l'étude des variations musculaires dans les races. *Revue d'Anthrop.*, Sér. 3, T. V, p. 280—308, 613—627.
- 21) 1862 CHURCH, W., On the myology of the Orang-Utang. *Nat. Hist. Review*, p. 82—94.
- 22) 1872 CLASON, Ueber den M. adductor brevis und magnus beim Menschen. *Upsala Laekarefören. Förh.*, Bd. VII, Heft 6, p. 599.
- 23) 1851 CRUVEILHIER, J., *Traité d'anatomie descriptive*, T. II.
- 24) 1888 CUNNINGHAM, D. J., and BROOKS, H. ST. JOHN, The peroneus quinti digiti. *Proceed. of the Roy. Ir. Acad.*, 3. Ser., Vol. I, p. 78—81.
- 25) 1873 CURNOW, JOHN, Notes of some irregularities in muscles and nerves. *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. VII (2. Ser., Vol. VI), p. 304—310.
- 26) 1876 — Variations in the arrangement of the extensor muscles of the fore-arm. *Ibid.*, Vol. X, p. 595—601.
- 27) 1808 CUVIER, *Leçons d'anatomie comparée*, T. I.
- 28) 1873 DAVIES-COLLEY, N., TAYLOR, F., and DALTON, B. N., Notes of abnormalities observed in the dissecting room. *Guy's Hospit. Rep.*, 3. Ser., Vol. XVIII, p. 389—399.
- 29) 1855/56 DUVERNOY, Caractères anatomiques des grands singes. *Arch. du Muséum*, T. VIII, p. 1—64.  
— Deuxième mémoire sur l'anatomie comparée des grands singes. *Ibid.*, p. 65—140.  
— Troisième mémoire sur caractères anatomiques des grands singes. *Ibid.*, p. 140—248.
- 30) 1857 FICK, LUDWIG, Hand und Fuß. *MÜLLERS Arch.*, p. 435—458.
- 31) 1895 FICK, R., Vergleichend-anatomische Studien an einem erwachsenen Orang-Utang. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, Anatom. Abt., 1—100.
- 32) — Beobachtungen an einem zweiten erwachsenen Orang-Utang und einem Schimpansen. *Ibid.*, p. 289—318.
- 33) 1879 FLESCH, M., Varietäten-Beobachtungen aus dem Präparier-saale zu Würzburg. *Verh. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg*, Bd. XIII, p. 233—268.
- 34) 1903 FORSTER, ANDR., Kurzer Bericht über das Muskelsystem eines Papua-Neugeborenen. *Anat. Anz.*, Bd. XXIV, p. 183—186.

- 35) 1903 FORSTER, ANDR., Die Insertion des *M. semimembranosus*. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., p. 257—320.
- 36) 1904 — Das Muskelsystem eines männlichen Papua-Neugeborenen. Abh. d. K. Leop.-Carol. Akad., Bd. LXXXII, No. 1.
- 37) 1861 GEGENBAUR, C., Ein Fall von mehrfachen Muskelanomalien an der oberen Extremität. VIRCH. Arch., Bd. XXI, p. 376—385.
- 38) 1903 — Lehrbuch der Anatomie, 7. Aufl., Bd. I.
- 39) 1868 GIES, TH., Der Flex. digit. ped. comm. long. und seine Varietäten. Arch. f. Anat., Physiol. etc., p. 231—239.
- 40) 1867 GLÄSER, J. A., Anomaler Muskelbauch, die Art. tibial. post. verdeckend. Berl. klin. Wochenschr., p. 306.
- 41) 1906 GRABOWSKY, F., Beitrag zur Biologie des Gorilla. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLI, p. 608—611.
- 42) 1866 GRATIOLET, L. P., et ALIX, P. H. E., Recherches sur l'anatomie du *Troglodytes aubryi*. Nouv. Arch. du Muséum, T. II, p. 1—264.
- 43) 1903 GRÖNROOS, H., Die Musculi biceps brachii und latissimo-condyloideus bei der Affengattung *Hylobates* etc. Abh. der K. Preuß. Akad. d. Wiss., Anhang, p. 1—102.
- 44) 1847 GRUBER, W., Vier Abhandlungen a. d. Gebiete der med.-chir. Anatomie, Berlin.
- 45) 1872 — Vermischte Notizen. I. Mangel der mittleren Portion des *M. deltoideus*. VIRCH. Arch., Bd. LIV, p. 184, 185.
- 46) 1872/3 — Ueber einen vom *M. semitendinosus* abgegangenen *M. tensor fasc. suralis*. Bull. de l'Acad. des Sc. de St. Pétersbourg, T. VII, p. 680; T. VIII, p. 437.
- 47) 1875 — Ein *Musc. piso-hamatus* beim Menschen. Arch. f. Anat., Physiol. etc., p. 202, 203.
- 48) — Ueber den *M. ext. digit. comm. manus anomalus* mit 5 Sehnen etc. Ibid., p. 204—210.
- 49) — Ein Fall des Vorkommens des *M. flex. pollic. long.* etc. Ibid., p. 211—214.
- 50) — Ueber die Varietäten des *M. ext. halluc. long.* Ibid., p. 565—589.
- 51) 1876 — Ueber den *M. atlantico-mastoideus*. Ibid., p. 733—738.
- 52) — Ein *M. cleido-epistropheus* etc. Ibid., p. 739—745.
- 53) — Ein *M. cleido-cervicalis* etc. Ibid., p. 757—760.
- 54) — Ein *M. cleido-atlanticus*. Ibid., p. 761.
- 55) 1878 — Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie, Heft 2.
- 56) 1880 — Ueber den *M. trigastricus maxill. infer.* VIRCH. Arch., Bd. LXXXI, p. 445—449.
- 57) — Ueber den *M. digastricus max. inf.* mit Ursprung seines vorderen Bauches etc. Ibid., p. 449—453.
- 58) 1881 — Vollständiger Mangel des *M. tensor fasc. latae* beim Menschen etc. VIRCH. Arch., Bd. LXXXVI, p. 25—27.
- 59) — Ueber den konstanten *M. extens. pollic. et indic.* etc. Ibid., p. 471—491.
- 60) 1886 — Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie, Heft 6 u. 7.

- 61) 1871 GUIBÉ, M., Anomalie du jambier antérieur. Bull. de la Soc. anat. de Paris, T. II, No. 6, p. 231—232.
- 62) 1881 HALLIBURTON, Remarkable abnormality of the musc. Biceps flex. crur. Journ. of Anat. and Physiol., p. 296.
- 63) 1883 HARTMANN, R., Die menschenähnlichen Affen, Leipzig.
- 64) 1871 HENLE, J., Handbuch der Muskellehre. 2. Aufl.
- 65) 1892 HEPBURN, DAVID, The comparative anatomy of the muscles and nerves of the superior and inferior extremities of the Anthropoid Apes. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXVI, p. 149—186, 324—356.
- 66) 1893 — Complete separation of the two heads of the Biceps flex. cruris muscle. Ibid., Vol. XXVII (N. S. Vol. VII), p. 282—284.
- 67) 1887 HINTERSTOISSER, HERMANN, Ueber einige seltene Muskelvariationen. Wien. med. Jahrb., N. F., Heft 7, p. 407—422.
- 68) 1867 HUMPHRY, G. M., On some points in the anatomy of the Chimpanzee. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. I, p. 254—268.
- 69) — Lectures on the varieties in the muscles of Man. The British Med. Journ., July p. 51—54.
- 70) — Abstracts of three lectures etc. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. VII (2. Ser., Vol. VI), p. 360—368.
- 71) 1902 HUNTINGTON, GEO. S., Present problems of myological research and the significance and classification of muscular variations. The Americ. Journ. of Anatomy, Vol. II, p. 157—175.
- 72) — The derivation and significance of certain supernumerary muscles of the pectoral region. Proceed. of the Assoc. of American Anatomists. The Americ. Journ. of Anat., Vol. II, p. XII—XIV.
- 73) 1864 HUXLEY, Lectures on the structure and classification of the Mammalia. Referiert in verschiedenen Nummern von The Medic. Times and Gazette, Vol. I—II.
- 74) 1901 HUXLEY, THOMAS H., Man's place in nature.
- 75) 1813 KELCH, Beiträge zur pathologischen Anatomie, Berlin.
- 76) 1900 KLAATSCH, H., Der kurze Kopf des M. biceps femor. etc. Korr.-Bl. d. Deutsch. Ges. f. Anthropol. etc., Jahrg. 31, p. 145—150.
- 77) — Der kurze Kopf des M. biceps femor. Sitz.-Ber. d. K. Preuß. Akad. d. Wiss., p. 852—858.
- 78) — Der kurze Kopf des M. biceps femoris und der Tenuissimus. Morph. Jahrb., Bd. XXIX, p. 217—281.
- 79) 1881 KNOTT, JOHN F., Contributions to the abnormal anatomy of the human body. Proceed. of the Roy. Ir. Acad.
- 80) 1891/2 KOHLBRÜGGE, J. H. T., Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. 1. Teil. Zool. Ergebn. einer Reise in Niederländisch-Ostindien, herausgeg. von MAX WEBER, Bd. I.
- 81) 1879 KOSTER, W., Sur la signification génétique des muscles extenseurs des doigts. Arch. Néerland., T. XIV.
- 82) — Affen- und Menschenhand. Verslag en Meded. der Kon. Akad. van Wetenschappen, Afdel. Natururk., 2<sup>de</sup> Reik's Deel XV.

- 83) 1880 KRAUSE, W., Anatomische Varietäten.
- 84) 1906 KÜKENTHAL, W., Beiträge zur Anatomie eines weiblichen Gorilla. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLI, p. 607.
- 85) 1879 LANGER, C., Die Muskulatur der Extremitäten des Orang etc. Sitz.-Ber. der k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. LXXVIII, 3. Abt., p. 177—222.
- 86) 1897 LE DOUBLE, A. F., Traité des variations du système musculaire de l'homme, Paris.
- 87) 1865 v. LUSCHKA, HUB., Die Anatomie des Menschen.
- 88) 1866 MACALISTER, A., Further notes on muscular anomalies in human anatomy. Proceed. of the Roy. Ir. Acad., Vol. IX.
- 89) 1887 — Ibid., Vol. X.
- 90) 1867 — Notes on an instance of irregularity in the muscles around the shoulder joint. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. I, p. 316—319.
- 91) 1872 — Additional observations on muscular anomalies in human anatomy. Transact. of the Roy. Ir. Acad., Vol. XXV, Science Part. I, p. 1—134.
- 92) 1873 — The muscular anatomy of the Gorilla. Proceed. of the Roy. Ir. Ac., Vol. I, p. 501—506.
- 93) 1902 Mc MURRICH, J. PLAYFAIR, The phylogeny of the forearm flexors. The Americ. Journ. of Anat., Vol. II, p. 177—209.
- 94) 1846 MAC WHINNIE, A., On the varieties in the muscular system of the human body. The London Med. Gaz., New Ser. Vol. II, p. 185.
- 95) 1905 MAURER, F., Untersuchungen zur vergleichenden Muskellehre der Wirbeltiere. Die *Musc. serrati postici* der Säugetiere und ihre Phylogenese. Jena, G. Fischer.
- 96) 1818 MECKEL, J. F., Ueber einige seltene Bildungsabweichungen. Deutsches Arch. f. d. Physiol., Bd. IV, p. 479—481.
- 97) 1828 — System der vergleichenden Anatomie.
- 98) 1822 MOSER, Beschreibung mehrerer im Winterhalbjahr 1820 bis 1821 auf dem anatomischen Saale zu Halle gefundenen Muskelvarietäten. Deutsches Arch. f. d. Physiol., Bd. VII, p. 224—231.
- 99) 1848 OWEN, R., On a new species of Chimpanzee. Proceed. and Transact. of the Roy. Soc. of London.
- 100) 1867 PAGENSTECHER, H. ALEX., Mensch und Affe. Der Zool. Garten, Jahrg. 8, p. 121—137, 161—172.
- 101) 1871 PERRIN, J. B., Notes on some variations of the *Pectoralis major* etc. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. V, p. 233—240.
- 102) 1737 PLATNER, J. Z., De musculo digastrico maxillae inferioris, Lipsiae.
- 103) 1874 POZZI, SAM., De la valeur des anomalies musculaires au point de vue de l'anthropologie zoologique. Assoc. franç. pour l'Avanc. des Sc., Compt. r. 1874, p. 581—587.
- 104) 1897 RANKE, K., Muskel- und Nervenvariationen der dorsalen Elemente des Plex. ischiad. der Primaten. Arch. f. Anthrop., Bd. XXIV, p. 117—144.

- 105) 1873 RICHEL, M. CH., Anomalies musculaires. Bull. de la Soc. anat. de Paris, Sér. 5, T. VIII, p. 137.
- 106) 1888 ROTHSCHUH, ERNST, Ueber die Fußmuskeln der Primaten und des Menschen. München, Dissertation.
- 107) 1876 RUGE, G., Untersuchung über die Extensorengruppe am Unterschenkel und FuÙe der Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. IV, p. 592—659.
- 108) 1840 SANDIFORT, G., Ontleedkundige beschouwing van een'volwassen Orang-Oetan. Verh. over de natuurl. geschied. der Nederl. overzeesche Bezittingen, door de Leden der Natuurk. Commissie in Oostindië etc., Leiden.
- 109) 1869 SAPPEY, PH. C., Traité d'anatomie, T. II.
- 110) 1900 SCHOMBURG, HANS, Untersuchungen der Entwicklung der Muskeln und Knochen des menschlichen Fußes. Göttingen, Preisschrift.
- 111) 1867 SCHULZE, FR. E., Myologische Untersuchungen. I. Sehnenverbindungen in der Planta des Menschen und der Säugetiere. Zeitschr. f. Zool., Bd. XVII, p. 1—20.
- 112) 1871 SIRENA, SANTI, Ricerche della miologia del *Mycetes fuscus*. Giorn. di Sc. nat. ed econom., Vol. VII, p. 1—84.
- 113) 1895 SMITH, G. ELLIOT, An account of some rare nerve and muscle anomalies etc. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXIX, N. S., Vol. IX, p. 84—98.
- 114) 1841 SÖMMERING, S. TH., Lehre von den Muskeln und GefäÙen des menschlichen Körpers. Umgearb. von FR. W. THEILE, 1. Abt.
- 115) 1903 SPENGEEMANN, KARL, Das typische Verhalten und die häufigen Varietäten des M. ext. dig. V. propr. des Menschen. Rostock, Dissertation.
- 116) 1901 SPULER, ARNOLD, Beiträge zur Kenntnis der Varietäten der GefäÙe und der Muskulatur der unteren Extremität des Menschen. Festschr. Sr. K. Hoheit dem Prinzregenten dargebracht von der Universität Erlangen, mediz. Fakultät, p. 233—242.
- 117) 1889 SYMINGTON, JOHNSON, Observations on the myology of the Gorilla and Schimpanze. Rep. of the 59. Meeting of the Brit. Assoc. for the Advanc. of Sc., p. 629—630.
- 118) 1883 TESTUT, L., Le long fléchisseur propre du pouce. Bull. de la Soc. zool. de France, T. VIII.
- 119) — Recherches sur quelques muscles surnuméraires de la région scapulaire antéro-interne. Revue d'Anthrop.
- 120) — Le long fléchisseur propre du pouce chez l'homme et chez les singes. Journ. de l'Anat.
- 121) — Sur la reproduction chez l'homme d'un muscle simien: le scalène intermédiaire des singes anthropoïdes. Bull. de la Soc. d'Anthrop., p. 65, 66.
- 122) 1884 — Les anomalies musculaires chez l'homme, Paris.  
1841 THEILE, FR. W., siehe SÖMMERING.

- 123) 1821 TRAILL, THOMAS STEW., Observations on the anatomy of the Orang Outang. *Memoirs of the Wernerian Nat. Hist. Soc. Edinburgh*, Vol. III, p. 1—49.
- 124) 1865 TURNER, WM., On variability in human structure, with illustrations, from the Flex. muscles of the fingers and toes. *Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh*, Vol. XXIV, p. 175—189.
- 125) 1867 — On the musc. sternalis. *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. I, p. 246—253.
- 126) 1879 VIRCHOW, H., und KÖLLIKER, TH., Varietäten-Beobachtungen aus dem Präpariersaale zu Würzburg. *Verh. d. Phys.-med. Ges. in Würzburg*, Bd. XIII, p. 269—284.
- 127) 1841 VROLIK, W., Recherches d'anatomie comparée sur le Chimpanzé.
- 128) 1871 WAGSTAFFE, W. W., Observations in human myology. *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. V, p. 274—281.
- 129) 1872 — Partial deficiency of the tendon of the long flexor of the thumb. *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. VI, p. 212—214.
- 130) 1880 WALSHAM, The flexor prof. digit. inseparatly united with the flex. pollic. long. *St. Bartholomew's Hospit. Rep.*, Vol. XVI, p. 85.
- 131) 1861 WILDER, BURT G., Contributions to the comparative myology of the Chimpanzee. *Boston Journ. of Nat. Hist.*, Vol. VII, p. 352—384.
- 132) 1890 WINDLE, B., The flexors of the digits of the hand. *Journ. of Anatom. and Physiol.*, Vol. XXIV (N. S. Vol. IV), p. 72—84.
- 133) 1900 — and PARSONS, F. G., On the morphology of the femoral head of the Biceps flex. cruris. *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. XXXIV (N. S. Vol. XIV), p. V—IX.
- 134) 1864 WOOD, JOHN, On some varieties in human myology. *Proceed. of the Roy. Soc. of London*, Vol. XIII, p. 299—303.
- 135) 1865 — Additional varieties in human myology. *Ibid.*, Vol. XIV, p. 379—392.
- 136) 1867 — Variations in human myology. *Ibid.*, Vol. XV, p. 229—244, 518—546.
- 137) 1868 — *Ibid.*, Vol. XVI, p. 483—525.
- 138) 1867 — On human muscular variations etc. *Journ. of Anat. and Physiol.*, Vol. I, p. 44—59.
- 139) 1847 WYMAN, JEFFRIES, A description of the external characters and habits of Troglodytes Gorilla by PH. S. SAVAGE and of the osteology of the same by —. *Journ. of the Nat. Hist. Boston*, Vol. V.
- 140) 1855 — Account of the dissection of a black Chimpanzee. *Proceed. of the Boston Soc. of Nat. Hist.*, Vol. V, p. 274, 275.

**Dr. W. Michaelsen**, Die stolidobranchiaten Ascidien der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit Tafel X—XIII. Einzelpreis: 13,— M., Vorzugspreis: 11,— M.  
**Dr. Emil von Marenzeller**, Steinkorallen. Mit 5 Tafeln. Einzelpreis: 16 M., Vorzugspreis: 12 M.

**Franz Ulrich**, Zur Kenntnis der Luftsäcke bei *Diomedea exulans* und *Diomedea fuliginosa*. Mit Tafel XIX—XXII. Einzelpreis: 9,— M., Vorzugspreis: 7,50 M.

**Ant. Reichenow**, Uebersicht der auf der deutschen Tiefsee-Expedition gesammelten Vögel. Mit 2 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 M.

**Bruno Jurich**, Die Stomatopoden der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 6 Tafeln. Preis: 13 M.

Bd. VIII, Lief. 1.

**Joh. Thiele**, Die Leptostraken. Mit 4 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 8 M. 50 Pf.

Bd. IX, Lief. I.

**Johannes Meisenheimer**, Pteropoda. Mit 27 Tafeln, 9 Karten und 35 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 120 M., Vorzugspreis: 100 M.

Bd. X, Lief. I u. II.

**Kapitän W. Sachse**, Das Wiederauffinden der Bouvet-Insel durch die deutsche Tiefsee-Expedition. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 18 M., Vorzugspreis: 16 M.

**F. Zirkel und R. Reinisch**, Petrographie. I. Untersuchung des vor Enderbyland gedrehten Gesteinsmaterials. Mit 1 Tafel und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 M., Vorzugspreis: 2 M. 50 Pf.

Bd. XI, Lief. I.

**Franz Eilhard Schulze**, Die Xenophyophoren, eine besondere Gruppe der Rhizopoden. Mit 8 Tafeln. Einzelpreis: 20 M., Vorzugspreis: 16 M. 50 Pf.

Bd. XII, Lief. I—III.

**Richard Goldschmidt**, Amphioxides. Mit 10 Tafeln und 9 Abbildungen. Einzelpreis: 30 M., Vorzugspreis: 25 M. 50 Pf.

**Dr. Günther Neumann**, Doliolum. Mit 15 Tafeln und 20 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 40 M., Vorzugspreis: 32 M., 50 Pf.

**Dr. C. Apstein**, Salpen der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 7 Tafeln und 15 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 18 M., Vorzugspreis: 14 Mark.

### Untersuchungen zur vergleichenden Muskellehre der Wirbeltiere.

Die *Museuli Serrati Postiei* der Säugetiere und ihre Phylogenese. Von Professor **Dr. F. Maurer**, o. Professor der Anatomie und Direktor der Anatomischen Anstalt in Jena. Mit 4 Tafeln und 28 Figuren im Text. Preis: 20 Mark.

### Ueber die Biologie in Jena während des 19. Jahrhunderts.

Vortrag gehalten in der Sitzung der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft am 17. Juni 1904. Von **Dr. Ernst Haeckel**, Prof. an der Universität in Jena. Preis: 50 Pf.

### Vererbung und Chromosomen.

Vortrag, gehalten am 27. Sept. 1905 in der Gesamtsitzung der beiden wissenschaftlichen Hauptgruppen der 77. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Meran von **Dr. Karl Heider**, Prof. der Zoologie in Innsbruck. Mit 40 teilweise farbigen Figuren im Text. Preis 1 Mark 50 Pf.

### Die Inlandstämme der Malayischen Halbinsel.

Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise durch die vereinigten Malayischen Staaten. Von **Dr. Rudolf Martin**, a. o. Professor der Anthropologie und Direktor des anthropologischen Institutes der Universität Zürich. Mit 137 Textabbildungen, 26 Tafeln und 1 Karte. Preis: 60 Mark.

### Die Wirbeltiere Europas

mit Berücksichtigung der Faunen von Vorderasien und Nordafrika. Analytisch bearbeitet von Prof. **Dr. Otto Schmiedeknecht**, Custos des F. Naturalienkabinetts in Rudolstadt. Preis: 10 Mark.

**Das Cerebellum der Säugetiere.** Eine vergleichend anatomische Untersuchung von Prof. Dr. **Louis Bolk** in Amsterdam. Mit 3 Tafeln und 183 Textfiguren. Preis: 15 Mark.

**Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Von Dr. **Julius**

**Kollmann**, o. ö. Professor der Anatomie an der Universität Basel. Erster Teil: Progenie, Blastogenie, Adnexa embryonis, Forma externa embryonum, Embryologia ossium, Embryologia musculorum. Mit 340 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte. Preis: 13 Mark, geb. 15 Mark. (Der 2. Teil gelangt etwa in 14 Tagen zur Ausgabe.)

**Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere.**

Ein Lehrbuch für Morphologen, Physiologen, praktische Aerzte und Studierende. Von Dr. **Ernst Schwalbe**, a. o. Professor der allgemeinen Pathologie und pathol. Anatomie an der Universität Heidelberg. I. Teil: **Allgemeine Missbildungslehre (Teratologie)**. Eine Einführung in das Studium der abnormen Entwicklung. Mit 1 Tafel und 165 Abbildungen im Text. Preis: 6 Mark. II. Teil: **Die Doppelbildungen**. Mit 2 Tafeln und 394 z. T. farbigen Textabbildungen. Preis: 11 Mark.

Bisher erschienen:

**Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.** In Ver-

bindung mit Dr. Bles-Glasgow, Dr. Boeke-Helder, Holland, Prof. Dr. B. Dean-Columbia University, New York, U. S. A., Prof. Dr. B. Henneberg-Giessen, Prof. Dr. Hubrecht-Utrecht, Prof. Dr. J. Graham Kerr-Glasgow, Dr. Kopsch-Berlin, Dr. Lubosch-Jena, Prof. Dr. P. Martin-Giessen, Dr. Nierstrass-Utrecht, Prof. Dr. C. S. Minot-Boston, U. S. A., Prof. Mitsukuri-Tokio, Prof. Dr. Nicolas-Nancy, Prof. Dr. Peter-Greifswald, Prof. Dr. Reichard-Ann Arbor, U. S. A., Dr. Sakurai-Freiburg i. Br., Semon-Prinz Ludwigshöhe bei München, Prof. Dr. Sobotta-Würzburg, Prof. Dr. Souflé-Toulouse, Prof. Dr. Tandler-Wien, Dr. Taylor-Boston, U. S. A., Prof. Dr. Tourneux-Toulouse, Dr. Voelker-Prag, Dr. Wetzel-Breslau, Prof. Whitman-Chicago, U. S. A., herausgegeben von Prof. Dr. **F. Keibel**, Freiburg i. Br.

I. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (*Sus scrofa domestica*). Herausgegeben von Prof. Dr. F. Keibel. 1897. Preis: 20 Mark.

II. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (*Gallus domesticus*). Herausgegeben von Prof. Dr. F. Keibel und cand. med. **Karl Abraham**. Mit 3 lithographischen Tafeln. 1900. Preis: 20 Mark.

III. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*. Herausgegeben von Prof. Dr. **Rieh. Semon**. Mit 3 Tafeln und 17 Figuren im Text. 1901. Preis: 9 Mark.

IV. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (*Lacerta agilis*). Von **Karl Peter** in Breslau. Mit 4 Tafeln und 14 Figuren im Text. 1904. Preis: 25 Mark.

V. Normal plates of the development of the rabbit (*Lepus cuniculus L.*). By **Charles S. Minot** and **Ewing Taylor**, Harvard Medical School Boston, Mass. With 3 plates and 21 figures in the text. 1905. Preis: 20 Mark.

VI. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehens (*Cervus capreolus*). Von Dr. **Tsunejiro Sakurai**, Fukuoka (Japan), z. Z. Freiburg i. Br. Mit einem Vorwort von Prof. Dr. F. Keibel. Mit 3 lithographischen Tafeln und 1 Figur im Text. 1906. Preis: 20 Mark.

**Die Säugetiere.** Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Von Dr. **Max Weber**, Professor der Zoologie in Amsterdam. Mit 567 Abbildungen. 1904. Preis: 20 Mark, geb. 22 Mark 50 Pf.

**Einführung in die vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.** Für Stu-

dierende bearbeitet von Dr. **Robert Wiedersheim**, o. ö. Professor der vergleichenden Anatomie, Direktor d. anatom. Instituts d. Univ. Freiburg i. Br. Mit 1 lithographischen Tafel und 334 Textabbildungen in 607 Einzeldarstellungen. Preis: 11 Mark, geb. 12 Mark 50 Pf.

6692

# JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER  
MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT  
ZU JENA

---

ZWEIUNDVIERZIGSTER BAND  
NEUE FOLGE, FÜNFUNDREISSIGSTER BAND  
ZWEITES HEFT

MIT 13 TAFELN UND 19 ABBILDUNGEN IM TEXT

---

Inhalt:

- DE ROOY, PETRONELLA JOHANNA, Die Entwicklung des Herzens, des Blutes und der grossen Gefässe bei *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL. Hierzu Tafel XIX—XXIV.
- REINHART, HUGO, Ueber den feineren Bau einiger Nephtyiden. (Aus dem Zoologischen Institute der Universität Breslau.) Hierzu Tafel XXV
- FUCHS, KARL, Die Topographie des Blutgefässsystems der Chätopoden. Hierzu Tafel XXVI—XXVIII und 11 Figuren im Text.
- KRUG, HERMANN, Beiträge zur Anatomie der Gattung *Iulus*. Hierzu Tafel XXIX—XXXI und 8 Figuren im Text.
- LINCK, G., Jahresbericht der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1905.
- STINTZING, RODERICH, Jahresbericht der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1906.

PREIS: 24 MARK



A JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1907

---

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung  
Ausgegeben am 15. Mai 1907

# Seltene Gelegenheit.

Die äusserst selten gewordenen sieben ersten Bände der **Jenaischen Zeitschrift f. Medicin u. Naturwissenschaften** (Leipzig 1864–73), die an den meisten Exemplaren der Zeitschrift fehlen, vollständig und gut erhalten, sind preiswert zu verkaufen. Näheres durch **Fr. Strobel, Antiq. Buchhandl., Jena.**

**Verlag von Gustav Fischer in Jena.**

**Die Tiefsee-Fische.** Bearbeitet von Prof. Dr. **August Brauer** in Berlin.

**I. Systematischer Teil.** Mit 16 Tafeln, 2 Karten und 176 Figuren im Text. Preis: 140 Mark (für Abnehmer des Gesamtwerkes „Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition“: 120 Mark). (Bildet zugleich Bd. XV, Lfg. 1 der „Wissenschaftlichen Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia 1898–99“, herausgegeben von Geheimrat Prof. Dr. Carl Chun, Leiter der Expedition.)

Durch die Expedition ist die Kenntnis namentlich der bathypelagischen Fische ausserordentlich erweitert worden. Von den 90 Gattungen und 206 Arten gehören zu ihnen 60 Gattungen und 151 Arten, und 14 Gattungen und 54 Arten sind neu. Aber nicht nur in quantitativer Hinsicht ist ein grosser Gewinn erzielt, sondern auch in qualitativer, indem neue biologisch ausserordentlich interessante und für allgemeine Fragen wichtige Formen gefangen wurden, die zu einer Fülle von neuen Fragen, die die Tiefsee bietet, führen. Einen nicht geringen Vorzug hat diese Bearbeitung vor früheren, nämlich den einer ganz vorzüglichen farbigen Abbildung der neuen und vieler schon bekannt gewesener Formen. Diesem wichtigen Teile der Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition, dem Werke von Brauer über die Tiefsee-Fische, werden viele ein Interesse entgegenbringen, die auf die Anschaffung des ganzen vielbändigen Unternehmens verzichten müssen.

**Die Blutsaugenden Dipteren.** Leitfaden zur allgemeinen Orientierung, mit besonderer Berücksichtigung der in den deutschen Kolonien lebenden Krankheitsüberträger. Von Dr. **Karl Grünberg**, Assistent am zoologischen Museum zu Berlin. Mit 127 Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark 50 Pf.

**Organische Zweckmässigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie.** Von Dr. **Paul Jensen**, Professor an der Universität Breslau. Mit 5 Figuren im Text. Preis: 5 Mark.

**Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java.** Von Dr. **W.**

**Detmer**, Prof. an der Universität Jena. Mit einer Tafel. Preis: 2 Mark 50 Pf., geb. 3 Mark 50 Pf.

**Inhalt:** 1. Ueber einige wirtschaftliche Verhältnisse Javas. 2. Das Produktionsvermögen der Pflanzen und klimatische Verhältnisse in Java und Mitteleuropa. 3. Einiges über den Boden Javas. 4. Der Reisanbau der Eingeborenen Javas. 5. Die Kultur des Teestrauches nebst Bemerkungen über die „Indigofrage“ in Java. 6. Die Kultur des Kakaobaumes auf Java. 7. Die Kultur des Fieberrindenbaumes auf Java. 8. Der botanische Garten zu Buitenzorg. 9. Vergleichende physiognomische Studien über brasilianische und javanische Urwälder. 10. Vergleichende Beobachtungen über Stärke- und Zuckerblätter tropischer sowie einheimischer Pflanzen. 11. Beobachtungen über Transpiration der Pflanzen in Java und Jena. 12. Kautschukgewinnung in Singapore.

# Die Entwicklung des Herzens, des Blutes und der grossen Gefässe bei *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL.

Von

**Petronella Johanna de Rooy** aus Amsterdam.

Hierzu Tafel XIX—XXIV.

## Einleitung.

Vorliegende Arbeit ist die dritte Fortsetzung einer Serie, die sich mit der Entwicklung des japanischen Riesensalamanders beschäftigt. Die vorhergehenden sind:

- 1) Erste entwicklungsstadien von *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL, von Dr. L. P. DE BUSSY;
- 2) Die kiembladvorming von *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL, von Dr. DAN. DE LANGE.

Erstgenannte Arbeit behandelt die ersten Furchungsstadien, die zweite die Keimblattbildung. Ueberdies sind noch einige kleinere Abhandlungen im Zoologischen Anzeiger erschienen:

- a) Zur Fortpflanzung von *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL, von Dr. C. KERBERT;
- b) Die ersten Entwicklungsstadien des *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL, von Dr. L. P. DE BUSSY. Letztere ist eine etwas verkürzte Uebersetzung der Arbeit No. 1.

Alle diese 4 Abhandlungen befassen sich mit der Beschreibung der Entwicklung desselben Geleges vom 19. September 1904 im Aquarium des Zoologischen Gartens in Amsterdam. Sie geben ein vollständiges Bild vom Laichen, von der Brutpflege des Männchens, von der Eifurchung und Bildung des Notoporus bei den Embryonen. Was die ältere Literatur anbetrifft, so verweise ich auf die genannten Mitteilungen, wo sie vollständig angegeben ist. Auch ist dort, besonders in No. 1 (p. 20—23) eine ausführliche Beschreibung der mikrotechnischen Methode zur Darstellung gelangt, so daß ich dies übergehen kann, um direkt zum

eigentlichen Thema zu kommen. Viele der Schnittserien, die auch zu meiner Abteilung gehören, fand ich schon fertig vor, nur die älteren habe ich selber anfertigen müssen.

Ich will anfangen mit der Beschreibung der aufeinander folgenden Stadien der Herzbildung, nachher die Entwicklung des Blutes und der Gefäße folgen lassen, um zu schließen mit der Vergleichung des Zustandes bei Urodelen, Anuren, Selachiern, Teleostiern.

Die Literatur über das Blutgefäßsystem ist sehr ausgedehnt, die Meinungen aber sind sehr geteilt und nicht immer deutlich ausgesprochen. Jedenfalls habe ich versucht, die Beschreibungen so genau wie möglich zu geben.

## A. Beschreibender Teil.

### I. Die Entwicklung des Herzens.

Zur Beschreibung der Herzentwicklung diene zunächst ein noch recht junges Stadium, bei welchem noch keine Spur eines Pericardiums oder eines Herzens sich vorfindet, es ist das Stadium X vom 7. Oktober. Der Embryo erhebt sich noch wenig über den Dotter, der Schwanz ragt noch gar nicht daraus vor, der Kopf ein wenig, derselbe ist fast rechtwinklig nach unten gebogen (Fig. 35). Auf einem etwas neben der Mediane getroffenen Längsschnitte sieht man folgendes (Fig. 1): Das Ektoderm ist zweischichtig und biegt um den Kopf aufwärts, dann wieder hinunter, der vorderen Grenze des Dotters entlang. Nach innen vom Ektoderm folgt im Kopfe die Gehirnblase, dann Mesoderm und nachher das Entoderm des Vorderdarmes. Dieses Darmentoderm geht allmählich in das Dotterentoderm über. Das Darmlumen zeigt eine ventrale Ausstülpung, aus der sich viel später die Leber entwickelt; die Leberanlage ist also sehr frühzeitig vorhanden. In der Bucht zwischen Kopf und Dotter liegen Ekto- und Entoderm ohne Zwischenraum nebeneinander, das Mesoderm ist noch nicht bis zu der Stelle jederseits ventralwärts vorgedrungen, wo später das Pericard entsteht. Ein solches ist daher noch nicht vorhanden.

Betrachten wir nun einen Längsschnitt aus Stadium Y, eines um 1 Tag älteren Tieres. In der äußeren Gestaltung ist nicht viel verändert, und der Kopf ist noch ebenso stark gekrümmt

(Fig. 36). Das Mesoderm ist etwas weiter ventral vorgewachsen und zeigt an seinen beiden freien Enden eine Höhlung zwischen seinen zwei Blättern, Splanchnopleura und Somatopleura. Diese Höhle entspricht der später einheitlich werdenden Pericardialhöhle, die sich also paarig anlegt in den ventralen Mesodermenden (Fig. 2). Bemerkenswert ist, daß wir es hier zu tun haben mit einem Falle, wo sich das Pericard angelegt hat, bevor noch eine Spur eines Herzens bemerkbar ist.

Dieser Zustand wird aber nicht lange anhalten, denn noch einen Tag weiter und die ersten Elemente der Herzanlage zeigen sich, also nur einen Tag nach dem Auftreten des Pericards. Der Embryo ist jetzt 20 Tage alt (9. Oktober). Auf einem Querschnitt etwas hinter der Mundeinstülpung sehen wir an der ventralen Seite die freien Enden der Seitenplatten. Ihre beiden Blätter, Somatopleura und Splanchnopleura, umschließen jederseits eine Höhle, die Pericardialhöhle; nach außen werden sie begrenzt vom Ektoderm, nach innen vom Entoderm. Dieses Entoderm zeigt nach vorn eine Ausbuchtung in der Mitte zwischen den Mesodermplatten, die bis an das Ektoderm heranreicht. Hier grenzen Ekto- und Entoderm also ohne Zwischenraum aneinander. Es ist diese Ausstülpung der später durchbrechende Mund.

Einige Schnitte kaudalwärts folgt wieder eine Verdickung des Entoderms, auch ventral gerichtet: die Anlage der Thyreoidea. Von vielen Autoren wird diese Verdickung mit der Entstehung des Herzens in Zusammenhang gebracht. Ich komme am Ende dieses Abschnittes auf diese Deutung noch zurück. Unmittelbar hinter der Thyreoideaausstülpung hat das Entoderm wieder seine gewöhnliche Dicke, und es bleibt ein Raum frei zwischen Entoderm, Ektoderm und den zwei Seitenplattenenden. Dieser Raum, die Herzgegend, ist aber nicht leer, es befindet sich darin eine Zellen- gruppe (Fig. 3, 6—7), die zusammengesetzt ist aus ziemlich großen, runden oder ovalen Elementen, jedes mit einem Kern und ausgefüllt mit Dotterblättchen. Die Zellen haben sich zu 2 oder 3 vereint in kleinere Häufchen.

Woher kommen nun diese Zellen? In Bezug auf die Herkunft kommen nur Entoderm und Mesoderm in Betracht. Die Zellen gleichen den naheliegenden Mesodermelementen außerordentlich; die Entodermzellen aber, die sich immerhin auch ganz in der Nähe vorfinden, sind sehr hoch-zylindrisch, echt epithelial angeordnet und zeigen ebenfalls einen Kern und eine ganze Menge Dotterplättchen. Sie bilden aber, sehr nahe aneinander gefügt,

eine scharfe, gerade verlaufende Kontur nach außen. Und das ist gerade ein Hauptunterschied gegenüber dem Mesoderm: der Rand der Splanchnopleura hat zahlreiche runde Vorwölbungen. Einige derselben sehen aus wie ausgestoßene Zellen, die noch dicht gegen ihren Mutterboden gedrängt liegen. Und hiermit sind wir zur Hauptsache gekommen:

Die Zellengruppe in der Mitte möchte ich auffassen als ausgeschiedene Splanchnopleurazellen, die sich später aneinander legen und das Endothelrohr des Herzens bilden.

Beweisende Kernspindeln habe ich in meinen Schnitten nicht nachweisen können, aber die ganz scharf ausgeprägte Gestalt der Zellen, die bisweilen noch halb im Mesoderm liegen, zeigt, daß sie zweifelsohne nicht von den epithelialen Entodermzellen herkommen können. Man braucht beide Zellarten nur zu vergleichen, um sofort den Unterschied zu bemerken. Dagegen sehen die beiderseits liegenden Mesodermzellen ganz genau so aus; es sind auch locker zusammengefügte, runde oder ovale Elemente.

Jetzt kommen wir zu der Frage: repräsentiert das isoliert liegende Zellenhäufchen wirklich das zukünftige Herz? Meiner Meinung nach kann man das unbedingt für sicher halten, denn die Zellengruppe liegt genau an derselben Stelle, wo später der Herzschlauch sich findet.

Die so oft beschriebenen fadenförmigen Fortsätze konnte ich niemals nachweisen an den freien Gefäßzellen; das Mesoderm ist in allen seinen Teilen völlig gleich, von einer abweichenden Beschaffenheit desjenigen Abschnittes, der die Gefäßzellen liefert, ist keine Rede.

Unmittelbar hinter der Zellengruppe folgt die Dottermasse.

Die Endothelzellen, wie wir sie jetzt nennen können, legen sich aneinander, umschließen hier und da eine Höhle und stellen dann das Endothelrohr des Herzens dar. Dieser Schlauch zeigt eine verhältnismäßig dicke Wand — denn die Zellen haben noch dieselbe runde Form — und ein sehr geringes, spaltförmiges Lumen (Fig. 12), so gering, daß es auf einigen Schnitten sogar nicht sichtbar ist. Nach außen ist das primitive Herz schon scharf abgegrenzt, und mir scheint, daß es nicht mehr durch einzelne Zellen mit seinem Mutterboden in Verbindung steht. Sein vorderes Ende läuft in 2 sehr kurze Röhren aus, die Anfänge der ventralen Stücke des ersten Aortenbogens. Diese umfassen die ventrale Darmausstülpung: die Thyreoidea (Fig. 9). Nach hinten läuft

es ebenfalls in zwei Zipfel aus: die ganz kurzen Anfänge der beiden *Venae omphalo-mesentericae* (Fig. 14).

Die zwei Pericardhöhlen sind inzwischen größer geworden, so daß ihre mediale Wand von beiden Seiten unter dem Herzen zusammenstößt und ein *Mesocardium anterius* bildet (Fig. 11—13). In Fig. 13 kann man sehr gut sehen, daß das Pericardium nichts anderes ist als der vordere Teil der allgemeinen Leibeshöhle, die entsteht durch Auseinanderweichen der zwei Mesodermblätter.

Das Herzrohr ist leer, es befinden sich noch keine Blutzellen darin. Letztere treten zuerst im nächstfolgenden Stadium auf (EE, 14. Okt.). Dann beginnen auch einige Veränderungen an dem Herzen selbst. Die Wand nämlich ist dünner geworden, weil die Zellen sich gestreckt haben und ein großes Lumen umgeben. Seine vorderen Enden, die ersten Aortenbogen, sind etwas gewachsen, ebenso die *Venae omphalo-mesentericae*. Letztere haben die Stelle erreicht, wo die ersten Blutzellen gebildet werden, und nur von diesem Zeitpunkte an kann man Blutzellen im Herzen finden; BRACHET (1898) hat schon speziell darauf hingewiesen. Die ersten Aortenbogen verbinden sich mit der dorsalen Aorta, so daß jetzt der erste Bogen in seiner ganzen Länge besteht. Auch vom zweiten und dritten bestehen die Anfänge.

Inzwischen wächst auch das Mittelstück des Herzens, und es fängt an sich zu krümmen. Von dieser Krümmung bekommt man ein gutes Bild in Stadium FF, 15. Okt. (Fig. 15—17). Das Tier ist horizontal geschnitten; Fig. 16 zeigt sehr deutlich die Krümmung nach rechts und die Länge der *Venae omphalo-mesentericae*.

Die beiden Wände des *Mesocardium anterius* verschmelzen vollkommen, es bricht in der Mitte durch, und so ist eine einheitliche Pericardialhöhle gebildet. Ein *Mesocardium posterius* besteht ebenfalls, es bricht auch durch, zuerst in seinem mittleren Stück, da das Herz sich zu krümmen anfängt, später in seinem vorderen und hinteren Teil. Die Herzwand besteht dann außer der Endothelhaut (*Endocard*) noch aus einem mesodermalen Ueberzug (*Myocard*).

Das Herz krümmt sich mehr und mehr, bildet auch in seinen verschiedenen Abteilungen eine verschiedene Dicke aus, so daß man eine gebogene Bulbus- und Ventrikelabteilung und ein seine ursprüngliche Lage beibehaltendes Atrium unterscheiden kann. Das Hinterstück des *Sinus venosus* nimmt jetzt zwei Gefäße auf: die *Vena omphalo-mesenterica* und den sehr weiten *Ductus Cuvieri*,

der sich nach hinten in den lakunären Abschnitt der hinteren Kardinalvene zwischen den Nierenkanälchen fortsetzt.

Der Ventrikel bildet mit dem Bulbus einerseits und dem Atrium anderseits einen scharfen Winkel, der Auricularkanal hat eine horizontale Richtung (Fig. 18). Nun wird aber die Kammer mit ihrem, dem Atrium angelagerten Teile nach unten umgeschlagen, so daß der Auricularkanal einen vertikalen Verlauf erhält. Diese Veränderungen geschehen auch hier genau so, wie HOCHSTETTER das im HERTWIGSchen Handbuch für die übrigen Amphibien beschreibt. Der Bulbus ist wieder frei geworden, dann folgt mit scharfer Knickung der ungefähr horizontal verlaufende Ventrikel, der übergeht in die weitere Vorkammer, auf welche der breit gestreckte Sinus venosus mit seinen zwei Zipfeln folgt.

Die Herzwand besteht immer noch aus den zwei Schichten: Endo- und Myocard, die zwischen sich einen Raum übrig lassen. Die Gestalt des Herzens ist nahezu die bleibende geworden, es erleidet keine großen Formveränderungen mehr. Die betreffenden Abschnitte dehnen sich noch etwas aus, so daß der vordere Teil des Bulbus wieder an das Atrium stößt. In den Truncus münden nun 4 Aortenbogen, wovon die 3 hinteren die Kiemenarterien sind. Auch die im Lumen flottierenden Blutkörperchen verändern ihre Gestalt, sie werden oval.

Was die Herzwand anbetrifft, so unterliegt sie noch einigen Veränderungen. Das Endocard lagert sich dem Myocard immer mehr an; bei der Kammer geschieht dies erst, nachdem die ersten Muskelbalken sichtbar sind (Stadium VV, 30. Okt.). Die Muskeln sind radial gegen das Innere des Ventrikelraumes gerichtet.

Die Vorkammer vergrößert sich nach der kranialen Seite stark, so daß der Bulbus an seiner ventralen Seite in eine Furche zu liegen kommt. Gegen den Sinus venosus hin ist das Atrium scharf abgegrenzt, ebenso gegen die Kammer — *Canalis auricularis*. Der Bulbus liegt mit seinem hinteren Ende der Kammer dicht an, so daß nur noch ein kleiner, dreieckiger Raum zwischen den drei Abteilungen sich vorfindet.

Atrio-ventricularklappen. Im Auricularkanal treten zwei Verdickungen auf an dem Endocard (Fig. 20). Es sind dies die zukünftigen Atrio-ventricularklappen.

Septum atriorum. Im inneren Atriumraume beginnt eine Zweiteilung. Das Endocard zieht sich als eine dünne Haut von der dorsalen bis zur ventralen Vorkammerwand; jetzt sind also

zwei Atriumhöhlräume gebildet (Fig. 19). Perforationsöffnungen im Septum konnte ich nicht wahrnehmen; wenn sie überhaupt hier auftreten, kommen sie spät zur Ausbildung.

Sinusklappen. Die einspringenden Herzwandfalten zwischen Vorkammer und Sinus venosus verdicken sich; aus diesen Endocardverdickungen gehen die Sinusklappen hervor (Fig. 21). Die Umbildung von der Verdickung in die Klappen habe ich weder bei diesen, noch bei den Atrio-ventricularklappen gesehen, denn dazu waren meine ältesten, geschnittenen Embryonen noch nicht weit genug in der Entwicklung fortgeschritten. Ich möchte diese Umbildung jedoch annehmen aus der Vergleichung mit anderen Amphibien, für welche HOCHSTETTER diesen Verlauf angibt.

Bulbuswülste. Im Innern des Bulbusraumes kommt es zuletzt auch zu Verdickungen; sie sind zum ersten Male wahrnehmbar beim Embryo h, 11. Nov. Fig. 22—24 zeigen sie auf Querschnitten. Im distalen Teile verdickt das Endocard sich an 4 Stellen nach außen, im proximalen hingegen nur an 3. Dazwischen ist eine Strecke, wo sich nur ein Wulst, ungefähr dreiteilig aussehend, befindet. Der mittlere größere Abschnitt des letzteren setzt sich proximal in einem der 3 Wülste fort, verschwindet dagegen distalwärts. Es sind seine beiden Seitenteile, die sich hier in 2 der 4 Wülste direkt fortsetzen. Eine Spiralfalte habe ich nicht aufgefunden; es könnte aber immerhin sein, daß diese bei einem älteren Embryo noch auftreten würde. Notwendig ist es aber nicht, denn es wird für Triton alpestris und Menobranchus angegeben, daß sie hier ganz fehlt (HOCHSTETTER, Handb. HERTWIG).

Vor dem Abschluß dieser Beschreibung der Herzbildung muß ich nun noch auf jene Entodermverdickung etwas näher eingehen, welche sich hinter der MundEinstülpung befindet und die, wie oben schon erwähnt, meist als im Zusammenhang mit der Herzanlage stehend betrachtet wird. Viele Autoren, RABL, BRACHET für Amphibien, RÜCKERT, HOFFMANN für Selachier u. a. haben das ventrale Darmdivertikel aufgefaßt als den Mutterboden des Herzendothels. Die Verdickung beginnt in kurzer Entfernung von der MundEinstülpung und stellt dann eine Rinne des Darmlumens dar. Kaudalwärts schnürt sich die Rinne ganz vom Darmepithel ab und es resultiert dann ein kurzer, etwas schräg nach hinten gerichteter Blindsack. Besser gesagt, kein eigentlicher Blindsack, denn das Lumen verschwindet sehr rasch, noch bevor die Abschnürung vollzogen ist, und die betreffende Organanlage ist dann eine solide

entodermale Zellenmasse, ringsum scharf unterscheidbar von dem anliegenden Gewebe, auch wegen der vielen Dotterplättchen.

Als ich dieses Gebilde zum ersten Male sah, mit der gleich hinterher folgenden Zellengruppe des zukünftigen Herzens, kam mir auch der Gedanke, daß diese Ausstülpung die betreffenden Zellen liefern sollte, ganz annehmbar vor. Nicht nur die Lage des Organs, sondern die ganze Umgebung macht durchaus den Eindruck, daß man hier im Herzgebiete angelangt ist, denn die vorderen Zipfel des Pericardiums umfassen die Anlage genau so, wie sie es später dem Herzen gegenüber tun. Aber beim genaueren Durchmustern der verschiedenen Schnittserien zeigte sich bald, daß die ventrale Darmausstülpung nichts mit der Herzbildung zu tun hat. Ueberall bleibt sie scharf konturiert und zeigt nirgends eine Lockerung ihrer Elemente. Auch am hinteren Ende kann man ganz bestimmt sagen, wo die Verdickung aufhört.

Zunächst fragte sich, was das rätselhafte Organ darstellte und es kam heraus, daß es die erste Anlage der Thyreoidea sei, die sich unpaar anlegt, sich als ein Bläschen abschnürt und nachher solide wird (MAURER, Handb. HERTWIG). Die Schilddrüsenanlage ist abgebildet in Fig. 5, 8—10.

Als diese Abhandlung in ihrem Entwurf schon fertig war, kam mir eine Arbeit in die Hände von Dr. KATI MARCINOWSKI, die für Bufo und Siredon ganz genau denselben Zustand der Thyreoidea-Anlage beschreibt, wie ich hier getan habe. Aber nicht nur in diesem Punkte, sondern auch in Bezug auf die Herkunft der Endothelzellen befanden wir uns in erfreulicher Uebereinstimmung. MARCINOWSKI beschreibt die Herzbildung bei den zwei genannten Amphibien als mesodermal. Auch hier sind es die zwei freien ventralen Mesoblastenden, welche die Zellen abgeben. Es besteht nur ein Unterschied, allerdings von untergeordneter Bedeutung: die Mesoblastlamellen berühren sich in der ventralen Mittellinie von der Gegend der späteren Vena omphalo-mesenterica an bis an das Hinterende. Bei Megalobatrachus ist dies in jenen jungen Stadien unmöglich, des großen Dottersackes wegen.

Zum Schlusse will ich noch bemerken, daß das primitive Herz unpaar in seiner ganzen Länge ist.

## II. Die Entstehung des Blutes.

In der Literatur finden sich viele Angaben über eine Blutinsel, eine eigentliche Insel besteht hier aber nicht.

Sehr kurz, nachdem das primitive Herz als einfacher Schlauch

vorhanden ist, treten die ersten Spuren einer beginnenden Blutbildung auf (Stadium CC, 12. Oktober). Das Mesoderm ist ungefähr bis zu halber Höhe um den Dottersack gewachsen und endet da mit freiem Rande. Dieser Rand fängt an sich zu verdicken, aber nicht gleichmäßig über seine ganze Länge, sondern diskontinuierlich. Zuerst verdicken sich Vorder- und Hinterstück, etwas später auch der mittlere Teil und so ist schließlich eine ringsum gehende Verdickung gebildet. Ventral von dieser Stelle liegt das Dotterentoderm wieder eng dem Ektoderm an.

Der verdickte Streifen zeigt auf Querschnitten eine linsenförmige Gestalt (Fig. 25 links). Dorsal ist er fest verbunden mit dem übrigen dünn bleibenden Mesoderm; eine Grenze zwischen beiden ist nicht zu sehen, beider Beschaffenheit ist völlig gleich. Medial buchtet er sich in das Dotterentoderm ein und lateral zieht das Ektoderm über ihn weg. Er ist immer, bei jeder Färbung, etwas heller als die Umgebung, besitzt sehr viele Kerne und feineres Dottermaterial, als in der Nähe gefunden wird. Darum ist er überall leicht wieder aufzufinden, wenn man ihn einmal gesehen hat. Zellgrenzen sind noch nicht wahrnehmbar.

Am vorderen Anfang beginnt er gerade hinter den Enden der dann noch sehr kurzen *Vena omphalo-mesenterica*, läuft beiderseits nach hinten und vereinigt sich dort, ungefähr in halber Höhe zwischen Schwanz und ventralem Dotterrand (Fig. 26). Die weiterwachsenden *Venae omphalo-mesentericae* stoßen dann beide an den Anfang der Blutinsel — wie wir das Gebilde doch nennen wollen, um einen sehr gebräuchlichen Namen beizubehalten. Dann kann man von einer Art *Sinus terminalis* sprechen, oder nach Analogie mit den Befunden von HOUSSAY beim Axolotl, von der *Vena subintestinalis*. Die Dotterdarmvene setzt sich unmittelbar in die Blutinsel fort, so daß ein ununterbrochenes Gefäß besteht, über die ganze Länge des Dotters verlaufend. Aeußerlich ist das Gefäß deutlich wahrzunehmen als ein ziemlich breites Band (Fig. 37).

Inzwischen sind Veränderungen in seinem Innern aufgetreten. Die erste ist das Sichtbarwerden von Zellgrenzen (Fig. 27), jede Zelle zeigt einen Kern und zahlreiche Dotterkörper; die Zellen liegen erst noch steif gegeneinander gepreßt. In dem Momente aber, da die Dotterdarmvenen den Anfang der Insel erreicht haben, können die ersten fertigen Blutzellen in dieselbe übertreten, und so haben die anderen mehr Raum. Ihre Aneinanderlagerung wird dann lockerer, bis in ganzer Länge die einzelnen Blut-

körperchen frei im Venenraume liegen. Es sind ausnahmslos sehr große, runde Elemente (Fig. 28), die sehr lange diese Gestalt beibehalten; beim Embryo TT, 28. Okt., beginnen sie erst oval zu werden und ihre Dotterkörner zu verlieren.

Wenn die Blutzellen so frei beisammen liegen, gleicht das Ganze einem gewöhnlichen Blutgefäße; aber es hat noch keine eigene Wand. Diese wird nachträglich gebildet von denjenigen Zellen, die am meisten peripher lagen. Sie platten sich ab, reihen sich aneinander und stellen eine dünne Endothelhaut dar. Nun werden auch keine neuen Blutkörperchen vom Mesoderm ausgebildet, sondern sie vermehren sich durch Teilung der eigenen Elemente. Blutzellen, die im Innern anstatt eines ruhenden Kernes die typische Kernspindel zeigen, sind nicht selten.

Das Mesoderm zieht sich als eine sehr dünne Haut zwischen Ekto- und Entoderm durch, wächst weiter, bis es schließlich das der anderen Seite medio-ventral erreicht.

Ueber der Subintestinalvene treten mehrere Gefäße auf, alle auf dem Dotter liegend, also echte Dottergefäße. Sie nehmen ihren Ursprung aus der genannten Vene, die an Umfang bedeutend zunimmt, dorsalwärts successive einzelne Stücke abschnürt und so gleichsam verschiedenen, übereinander liegenden Etagen von Gefäßen ihren Ursprung gibt.

Beim Embryo LL lagert sich das Hinterstück der Vena subintestinalis immer mehr ventral, bis sich die rechte und linke zu einem großen ventralen Gefäße vereinigen. Diese Abweichung habe ich nur ein paar Mal angetroffen und denke mir, daß dieser Teil der Blutinsel verspätet zur Anlage kam, also in einer Zeit, da die freien Mesodermenden sich schon ventral vereinigt hatten. Dieser Zustand stimmt wieder völlig mit dem bei Siredon überein (MARCINOWSKI). Hier scheint es aber Regel zu sein, daß das hintere Stück der Blutinsel unpaar auftritt. Ebenfalls bei Triton alpestris (BRACHET). Die Erklärung für dies abweichende Verhalten ist eben wieder die geringere Dottermenge bei den zwei letztgenannten Tieren und die damit in Zusammenhang stehende frühere Umwachsung von seiten des Mesoderms.

Auch ventralwärts werden Dottergefäße gebildet, so daß rings um den Dotter herum eine größere Anzahl Blutgefäße verlaufen. Das zuerst entstandene, die Vena subintestinalis, hat viel geringere Dimension bekommen, doch bleibt sie immer beiderseits noch zu erkennen bis zu ihrer hinteren Vereinigung.

Da das Mesoderm immer mehr um den Dottersack gewachsen ist und schließlich sich ventral vereinigt, so liegen alle Gefäße zwischen Dotter und Mesoderm. Frl. MARCINOWSKI beschreibt für *Siredon* um den Darm herum große Sinusse, genau so gelegen. Sie entstehen aus der Blutinsel und münden vorn in die Dotterdarmvene. Nur die Entstehungsweise ist etwas verschieden von derjenigen bei *Megalobatrachus*, indem bei *Siredon* die Dottersinusse als Lücken in der Blutinsel entstehen. Ich möchte aber eine Entstehung durch Abschnürung von Blutinselteilen annehmen, wie ich schon oben auseinandergesetzt habe.

Die Dottergefäße enden vorn in die *Vena subintestinalis*, hinten werden sie immer enger und hören frei auf. Sie stehen von Zeit zu Zeit miteinander in weit offener Kommunikation, so daß eigentlich der ganze Dotter von einem großen Blutsinus umgeben ist. Dies tritt besonders deutlich im ventralen Teile hervor, wo sich bisweilen zwischen Dotter und Mesoderm ein ziemlich großer Raum befindet, fast ganz gefüllt mit Blutkörperchen.

Jetzt ist auch die hintere Vereinigung der *Vena subintestinalis* nicht mehr deutlich, infolge der vielen Anastomosen.

### III. Die Entstehung der Gefäße.

#### a) Aorta.

Ebenso wie das Mesoderm ventral die zukünftigen Herzzellen liefert, findet auch dorsal vom Darm eine Ausscheidung von einzelnen Elementen statt. Betrachten wir einen Querschnitt aus der Mundgegend vom Embryo AA', 10. Okt., so sehen wir in der Mitte die Gehirnanlage (Fig. 29). Ventral von dieser folgt die Chorda, die noch nicht blasig-zellig ist, sondern aus ziemlich kleinen Zellen besteht, ganz gefüllt mit Dotterplättchen; darunter kommt der Darm. Rechts und links von der Chorda liegt das Mesoderm, das auch hier von sehr lockerer Beschaffenheit ist. Es umschließt kleine Höhlen und buchtet sich sowohl gegen außen als innen mit runden Vorwölbungen vor.

An der linken Seite sehen wir gerade eine Zelle in Teilung begriffen; die Spindel ist so gerichtet, daß die Tochterzelle zwischen Mesoderm und Chorda zu liegen kommt. In der unmittelbaren Nähe liegt noch eine, die schon sehr weit aus dem Mesoderm hervorragt. Dieses Bild wiederholt sich öfters in derselben Serie, einmal deutlicher rechts, dann wieder links. Das Entoderm hat

auch hier wieder eine scharfe Grenze, kommt also nicht für die Ausscheidung von Gefäßzellen in Betracht. Es ist auch in diesem Stadium teilweise noch beschäftigt mit der Abschnürung der Subchorda, die man auf einigen Schnitten noch ganz im Entoderm liegen sieht, auf anderen dagegen schon als einen gesonderten Abschnitt unten an der Chorda.

Die Subchordabildung tritt zum ersten Male auf im Stadium L, 9. Okt., und dann ist noch gar keine Rede von Aortazellen. Dieses betone ich entgegen der Annahme von HOFFMANN für Selachier: er spricht von einem „Aortadarm“, der median die Subchorda, lateral die beiden Aorten bilden würde.

Die Aorta wird vorn zuerst angelegt; der Embryo AA', den wir besprochen haben, zeigt im Rumpfe noch gar keine Andeutung von Zellenabscheidung. Die einzelnen Aortazellen legen sich aneinander unter Umschließung einer Höhle. Es geschieht dies unregelmäßig auf der ganzen Strecke, wo sich einzelne Zellen vorfinden; bald sieht man schon ein echtes Gefäß, von großen Zellen umgeben, einige Schnitte weiter nur Zellengruppen, bisweilen befindet sich gar nichts an der betreffenden Stelle.

Fig. 30 zeigt den Querschnitt eines Aortenstückes, wobei keine Kerne in der Wand getroffen sind, einen Schnitt mehr kaudalwärts treten 2 Kerne auf, nach 9 Schnitten ist dann nichts mehr von einem Gefäß zu sehen. Die Aortabildung scheint einen schnellen Verlauf zu nehmen, denn beim Embryo AA' war im Rumpfe keine Andeutung von Aortazellen, beim folgenden DD, der 3 Tage älter ist, hat sich im Vorderrumpf schon ein Gefäß gebildet. Die Entstehung dieses Teiles kann ich nicht angeben, weil ein Embryo des betreffenden Stadiums (BB) mir nicht zur Verfügung stand. Das nächstvorhandene Stadium CC aber ist sagittal geschnitten und dadurch für eine Untersuchung der fraglichen Verhältnisse nicht günstig. Doch kann man sich wohl eine Vorstellung davon machen, die Aorta wächst eben von vorn nach hinten, darum kommen die hinteren Schnitte eines älteren Embryos in Betracht. Hier zeigt sich, daß das Mesoderm beiderseits Zellen abscheidet (Fig. 31), die sich aber nicht zu zwei, sondern zu einem unpaaren Zellenhäufchen zusammenfügen. Dieses bildet durch Auseinanderweichen der Zellen ein Lumen. Im hintersten Stück sind noch gar keine Aortenzellen gebildet; sie werden allmählich bei älteren Embryonen ausgeschieden.

Eine der ganzen Länge nach doppelte Aorta besteht also nicht. Der hintere unpaare Teil wird auch wieder nicht auf ein-

mal in seinem ganzen Verlauf zum Gefäß. Man findet hier Stücke von mehreren Schnitten Länge, welche ein gut ausgebildetes Gefäß zwischen Subchorda und Darm zeigen; diese wechseln ab mit solchen, wo die Aorta ganz plattgedrückt erscheint, oder sogar die Subchorda wieder auf dem Darm zu liegen scheint, aber doch immer zwischen sich und dem Entoderm eine Zellenmasse läßt (Fig. 32).

Die Aorta erhält ein immer größer werdendes Lumen, und ihre Wandzellen werden langgestreckte, dünne Elemente. An ihrem ventralen Umfang habe ich einige Male ganz deutliche Seitenäste wahrnehmen können, die eine Strecke weit auf den Dotter verliefen. Wie diese entstehen und ob sie vielleicht ursprünglich segmental angeordnet sind, konnte ich nicht nachweisen. Es ist eben ungemein schwierig, in den jungen Stadien wirkliche Gefäße herauszufinden, weil die Dotterkörner, die öfters beim Schneiden von dem Messer eine Strecke weit mitgeführt werden, vieles verdecken. Später scheinen diese Seitenäste unpaar zu werden, denn in älteren Stadien konnte ich nur einen ventralen, in der Mitte verlaufenden Ast sehen. Derselbe geht bis an die Dottermembran, ist also ganz kurz.

Weiter treten seitlich noch Aeste aus, die zu den Vornierenglomeruli gehen. Auch bei diesen konnte ich keine bestimmte Anordnung wahrnehmen.

#### b) Aortenbogen.

Der vordere Herzteil, der Truncus arteriosus, teilt sich in zwei kurze Röhren, die beiden ersten Aortenbogen. Diese vergrößern sich rasch, biegen dorsal um und münden dort in die Aorta. Letztere setzt sich noch weiter kopfwärts fort bis ganz vorn hinter das Auge (Carotis interna).

Der erste Bogen wächst dorsalwärts aus bis an die Aorta, welche er erreicht im Stadium GG, 16. Okt. Die folgenden treten etwas später auf. Beim Embryo LL finden sich ein zweiter und dritter; der dorsale Teil derselben geht von der Aorta aus, ebenso wie der ventrale vom Truncus, bis in die Kieme, wo sie in einem sehr weiten Raum zusammentreffen. Der dorsale Schenkel des zweiten befindet sich etwas mehr kranial als der ventrale und tritt auch etwas früher auf, denn er besteht schon bis in die Kieme; der ventrale aber reicht vom Truncus aus nur eine kurze Strecke dorsalwärts.

Beim dritten besteht fast nur ein dorsales Stück, das ventrale ist verschwindend klein. In der dritten Kieme (Bahn für den vierten Bogen), die noch sehr wenig ausgebildet ist, ist auch noch kein dorsaler Schenkel vorhanden.

In Bezug auf diese Verhältnisse möchte ich mich MARSHALL und BLES anschließen; sie schreiben von *Rana temporaria* (p. 204): „In the visceral arches the efferent blood vessels are the first to appear. At  $4\frac{1}{2}$  mm these are the only vessels present in the hyoid and the third branchial arches.“

Es sei hier gleich bemerkt, daß diese beiden Untersucher für *Rana* 6 Visceralbogen angeben; der ursprünglich zweite, dem Hyoidbogen angehörende, ist allerdings sehr rudimentär und verschwindet bald. Diesen Bogen habe ich nicht nachweisen können, der zweite ist beim Riesensalamander der erste Branchialbogen. Die beiden Stücke legen sich also nicht gleichzeitig an; sie entstehen in folgender Weise:

Die Visceralbogen bestehen aus einer dotterreichen Innen- und einer dotterarmen Außenpartie. In letzterer sieht man zur Zeit der Gefäßanlage eine Stelle, wo die Zellen etwas weiter auseinander liegen. Zwischen sich lassen sie dann eine ziemlich scharf umschriebene Lücke, die öfters größere Dotterkörner am Rande zeigt. Dieser Hohlraum ist der Anfang des Gefäßes. Immer schließen sich weitere Lücken den älteren an und so wächst das Bogengefäß. Der Hohlraum wird schärfer umgrenzt, seine Wandzellen platten sich ab, dann besteht kein Zweifel mehr, daß es sich um ein Gefäß handelt.

Der Embryo PP, 24. Okt., hat 4 Aortenbogen, den ersten und die 3 Branchialbogen. Der erste verliert seine dorsale Verbindung, so daß er im Stadium TT nicht mehr als Bogen besteht. Sein weiteres Schicksal habe ich nicht näher untersucht.

Die Lungen bestehen in der Anlage vom 28. Okt. an; einen Pulmonalisbogen konnte ich bis 23. Nov. nicht nachweisen.

### c) Arteria carotis.

Die Carotis interna ist die Fortsetzung der Aorta dorsalis nach vorn, über die Mündung des ersten Bogens hinaus. Sie geht beiderseits von der Chorda nach vorn, gerade über die Darmwand, dann etwas ventralwärts bis zum Auge. Ihre Umgebung ist das Kopfmesenchym, das sehr lockere Beschaffenheit hat. Ebenso wie die Branchialbogen entsteht auch dieses Gefäß aus

Gewebelücken; beim Embryo EE, 14. Okt., besteht es in seiner ganzen Länge; im Stadium DD wird es eben angelegt, also zu gleicher Zeit mit der Aorta. Hier ist es noch sehr kurz, ganz vorn im Kopfe bestehen überhaupt keine Gefäße.

#### d) *Vena omphalo-mesenterica.*

Die Dotterdarmvenen werden zugleich mit dem Herzen angelegt. Sie sind nur das hintere, in zwei Stücke sich teilende Ende des Herzens. Der Teil der ausgeschiedenen Mesoblastzellen fügt sich zu den beiden Venen zusammen. Die Vereinigungsstelle schwillt später sehr breit an und bildet den Sinus venosus.

#### e) *Vena cardinalis anterior.*

Die vordere Kardinalvene tritt zuerst im mittleren Kopfteil auf (EE, 14. Okt.), wächst dann nach beiden Seiten hin aus, denn hinter den Augenbläschen bestehen zuerst nur Andeutungen eines Gefäßes; nach hinten hört sie frei auf in einiger Entfernung vom Ductus Cuvieri.

Das Mesoderm ist im Kopfe sehr locker zusammengesetzt, besteht aus vielen Zellenhäufchen, die unregelmäßige, ovale oder langgestreckte Hohlräume umschließen. Dieser Zustand verursacht wieder sehr viele Schwierigkeit beim Suchen nach Gefäßen. Auch können die großen Dotterkörner ganz den Gefäßraum verdecken.

Die erste Anlage ist diskontinuierlich, man sieht einige Schnitte lang einen der Hohlräume, der etwas schärfer umgrenzt ist, er bildet ein echtes Gefäß. Plötzlich ist es verschwunden und taucht dann wieder nach einigen Schnitten auf, genau in derselben Höhe, rechts und links in geringem Abstand vom Gehirn. Man kann sich hier keine andere Vorstellung von der Gefäßentstehung machen als diejenige, daß die Lücken im Mesenchym das Gefäßlumen darstellen, die nächstliegenden Mesodermzellen die Wand bilden.

Fig. 33 stellt einen Teil des linken Mesodermabschnittes dar; man sieht 2—3 Höhlen, die jede für sich als ein Gefäß aufgefaßt werden können. Bei der successiven Durchmusterung der Schnitte aber geht nur die eine in die *Vena cardinalis anterior* über, die anderen bleiben nur kurze Lücken und verschwinden wieder. Einige Schnitte kopfwärts ist auch diese eine Höhle nicht mehr konstant, und es treten wieder ganz neue auf.

Die zuerst zum echten Gefäß gewordene Lücke wächst nach beiden Seiten hin aus, verbindet sich mit den kleinen, einzeln

schon bestehenden Gefäßstückchen und wird so zu einer langen, durch den ganzen Kopf laufenden Gefäßbahn. Hinten trifft die vordere Kardinalvene schließlich auf den Ductus Cuvieri. Zugleich wendet sie sich in diesem Teil ihres Verlaufes etwas ventral- und seitwärts und kreuzt die Kopfaorta.

Schon frühzeitig sendet die vordere Kardinalvene kleine, dorsale Seitenzweiglein aus, die, schräg dorsal laufend, umbiegen und etwas höher als die Kardinalvene selbst eine Strecke dem Gehirn entlang verlaufen.

Etwas später tritt sehr seitlich noch ein Gefäß auf, das vorn im Kopfe beginnt, dann seitlich neben der Aorta hergeht, stärker als die Kardinalvene wird, um sich dann hinten mit letzteren zu verbinden in der Gegend, wo diese ventralwärts umbiegt zum Ductus Cuvieri. Die Entstehung dieses Gefäßes habe ich nicht untersucht; ich halte es für identisch mit der Vena capitis lateralis (HOCHSTETTER).

#### f) Vena cardinalis posterior.

Sie tritt zuerst auf im Stadium GG, 16. Okt., wo sie zu treffen ist auf ungefähr 10 Schnitten vom Ductus Cuvieri aus kaudalwärts. In die Vorniere tritt sie noch nicht ein. Ihr Ende ist nur eine Lücke im umgebenden Gewebe, ohne eigene Wand. Daß man es doch noch mit der Vene zu tun hat, folgt daraus, daß beim Rückwärtsdurchsehen der Schnitte diese Lücke ohne Unterbrechung bis in den Ductus Cuvieri reicht, der dann schon eine starke Gefäßbahn mit deutlicher Wand darstellt.

Was nun die Entstehung der hinteren Cardinalis anbetrifft, so kann ich mir wieder nichts anderes denken als eine Aneinanderreihung von Lücken im betreffenden Bindegewebe unter und etwas vor der Nierengegend. Nirgends ist von einer Ausscheidung von Zellen etwas zu bemerken, ebensowenig von freien Wanderzellen.

Das Wachstum findet von vorn nach hinten statt, denn erst folgt ein Stadium, da die Cardinalis in die Lakunen zwischen den Nierenkanälchen eingedrungen ist, aber noch nicht weiter kaudalwärts, und erst nachher ist sie auch in den hinteren Partien des Rumpfes wahrzunehmen. Sie folgt dem primären Nierengang in seinem Verlauf nach hinten, indem sie diesen an seiner lateralen Seite umscheidet. Hinten findet unter dem Darm eine Vereinigung der rechten und linken Cardinalis statt, dann teilt sie sich wieder an der Kloakalstelle, um sich nach der Verbindung

von Entoderm mit Ektoderm wieder zu vereinigen. Der Darm setzt sich an der Kloake vorbei noch als Schwanzdarm fort, wird in seinem dorsalen Teile von der Aorta und im ventralen von der erweiterten Kaudalvene umgeben, so daß er wie in einen Blut-sinus zu liegen kommt. Aorta und Caudalis gehen dann weiter im Schwanz übereinander her bis zum Hinterende.

Ziemlich vorn, in der Gegend der Vorniere, gibt die Kardinalvene einen dorsalen Ast ab, der in die Vena lateralis mündet. Dieser Ast ist sehr weit, denn ich habe ihn einmal bis über 10 Schnitte ( $7\frac{1}{2} \mu$ ) verfolgen können.

#### g) Ductus Cuvieri.

Die Entstehung ist sehr schwer herauszufinden. Von einem sklerotomalen Ursprung im Sinne MARCINOWSKIS ist keine Rede, denn das Mesoderm zeigt da keine unregelmäßige Grenze und scheidet keine Zellketten ab. Da er weiter bei seinem ersten Bestehen bei weitem nicht so hoch dorsal reicht wie später, so glaube ich, daß eine Abstammung von dem Teil des Mesoderms ausgeschlossen ist, und komme wieder auf den jetzt schon oft beschriebenen Bildungsmodus zurück: aneinander gefügte Lücken im Bindegewebe.

Die vordere Kardinalvene wächst, bis sie den Ductus Cuvieri erreicht, die hintere nimmt hier ihren Ausgangspunkt.

#### h) Vena jugularis inferior.

Embryo TT hat in der ventralen Kopfwand noch eine paarige Vene, die vorn anfängt in der Unterkiefergegend, der Thyreoidea entlang, dann neben dem Herzen bis zum Ductus Cuvieri geht, in den sie mündet. Das Gefäß ist von hier ab in jeder folgenden Serie deutlich wiederzufinden, es vergrößert sich auch.

#### i) Vena lateralis.

Die Lateralvene liegt in der Bucht, welche das langgestreckte Myotom macht, auf der Höhe der Chorda. Sie fängt an in der Vornierengegend und geht bis zu der Kloake. Vorn hat sie eine ziemlich weite Verbindung mit der hinteren Kardinalvene und scheint in dieselbe zu münden, obwohl die Vene selber dann noch einige Schnitte kranialwärts zu verfolgen ist. Sie hat intersegmentale dorsale Seitenäste, die besonders auf Längsschnitten gut zu sehen sind. Weiter kommen viele ventrale Zweige vor,

die eine kurze Strecke schräg nach außen gehen, dicht unter dem Ektoderm und dann plötzlich aufhören. Sie haben ebenfalls eine segmentale Anordnung; was ihr Ziel ist, kann ich nicht sicher angeben, vielleicht führen sie nur das Blut von der Leibeswand zurück.

Das erste Auftreten der Lateralvene ist beim Embryo PP zu sehen (24. Okt., also 35 Tage alt). Dies ist ziemlich spät, während HOCHSTETTER für Urodelen angibt, daß sie frühzeitig erscheint.

Für die beiden letzten Gefäße möchte ich wiederum eine Entstehung im unliegenden Bindegewebe annehmen.

Hiermit will ich die Betrachtung über die Gefäße abschließen, nicht weil sie vollständig ist, sondern weil es bei der Entstehung immer auf dasselbe hinauskommt. Die übrigen Gefäße werden sich doch wohl hierin gleich verhalten.

Die Blutgefäße werden also im Mesoderm angelegt. Für die Aorta und die Vena cardinalis anterior ist die Entstehung eine lokalisierte, nämlich in dem mesenchymatösen Mesoderm, das die Chorda umgibt und zwischen Ursegment und Seitenplatte liegt. Dies würde übereinstimmen mit den sklerotomalen Gefäßen MARCINOWSKIS. Die übrigen haben keine lokalisierte Bildungsstätte, sie entstehen in loco aus dem Bindegewebe.

Die Aorta weicht dann noch dadurch ab, daß sie sich bildet aus einzeln abgeschiedenen Zellen, die sich zusammenfügen, die anderen Gefäße dagegen bilden sich aus schon vorher bestehenden Lücken. Die Ursache davon möchte wohl sein, daß mehr Raum für die Aortaanlage frei ist, während die übrigen Gefäße rundum schon festes Gewebe vorfinden.

Endlich will ich noch darauf hinweisen, daß ich niemals freie Wanderzellen gefunden habe, die in irgend welcher Weise zu der Gefäßbildung etwas beitragen.

Die Untersuchungen beziehen sich auf die Embryonen vom 7. Oktober bis zum 23. November. Das Ausschlüpfen derselben erfolgte vom 10.—26. November.

### Zusammenfassung.

1) Das Pericardium ist einen Tag vor der Herzentwicklung gebildet, als eine Höhle zwischen Splanchnopleura und Somatopleura.

2) Das Herzendothel wird bei einem Embryo von 20 Tagen

angelegt als eine Gruppe von Zellen, die von dem Mesoderm, und zwar der Splanchnopleura, ausgeschieden werden.

3) Die ventrale Entodermausstülpung, die öfters als der Mutterboden des Herzendothels betrachtet wurde, ist die Anlage der Thyreoidea.

4) Die einzelnen Herzzellen fügen sich aneinander, um den primitiven Herzschlauch zu bilden.

5) Vorn geht das Herz in die ersten Aortenbogen über, hinten in die Venae omphalo-mesentericae.

6) Das Blut wird gebildet in dem freien, ventralwärts wachsenden Mesodermrand, der sich zu dem Zweck verdickt.

7) Zellwände bilden sich darin aus und grenzen die einzelnen, großen, runden Blutkörperchen voneinander ab. Jedes besitzt einen Kern und viele Dotterplättchen.

8) Wenn die Vena omphalo-mesenterica in Verbindung mit der Blutinsel getreten ist, sieht man Blutzellen im Herzen, nicht eher.

9) Die Blutinsel erstreckt sich jederseits über den ganzen Dotter; hinten vereinigen sich die rechte und linke (Vena subintestinalis).

10) Letztere läßt durch Abschnürung mehrere Dottergefäße entstehen, die anastomosieren.

11) Alle Gefäße, ausgenommen die Aorta, entstehen als Lücken im Mesoderm, das mesenchymatös ist. Die umgebenden Zellen werden zu den Wandzellen.

12) Die Aorta entsteht aus einzeln ausgeschiedenen Mesodermzellen.

13) Vorn legen diese sich (rechts und links) zu zwei Gefäßen, hinten zu einem medianen, unter der Subchorda liegenden Gefäß aneinander.

14) Das Vorderstück besteht früher als die Rumpfaorta.

## B. Vergleichender Teil.

Es gibt eine sehr ausgedehnte Literatur über die Herz- und Gefäßentwicklung, so daß es nicht möglich ist, alle Arbeiten in Betracht zu ziehen. Ich will mich nur begnügen mit der Besprechung der bedeutendsten. Ferner verweise ich hier noch auf die Literaturübersicht.

### Amblystoma.

HOUSSAY hat mehrere Untersuchungen über Axolotl publiziert; in einer derselben beschreibt er die Entstehung des Gefäßsystems (1893).

Er ist ein großer Anhänger der Theorie der segmental angelegten Organe und er geht so weit, daß er das ganze Gefäßsystem auch darunter einreihet. Die Segmentierung tritt allerdings bei einigen Organen deutlicher, bei anderen undeutlicher auf; zu den letzteren gehört das Gefäßsystem. Die Segmentierung tritt hier nämlich schon zu einer Zeit auf, da das Gewebe noch nicht zum speziellen Organ differenziert ist. Bei dem zwei-blättrigen Embryo beginnt das Entoderm ein axiales und zwei Seitenstücke abzuscheiden, es sind dies:

1) die Chorda und der Mesoblast. Einige Zeit nachher fängt derselbe Prozeß wieder an, dann werden ausgeschieden:

2) die Subchorda und der Parablast. Zum dritten Male kommt es nur zur Abscheidung zweier seitlicher Stücke:

3) der Metablast. Dies alles ist metamer. Der axiale Teil nimmt ab von 1 bis 3: die Chorda ist gut entwickelt, die Subchorda viel weniger und im dritten Teil besteht kein axiales Stück mehr.

HOUSSAYS Parablast ist also durchaus verschieden vom Hischen Parablast. Er fängt an aufzutreten als Ausstülpungen des Entoderms gerade gegenüber dem Mesoblast, der noch nicht weiter differenziert ist. Die Metamerie des Parablastes ist unabhängig vom Mesoblast, denn er wäre sonst intermetamer. Die zwei Bildungen unterscheiden sich dadurch voneinander, daß der Mesoblast nach der Abscheidung, der Parablast vor der Abscheidung aus dem Entoderm segmentiert erscheint.

Bei der Chorda hat er nie eine Segmentation beobachtet, dagegen bei der Subchorda eine deutliche. Diese Segmentierung ist vorhanden vom Beginn des Auftretens der Subchorda an und während der ganzen Dauer ihres Bestehens. Letzteres ist bei Megalobatrachus nicht der Fall, die Subchorda zeigt in ihrer Jugend wohl eine abwechselnde Höhe; ob das segmental wäre, habe ich nicht näher untersucht. Wäre es wohl der Fall, so dauert jener Zustand doch nur sehr kurz, denn etwas später zeigt es sich am deutlichsten auf Längsschnitten, daß die Subchorda ein gerade verlaufender, unten an die Chorda hinreichender Strang ist.

Und jetzt die Beziehungen zum Gefäßsystem. Der Parablast ist der Mutterboden, und da er metamer ist, so kommen alle Ge-

fäße metamer zur Anlage. In jedem Segmente, Angiotome, hat man ein Stück von:

- a) der Subintestinalvene,
- b) einem P. MAYRSchen Gefäße (= im Kopf einer Kiemenarterie),
- c) der Aorta + Cardinalis,

d) einem Kontakte des Parablastes mit dem Ektoderm. Die verschiedenen Stücke verbinden sich später miteinander und dann wird das System ein Ganzes. Die Kontakte mit dem Ektoderm liefern so ein laterales Gefäß.

Die Vena subintestinalis besteht aber nie aus gesonderten segmentalen Teilen; die Metamerie kommt hier nur zum Ausdruck in einer segmentalen Anschwellung. Im vorigen Teil habe ich schon darauf hingewiesen, daß die Subintestinalvene HOUSSAYS in der Lage ganz übereinstimmt mit der Blutinselanlage bei *Megalobatrachus*. Die beigegefügtten Zeichnungen machen auch denselben Eindruck. Nur gibt es einen Punkt der Verschiedenheit. HOUSSAY hat nie eine Verbindung der Subintestinalvene mit dem Mesoderm wahrgenommen, weil dieses noch nicht so weit ventral vorgedrungen war. Auch sagt er nichts über das kaudale Ende der Vene. Er vermutet, daß die seitlichen Zellengruppen aus dem Entoderm stammen, auch darum, weil sie den Dotterdarm an der Stelle einbuchten. Es wären also veränderte Entodermzellen. Die Blutzellen entstehen ausschließlich in diesen beiden Venen.

Ich bin der Meinung, daß seine Vena subintestinalis genau dasselbe Gebilde ist wie meine Blutinsel, nur hat er den verbindenden Mesodermstrang nicht gesehen, vielleicht weil er so dünn war oder schon früher seine Verbindung mit der Insel verliert als bei dem Riesensalamander.

Er erklärt weiter die Tatsache, daß die Subintestinalvene nie aus gesonderten Stücken besteht, so, daß der Embryo gekrümmt und kürzer an seiner Bauchseite als an der Rückenseite ist.

Das Herz wäre nur eine Fortsetzung der ventralen Venen, entodermalen Ursprunges und paarig. Von den Gefäßen sind Aorta und Cardinalis in einer Anlage vorhanden, die sich später durch eine Einschnürung in die beiden Gefäße teilt. Die Annahme, daß Aorta und Cardinalis sich zusammen anlegen, ist mehrmals von anderen Autoren noch erwähnt worden. Es ist mir nicht ganz klar, wie das möglich wäre, denn ich habe sie von Anfang an ziemlich weit voneinander entfernt angetroffen.

Mit seiner Auffassung von der segmentalen Anlage ist wohl keiner einverstanden.

Die wichtigste Arbeit ist wohl die vor kurzem erschienene von KATI MARCINOWSKI (1906). Im ersten Teil habe ich schon auf ihre große Bedeutung hingewiesen; wir sind nämlich ganz unabhängig voneinander zu fast genau denselben Resultaten gekommen.

Sie weist ebenfalls darauf hin, daß die früheren Autoren immer irrtümlich die Anlage der Thyreoidea für die Herzanlage gehalten haben. Bei *Siredon* hat sie keine ventrale Darmrinne finden können in der Schilddrüsenanlage, wie BRACIET (s. w. u.).

Einige Verschiedenheiten muß ich doch noch nennen. Das Mesoderm schließt sich ventral in der Mittellinie schon zusammen, während der Zellenausscheidung, die dann als lateral gerichtetes Austreten vor sich geht. Das ist beim Riesensalamander nicht der Fall, die ventralen Mesoblastenden sind hier ziemlich weit voneinander entfernt. In der Lebergegend weichen bei *Siredon* dann die beiden Teile wieder auseinander.

Das Pericardium entsteht später als die Endothelzellen; bei *Megalobatrachus* schon einen Tag vor der Endocardanlage. Die Herzzellen, welche sich schon aneinander gelagert haben, sind bei letzterem auch völlig frei von ihrem Mutterboden.

Es heißt weiter: die Zellen für die Dotterdarmvenen wandern dorsalwärts, weil die Venen hinten dorso-lateral auf der Darmwand liegen; von einer Wanderung habe ich nie etwas finden können, die Venen bleiben an ihrem ursprünglichen Platz liegen, nur sind sie hinten relativ mehr dorsal, weil der Dottersack sich hier ventral stärker ausbuchtet.

In Bezug auf ihre Entstehung können die Gefäße in drei Gruppen eingeteilt werden. Es kommen dabei in Betracht: Wanderzellen, sklerotomale und bindegewebige Gefäßzellen. Die erste Gruppe ist wenig vertreten, zu der zweiten zählt sie die Aorta, die Vornierengefäße, die Vena jugularis und die *Cardinalis posterior*. Die bindegewebige Gruppe umfaßt die peripheren Gefäße, wie *Arteria carotis*, die visceralen Gefäße. Die beiden letzten Gruppen weichen nur dadurch voneinander ab, daß die erste aus einem bestimmten Bezirk des Mesoderms ihren Ursprung nimmt: dem zukünftigen Sklerotom, während der letztgenannte Entstehungsmodus an keine bestimmte Stelle des Bindegewebes geknüpft ist.

Die Blutentstehung ist der vom Riesensalamander gleich, sie weicht in einem Punkt aber ab, nämlich in Bezug auf die unpaare, hintere Blutinsel. Sie gibt weiter noch an, einige Blut-

zellen, schon ganz wie fertig gebildete aussehend, mitten im Bindegewebe angetroffen zu haben. Was sie dort zu tun haben, ist ihr nicht klar, vielleicht werden sie im Bindegewebe einfach eingeschlossen<sup>1)</sup>. Ich habe nie dergleichen freie Blutzellen außerhalb der Gefäßbahn bemerkt.

Die Blutinsel verzweigt sich nicht, wie sie es angibt für *Siredon*.

### **Salamandra.**

RABL und SCHWINK haben viele Untersuchungen an Salamandra angestellt. In seiner ersten Arbeit (1887) finden wir bei RABL die Angabe, das Herzendothel sei entodermaler Herkunft. Er stützt seine Theorie darauf, daß er vorn im ventralen Darmbezirk eine deutliche solide Ausstülpung gefunden hat, von der er vermutet, daß sie das Endocard darstellt. Ich brauche an diesem Orte nicht näher auf die irrtümliche Auffassung einzugehen, sondern verweise auf den ersten Teil (Thyreoidea).

In seinem zweiten Werke (1889) ist er auch anderer Meinung; er nennt den ventralen Entodermwulst dann schon die Anlage der Schilddrüse, gegen welche sich die Endothelzellen sehr nahe anlegen. Woher diese aber stammen, kann er auch dann noch nicht mit Bestimmtheit sagen. Sie bilden zuerst einen unregelmäßigen Zellenhaufen, in demselben treten Höhlen auf, die miteinander verschmelzen.

Dies scheint mir nicht der Fall zu sein, die einzelnen Zellen bilden, wie gesagt, durch Aneinanderlagerung die einheitliche Herzhöhle.

Beiläufig sei erwähnt, daß er auch eine metamere Anlage der Subchorda gefunden hat.

Für die Gefäßentwicklung stellt er den Satz auf: Endothel entsteht nur aus Endothel, also kein unabhängiges Auftreten der verschiedenen Gefäße.

SCHWINKS Arbeit ist von 1891. Er ist auch Anhänger der entodermalen Endocardabstammung, aber mehr aus theoretischen Gründen als gestützt auf gute Untersuchungen. Die Zellen werden gesondert vom Dotterentoblast ausgeschieden, der einen welligen Umriß hat. Das Mesoderm dagegen verläuft völlig glatt. Diese Auffassung ist also ganz der meinigen entgegengesetzt. Er teilt

---

1) Vielleicht hat das Messer sie während des Schneidens dorthin geführt?

mit, daß er keine Kernspindel im Mesoblast habe finden können, ausgenommen zweimal. Beim Entoderm fand er gar keine Spindel. Das erste scheint mir aber ein deutlicher Beweis für die mesodermale Herkunft, ebenso wie auch die Mitteilung, daß die Endothelzellen meistens weit vom Endoblast liegen und bisweilen sehr fest an dem Mesoblast.

Der Ort der Entstehung ist etwas weiter kaudalwärts gelegen als später das Herz. Die Zellen wandern darum nach vorn. Ich glaube genügend gezeigt zu haben, daß die ersten Endothelzellen schon in der Gegend auftreten, wo das Herz später auch liegt.

Die Blutentwicklung findet statt gerade hinter dem Herzen. Der Dotterentoblast hat neben der Mediane zwei Stellen, wo sich eine Masse Kerne anhäufen, die zwei Blutinseln. Nach hinten gehen sie in eine Mediane über; eine Endothelwand besteht noch nicht. Warum er hier bestimmt eine entodermale Herkunft annimmt, ist mir durchaus unbegreiflich, denn er fügt selber hinzu: die Insel hat bisweilen eine Kontur gegen den Entoblast, und die Grenze gegen den Mesoblast ist speziell bei dem medialen Teil sehr undeutlich.

#### Triton.

RABL und SCHWINK kommen für Triton zu denselben Resultaten wie für Salamandra. Die beste Arbeit über die Herzentwicklung bei Triton ist aber ohne Zweifel die von BRACHET (1898). Er schließt sich fast ganz RABL an in Bezug auf die Entstehung von Endothelzellen aus einer ventralen Darmausstülpung. Er beschreibt zuerst, wie die Ausstülpung aussieht, wie lang sie ist, und sagt dann: „La suite du développement nous montrera qu'aux dépens de cette saillie hypoblastique pleine se formera l'endothélium endocardiaque. On doit la considérer comme constituant la toute première ébauche du cœur.“ Es besteht kein Zweifel darüber, daß BRACHET hier die Thyreoidanlage beschrieben hat als einen Teil des Herzens. Seine Beschreibung, sowie seine Zeichnungen machen das jedermann deutlich. Er hat aber nicht wie RABL zuvor eine medio-ventrale Rinne in der Darmwand gesehen. Darum schreibt er ihre Entstehung auch nicht einer Invagination des Entoderms zu, die mechanisch unmöglich sein würde, sondern läßt sie entstehen „... dans une région déterminée, la région cardiaque, un cordon cellulaire plein tend à s'isoler de l'hypoblaste et à en devenir indépendant“. Der Zellenwulst macht sich dann wirklich kaudalwärts frei, um sich aber

noch weiter nach hinten von neuem mit dem Entoderm zu verbinden, welches die kraniale Grenze des Leberdivertikels bildet. Was mit der zweiten entodermalen Verbindung gemeint ist, kann ich nicht begreifen; dergleichen habe ich hinter der Herzanlage nicht gefunden, und es befindet sich an ihrem kaudalen Ende ein ziemlich großer Abstand zwischen ihr und dem Entoderm.

BRACHET beschreibt von dem Punkte, wo „l'ébauche cardiaque“ wieder kaudal ins Darmentoderm aufgenommen wird, die verschiedene Größe der Zellen des Entoderms und Mesoderms. Letzteres hat in seiner Splanchnopleura viele Vorsprünge, die er einer Faltung zuschreibt. Betrachtet man seine Fig. 27, so sieht man die großen cylindrischen, epithelialen Entodermzellen, die kleineren runden Mesodermzellen und die zwischenliegende Zellengruppe, die er das Herz nennt. Diese stimmt in Zellengröße vollkommen mit dem Mesoderm überein. Ich möchte diese Zellengruppe auch für das zukünftige Herz halten, glaube dann aber nicht:

- 1) daß sie entodermaler Herkunft sei,
- 2) daß sie kranial direkt in Verbindung steht mit der ventralen Entodermverdickung (Thyreoidea),
- 3) daß sie hinten wieder vollkommen in den Darm aufgenommen wird.

Es kommt dann noch eine Verschiedenheit dazu, nämlich daß die Herzhöhle entsteht, als ob eine Flüssigkeit die Zellen auseinanderdränge. Bei *Megalobatrachus* habe ich keine so kompakte Zellengruppe gefunden, sondern es bleiben mehrere kleinere isolierte Häufchen bestehen, die sich aneinander lagern und das Endothelrohr bilden.

In der Frage der Blutbildung ist BRACHET in Uebereinstimmung mit SCHWINK und HOUSSAY (s. oben). Er hat auch beiderseits im Entoderm kaudal von der Leberausstülpung eine Stelle gesehen, wo sich viele Kerne vorfinden. Der vordere paarige Teil geht über in einen medianen unpaaren, der ungefähr 10 Schnitte vor dem Anus endet. Das Mesoderm findet sich dort noch nicht als zusammenhängende Schicht zwischen Ekto- und Entoderm, es besteht nur aus einzelnen zerstreuten Zellen.

Oben habe ich schon bemerkt, daß ich es für sehr wahrscheinlich halte, daß sowohl HOUSSAY als auch BRACHET eine Verbindung mit dem Mesoderm übersehen haben, denn BRACHET hält es auch für sicher, daß die Blutinselzellen in loco durch Zellteilung aus Entodermzellen entstehen. Wenn sich eine Wand gebildet hat,

sieht das Ganze wie ein Gefäß aus und ist das auch wirklich, wenn die Dotterdarmvenen den Anfang der Insel erreicht haben. Genau dasselbe bei *Megalobatrachus*. Dann treten die Blutkörperchen in die Gefäße über, durch das Herz in die Aorta u. a.

### Rana.

SCHWINK, MARSHALL und BLES, BRACHET, SALENSKY und BLASCHEK sind hier die Untersucher.

SCHWINK (1891) ist der Meinung, daß es bei Anuren weniger leicht zu konstatieren ist, wie das Endocard entsteht. Der Mesoblast wird nämlich spät abgeschnürt vom Entoblast, und die Zellen, welche man sich von letzterem abtrennen sieht, konnten vielleicht noch zum Mesoderm gehören. Die Peripherie des Entoblastes hat auch hier wieder die gebogene Grenzlinie mit Spalten, in welchen Gefäßzellen liegen. Er hält also auch für *Rana* an der entodermalen Entstehung fest.

MARSHALL und BLES (1890) nehmen für das Gefäßsystem eine doppelte Entstehung an, einmal eine entodermale für das Endocard, zweitens eine mesodermale für die Gefäße. Ganz klar werden sie aber nicht über die Endothelentstehung, denn p. 194 heißt es: „Our own investigations are not altogether conclusive at the point.“ Sie schreiben auch der ventralen Entodermausstülpung (Schilddrüse) eine Ausscheidung von Zellen zu: „. . . and it is in connection with this keel that we have found the appearance of budding off of endocardial cells from the hypoblast to be best marked“. Doch wollen sie dem keine größere Bedeutung beilegen, denn etwas nachher sagen sie, daß sie diese Endothelzellen als mesodermal betrachten, nur sind sie in ungewöhnlicher Weise („in somewhat unusual manner“) vom Hypoblast ausgeschieden.

Die Bildung der Gefäße, speziell der Visceralbogen, wird eingehend untersucht. Sie besteht in einer Vereinigung mehrerer Lakunen im Mesoblast. Die umgebenden Zellen liefern die Endothelwand. Abweichend von allen Autoren geben sie an, daß die Blutkörperchen von jenen Wandzellen gebildet werden. Wahrscheinlich wird das wohl auf einem Irrtum beruben, denn in einigen meiner Schnitte besteht die Endothelwand, speziell beim Herzen, aus einer außerordentlich dünnen Schicht mit sehr fest angelagerten runden Blutzellen. Da könnte man fast glauben, daß sie von der Wand selber ausgeschieden wären, was ich doch nicht annehmen möchte.

In seiner zweiten Arbeit kommt BRACHET (1903) zu ganz

anderen Resultaten als bei Triton. Zwischen den Mesoblastenden liegt hier eine Verdickung, aus Mesoblastzellen bestehend, die sich ebenfalls vom Hypoblast gesondert hat. Die Zellengruppe hält er für das zukünftige Herz. Ihre einzelnen Elemente werden spindelförmig und begeben sich zwischen die Keimblätter. Oefters dringen sie ein wenig in den Hypoblast ein, und dann entstehen Bilder, wie sie SCHWINK beschrieben hat. Diese einzelnen Zellen legen sich dann aneinander, um das Endocardrohr zu bilden.

Das Blut wird auch vom Mesoderm gebildet in einer ventralen Linie. Am Ende macht er einen Vergleich zwischen Urodelen und Anuren; da er für erstere noch die entodermale Herzentstehung beibehält, besteht ein interessanter Unterschied zwischen beiden Gruppen (s. oben bei Triton). Der Unterschied soll nur darauf beruhen, daß das Mesoderm bei den beiden Gruppen verschieden entwickelt ist. Man kann die Gefäßontogenese nicht gut beurteilen, ohne die Entstehung des Mesoblastes genau zu kennen. Er findet es doch notwendig, daß seine Untersuchungen an Triton noch nachgeprüft werden, und scheint in letzter Instanz also doch für eine mesodermale Herkunft des Endothels zu sein.

In einer kurzen Mitteilung erzählt SALENSKY (1895) von seinen Funden beim Frosch. Das Endocard ist mesodermaler Herkunft; die zwei ventralen Mesodermenden wachsen aufeinander zu. Die Splanchnopleura stülpt sich ein, wird Myocard, während die Somatopleura dünn bleibt und die Pericardwand darstellt. Die Splanchnopleura stülpt sich dann beiderseits aus gegen das Entoderm; aus diesen Ausstülpungen entwickelt sich das Endocard. Es kommt ihm also eine paarige Anlage zu. Die meisten Autoren haben die beiden Gebilde die Vena vitellina genannt; in Wirklichkeit sind sie aber das Herz. Sie machen sich los von dem Mesoderm und verschmelzen zu einer Endocardhöhle.

Ich habe schon bemerkt, daß das Endocard sich unpaar anlegt, was geschieht, bevor sich die Splanchnopleura zum zukünftigen Myocard faltet.

Zum Schlusse ist hier noch kurz zu erwähnen die Auffassung von BLASCHEK, daß die Endothelzellen vom Ursegmente stammen. Ein Teil der auswandernden Zellen soll zur Leber werden, ein anderer zum Herz.

#### Bufo.

Es sind besonders SCHWINK, OELLACHER und MARCINOWSKI, welche die Herzentwicklung für Bufo genauer untersucht haben.

SCHWINK (1891) gibt an, daß die Endocardzellen wie bei den

übrigen von ihm untersuchten Amphibien (s. oben) sich entwickeln, nicht in der Herzgegend, sondern mehr kaudal. Die Stelle des Herzens wird angedeutet durch eine paarige Bucht im Mesoblast.

OELLACHER (1870) fand, daß die Splanchnopleura eine ventrale, bogenförmige Ausstülpung zeigt. Dadurch entsteht zwischen beiden Mesoderlblättern beiderseits eine dreieckige Höhle: die Pericardialhöhle. In der Ausstülpung befindet sich eine Zellenmasse, deren äußere Elemente sich in eine Reihe legen — sie werden zur Endothelwand — während die inneren das Blut darstellen.

Wieder ist es die Arbeit FrI. MARCINOWSKIS (1906), die am deutlichsten zeigt, wie die Bildung des Gefäßsystems verläuft. Sehr ausführlich brauche ich hier ihre Befunde nicht mitzuteilen, denn es geschieht in der Hauptsache ebenso, wie ich für Siredon erwähnt habe. Die ausgeschiedenen Endocardzellen stehen nach hinten mit dem übrigen Mesoblast in kontinuierlicher Verbindung, eben weil das Mesoderm auch hier wieder die ventrale Mittellinie früher erreicht.

#### Hylodes.

Miss LILIAN SAMPSON (Mrs. MORGAN) berührt in ihrer Arbeit über *Hylodes martinicensis* (1904) die Entstehung des Herzens nur kurz, und zwar mit folgenden Worten: „The heart develops from the mesoderm, ventral to the pharynx.“

#### Ceratodus.

KELLCOTT (1905) weist auf die Uebereinstimmung hin zwischen Dipnoi und Amphibien in Bezug auf die Furchung, die Gastrulation und das Herz. Das Herzendothel stammt vom Hypoblast; teils als solide Zellenmasse, teils als einzelne Zellen oder Zellengruppen werden seine Elemente am ventralen Teil abgeschnürt. Hinten entsteht es an der Stelle, wo der Mesoblast durch Delamination von dem Hypoblast sich sondert; da ist es schwer, über die Herkunft seiner Zellen zu entscheiden. Weiter gibt es nur eine einzige Vena omphalo-mesenterica.

#### Teleostier.

SOBOTTA (1894) gibt einige Angaben über Herz- und Gefäßbildung bei Salmoniden. Das Eudothel rührt nicht von dem Entoderm her. Von der Mesodermmasse, worin sich die Kiemenpalten entwickeln und welche die Kiemenbogen liefert, scheidet

sich eine Schicht platter Zellen ab. Diese wandern um den Darm bis zur Ventralseite und liefern das Endocard.

Unter der Chorda liegt eine Zellenmasse, die sich von den medialen Ursegmentteilen abgeschieden hat. Die äußeren Zellen werden zu der Aorta, die inneren werden Blutzellen. Im ventralen Mesenterium bildet sich die Vena subintestinalis, gleichfalls durch Spaltbildung im Mesoderm. Ebenso entstehen im lockeren Kopfmesoderm und nachher auf dem Dotter eine Anzahl Gefäße.

Das Blut und die Gefäße haben ihren Hauptursprung im subchordalen Mesoderm; sie können sich auch an beliebigen Orten in dem Mesoderm bilden, was noch in späterer Zeit z. B. in dem Schwanz geschieht.

Die Schilderung dieser Herzbildung kommt mir nicht klar vor.

#### Selachier.

PAUL MAYR, RÜCKERT und HOFFMANN haben die Haifische eingehend untersucht und kommen, jeder für sich, zu einer anderen Auffassung.

MAYR (1887) leitet Herz und Gefäße vom Mesoderm her. Die ventralen Mesodermenden scheiden Zellen ab, die sich zu dem Endocard vereinigen. Die Aorta tritt später auf als die Subchorda; das Mesoderm gibt auch hier Zellen und Zellengruppen ab, die sich um eine zentrale Höhle aneinander fügen. Eine Zeitlang bestehen zwei Aorten.

RÜCKERT (1888) nimmt im Gegensatz zu MAYR eine gemischte Abstammung für das Endothel an. Wenn sich schon die ersten Gefäßzellen zwischen Splanchnopleura und der ventralen Darmwand befinden, so fängt letztere an zu wuchern. Es entsteht eine ventrale Längsverdickung mit vielen Mitosen. Diese wird jetzt abgeschnürt, bei einigen in toto, bei anderen in Stücken, und wird durch Auseinanderweichen der Zellen zu dem Endothelrohr.

Die Gefäßzellen für die ventralen Gefäße entstehen hauptsächlich aus der Splanchnopleura, und die Darmwand liefert auch hier einen Beitrag, obwohl nur von wenigen Zellen.

Die Aortaanlage beginnt im Rumpf und tritt später in dem Kopf auf. Auch hier gemischte Entstehung, die dorsale Darmwand scheidet Zellen ab, aber gleichzeitig liefert auch das nächstliegende Mesoderm der Ursegmente Aortazellen.

Das Blut tritt zuerst auf dem Dotter auf und kommt in den Embryo, nachdem die embryonalen Gefäße mit den Dottergefäßen verbunden sind.

Endlich ist die dritte Auffassung von HOFFMANN vertreten (1893). Er findet nur eine rein entodermale Anlage des Endothels. Die dorsalen und ventralen Darmwandzellen ändern ihre Gestalt, erst breit und cylindrisch, werden sie jetzt langgestreckt und platt und stellen ein Hämenchymgewebe dar („Herzdarm“ und „Aortadarm“). Das Herz wird dann abgeschnürt, bleibt aber vorne noch länger mit einer ventralen Entodermverdickung in Verbindung, welche von ihm die Truncusausstülpung genannt wird, indem er annimmt, daß sie das Material zur Bildung des Truncus abgibt. Das Herz legt sich paarig an, wegen der beiden Venae omphalomesentericae, mit welchen es zu gleicher Zeit auftritt.

Die Aorta wird zugleich mit der Subchorda als eine dorsale Darmausbuchtung angelegt, gerade so wie ventral das Herz. Der mediane Teil verdickt sich und wird die Subchorda, während die lateralen dünn bleiben und die beiden Aorten bilden. Ganz hinten schnürt die Anlage des subchordalen Stranges Zellen ab, die zu Gefäßen werden, beiderseits um den Darm und noch mehr ventral wandern, wo sie mithelfen, die Subintestinalvene zu bilden.

Blut wird zuerst auf dem Dottersack gefunden, aber er äußert die Vermutung, daß sowohl Truncusausstülpung als auch Subchorda blutbildende Organe sein sollen.

Was die Beschreibungen der drei letzten Autoren betrifft, so stimmt MAYR ganz, RÜCKERT teilweise mit der meinigen überein; HOFFMANN dagegen gibt eine ganz abweichende. Bei RÜCKERT und HOFFMANN haben wir es zu tun mit der schon besprochenen ventralen Darmausstülpung der Thyreoidea, obwohl HOFFMANN angibt, daß vor der Truncusausstülpung die Schilddrüse liegt. Ich möchte aber aus seinen Zeichnungen schließen, daß die Truncusausstülpung auch noch dazu gehört; der Lage nach ist sie derjenigen bei *Megalobatrachus* völlig gleich, nur ist sie bedeutend länger als beim Riesensalamander.

Die Annahme, daß Truncusausstülpung und Subchorda Blut bilden sollen, scheint mir nicht begründet.

Ueberblicken wir jetzt, was die bedeutendsten Untersucher auf diesem Gebiete von der Entstehung des Gefäßsystems denken, so finden wir, daß die mesodermale Abstammung des Endothels die meisten Anhänger zählt. Ueberdies kann man einige, der entodermalen Abteilung gehörend, wie SCHWINK, MARSHALL und BLES, sehr wohl in die mesodermale einreihen, wie ich schon oben besprochen habe.

Eine so verschiedene Entstehung desselben Organes bei nahe

verwandten Tiergruppen nicht allein, sondern auch einzelnen Tieren aus derselben Gruppe, kann ich nicht annehmen, und da einzelne Untersucher, wie RABL und BRACHET, zuerst der entodermalen Theorie zugetan waren, später aber der mesodermalen, so erscheint es mir sehr wünschenswert, daß alle Fälle mit entodermaler Herkunft nochmals sehr genau nachgeprüft werden. Hoffentlich kommen dann alle in nicht zu langer Zeit zu ein und derselben Auffassung.

Hiermit will ich die Betrachtungen über das Gefäßsystem schließen.

Amsterdam-Zürich.

Abgeschlossen Juli 1906.

---

### Nachtrag.

Die Lieferung des HERTWIGSchen Handbuches über die Entstehung des Herzens, der Gefäße und des Blutes bei Wirbeltieren von RÜCKERT und MOLLIER bekam ich noch zeitig genug, so daß ich sie zu der nachfolgenden Literaturübersicht hinzufügen kann.

MOLLIER beschreibt die Herzanlage bei Triton, gestützt auf eigene Untersuchungen. Er leitet das Endothel vom Mesoblast her, der in jenem jungen Stadium paarig ist. Er scheidet schon ziemlich dorsal die Gefäßzellen aus, so daß diese als paarige Streifen sichtbar werden. Beim Wachsen des Mesoderms wird auch die Abscheidung ventralwärts verlegt. Kranial und kaudal von der Herzgegend bleibt die Ausscheidung paarig (*A. mandibularis* und Dottervene), in der Mitte füllen die einzelnen Zellen aber den medianen Raum für das Herzrohr aus. Das Pericard, erst als schmaler Spalt jederseits vorhanden, vergrößert sich, ein Mesocardium anterius wird gebildet und verschwindet wieder. Der ursprünglich solide Herzzellenstrang verändert sich in histologischer Beziehung: es folgt ein mesenchymatöses Stadium, aus welchem danu schließlich durch Verschwinden der Protoplasmabrücken und Einreihung der Zellen in eine epitheliale Wandschicht die Umbildung zum definitiven Hohlorgan zu stande kommt.

Bei *Bufo cinereus* ist die erste Anlage unpaar und besteht aus locker liegenden, einzelnen Zellen, die auch aus der paarigen visceralen Pericardwand entstehen — wie bei *Megalobatrachus*. Der Mesoblast kommt also früher zur medianen Verschmelzung.

Das Endocard ist jedenfalls von mesodermaler Herkunft.

Die Entstehung des Blutes schildert er ganz, wie ich für *Megalobatrachus* oben angegeben habe; es besteht vorn ein verdickter Rand am Mesoderm. Die Außenschicht dieser Verdickung wächst weiter ventral, bis ganz median die Vereinigung mit derjenigen der anderen Seite folgt. Etwas weiter hinten folgt eine unpaare Verdickung (SCHWINK, BRACHET, MARCINOWSKI), also in diesem Punkte abweichend vom Riesensalamander. Kaudal läuft diese wieder in zwei Zipfel aus, die aber kein Blut liefern, nur Gefäße. Die Blutinsel ist also unpaar: die kranialen Stücke verbinden sich mit dem Herzende. Die innere Struktur des Zellenstranges verändert sich, es bilden sich runde Zellen aus, die Blutzellen. Diese werden in das Herz geführt, und jetzt entstehen auch viele Dottergefäße, alle zwischen Dotter und Mesoderm. Wie dies im einzelnen geschieht, hat er nicht zu entscheiden vermocht, aber es schien ihm, daß Sprossung von ersten Anlagen aus möglich war. Die Wand der Gefäße geht dann hervor aus Zellen des ventralen Zellenstranges und des Mesoblastes.

Bei Anuren (*Bufo*) sondert sich der Blutzellenstrang in einzelne kleinere, welche übereinander liegen, so daß ein ganzes Gefäßnetz aus ihm hervorgeht. Das erinnert an das Verhalten bei *Megalobatrachus* (s. oben p. 318), wo die Subintestinalvene die Etagen von Dottergefäßen abschnürt.

Der Dotter scheint auch dem Blutzellenstrang einzelne Elemente abzugeben.

Gefäße: Die Aorta wird von Seitenplattenzellen abgeleitet, vielleicht vermehrt durch einzelne aus dem Sklerotom. Die Cardinalis fängt an mit den Zellen des Ductus Cuvieri. Im Kopf entsteht sie in loco aus Mesenchymzellen.

---

### Literaturverzeichnis.

- BLASCHEK, A., Untersuchung über Herz, Pericard, Endocard und Pericardialhöhle. Mitteil. a. d. embryol. Inst. d. Univ. Wien, Heft 1, 1885.
- BRACHET, A., Recherches sur le développement du cœur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles (*Triton alpestris*). Arch. d'Anat. microsc., T. II, Fasc. 2, 1898.
- Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens. Arch. de Biologie, T. XIX, 1903.
- BUSSY, L. P. DE, Erste entwicklungsstadien van *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL, Amsterdam 1904.
- Die ersten Entwicklungsstadien des *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL. Zool. Anz., Bd. XXVIII, No. 14/15, 1905.
- CORNING, H. K., Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890.
- HOCHSTETTER, F., Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. I, III, 1891, 1893.
- Die Entwicklung des Blutgefäßsystems. Handbuch der vergleich. u. experiment. Entw. der Wirbeltiere, Lief. 4/5, 14/15, 1902—1903.
- HOFFMANN, C. K., Ueber die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der Gefäße bei Haiembryonen (*Acanthias vulgaris*). Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
- Untersuchungen über den Ursprung des Blutes und der blutbereitenden Organe. Verhand. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam, Sectie 2, Deel III, No. 4, 1893.
- Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. Morph. Jahrb., Bd. XIX, 1893.
- HOUSSAY, F., Développement et morphologie du parablaste et de l'appareil circulatoire. Arch. d. Zool. expérim. et génér., Série 3, T. I, 1893.
- Quelques mots sur le développement du système circulatoire des Vertébrés. Anat. Anz., Bd. IX, 1894.
- HUBRECHT, A. A. W., Furchung und Keimblattbildung bei *Tarsius spectrum*. Verhand. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam, Deel VIII, No. 6, 1902.

- KELLCOTT, W. E., The Development of the Vascular System of *Ceratodus*. *Anat. Anz.*, Bd. XXVI, 1905.
- KERBERT, C., Zur Fortpflanzung von *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL. *Zool. Anz.*, Bd. XXVII, No. 10, 1904.
- LANG, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XXXVIII, 1902.
- LANGE, DAN. DE, De Kiembladvorming van *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL, Amsterdam 1906.
- LOCKWOOD, C. B., Development of the Heart. *British medical Journal*, No. 1457, 1888.
- MARCINOWSKI, KATI, Zur Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes bei Amphibien. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XLI, 1906.
- MAURER, F., Die Entwicklung des Darmsystems. *Handbuch der vergleich. u. experiment. Entw. der Wirbeltiere*, Lief. 6—8, 1902.
- MAYR, P., Ueber die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. *Mitteil. a. d. Zool. Station Neapel*, Bd. VII, Heft 2, 1887.
- Ueber die ersten Stadien der Gefäße bei den Selachiern. *Anat. Anz.*, Bd. IX, 1894.
- MILNES MARSHALL, A., and BLES, E. J., The Development of the Blood Vessels in the Frog. *Studies from the Biolog. Labor. of the Owen's College*, Vol. II, 1890.
- OELLACHER, J., Ueber die erste Entwicklung des Herzens und der Pericardial- oder Herzhöhle bei *Bufo cinereus*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. VII, 1870.
- PRÉVOST et LEBERT, Mémoire sur la formation des organes de la circulation et du sang dans les Batraciens. *Annales d. Sciences naturelles*, Série 3, T. I, 1844.
- RABL, C., Ueber die Bildung des Herzens bei Amphibien. *Morph. Jahrb.*, Bd. XII, 1887.
- Theorie des Mesoderms. *Morph. Jahrb.*, Bd. XV, 1889.
- REESE, A. M., Anatomy of *Cryptobranchus alleghaniensis*. *The American Naturalist*, Vol. XL, 1906.
- RÜCKERT, J., Ueber den Ursprung des Herzendothels. *Anat. Anz.*, Bd. II, No. 12, 1887.
- Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen. *Biolog. Centralbl.*, Bd. VIII, 1888.
- SALENSKY, W., Sur le développement du cœur chez les embryons de la grenouille. *Compt. rendu séanc. du 3<sup>e</sup> Congrès intern. de Zool.* Leyde, 1895.
- SAMPSON, LILIAN, A Contribution to the Embryology of *Hylodes Martinicensis*. *The American Journ. of Anat.*, Vol. III, No. 4, 1904.
- SCHENK, S. L., Ueber die Entwicklung des Herzens und der Pleuroperitonealhöhle in der Herzgegend. *Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien*, Bd. LIV, 1866.

SCHWINK, F., Untersuchungen über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien. *Morph. Jahrb.*, Bd. XVII, 1891.

SOBOTTA, Ueber Mesoderm-, Herz-, Gefäß- und Blutbildung bei Salmoniden. *Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. Straßburg*, 1894.

ZIEGENHAGEN, Ueber das Gefäßsystem bei Salmoniden-Embryonen. *Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. Straßburg*, 1894.

ZIEGLER, H. E., Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. *Humboldt*, Stuttgart, 9. Jahrg., 1890.

### Erklärung der Figuren.

<i>a</i> Atrium	<i>l</i> Leber
<i>ab</i> Aortenbogen	<i>la</i> Leberausstülpung
<i>ao</i> Aorta	<i>m</i> Muskelbalken
<i>av</i> Atrioventrikularklappen	<i>mb</i> Mandibularbogen
<i>b</i> Bulbus	<i>me</i> Mundeinstülpung
<i>bi</i> Blutinsel	<i>mes</i> Mesoderm
<i>bl</i> Blutzellen	<i>mes. an</i> Mesocardium anterius
<i>can. aur</i> Canalis auricularis	<i>mes. post</i> Mesocardium posterius
<i>ch</i> Chorda	<i>my</i> Myocard
<i>d</i> Darm	<i>p</i> Pericardium
<i>de</i> Darmentoderm	<i>rm</i> Rückenmark
<i>do</i> Dotter	<i>sa</i> Septum atriorum
<i>ect</i> Ektoderm	<i>sch</i> Subchorda
<i>en</i> Endocard	<i>skl</i> Sinuskappen
<i>ent</i> Entoderm	<i>sv</i> Sinus venosus
<i>g</i> Gehirn	<i>th</i> Thyreoidea
<i>h</i> Herz	<i>v</i> Ventriculus
<i>hz</i> Herzzellen	<i>vca</i> Vena cardinalis anterior
<i>k</i> Kern	<i>vom</i> Vena omphalo-mesenterica

Alle Zeichnungen wurden mit Zeichenapparat, System ABBE (Reichert), ausgeführt. Bei den meisten wurde Ok. 4, Obj. 3 Reichert für die Grenzlinien, auch die der Zellen angewendet. Die Kerne sind nachher meistens mit Obj. 6 eingezeichnet; die Dotterkörner aber nur ungefähr angegeben. Es sind immer viel mehr da, als man zeichnen kann.

### Tafel XIX.

Fig. 1. Embryo X. 7. Oktober, 18 Tage. Längsschnitt durch den Kopfteil. Kein Pericardium, kein Herz; Leberausstülpung. Vergr. 18.

Fig. 2. Embryo Y. 8. Oktober. Längsschnitt des Kopfteiles. Ein doppeltes Pericard ist gebildet. Vergr. 100.

Fig. 3. Embryo Z. 9. Oktober. Querschnitt durch die Herzgegend. Erste Spuren der Herzbildung; Zellenhäufchen. Das Mesoderm scheidet Zellen aus: Endocardzellen. Die beiden Pericardialhöhlen sind gewachsen. Vergr. 100.

Fig. 4. Embryo AA'. 10. Oktober. Querschnitt durch die Mundgegend. Entodermausstülpung bis an das Ektoderm reichend = der spätere Mund. Rechts und links die Mandibularbogen. Vergr. 100.

Fig. 5. Derselbe Embryo. Querschnitt durch die Thyreoideaanlage. Rechts und links vordere Pericardzipfel. Mesoderm Zellen ausscheidend. Vergr. 100.

Fig. 6. Derselbe Embryo. Querschnitt durch die Herzgegend. Zwei Pericardialhöhlen; Mesoderm Zellen ausscheidend. Vergr. 100.

Fig. 7. Derselbe Embryo. Querschnitt durch die Herzgegend, 7 Schnitte kaudal von Fig. 6. Zwei ziemlich große Pericardialhöhlen. In der Mitte das Zellenhäufchen. Vergr. 100.

Fig. 8. Embryo DD. 13. Oktober. Querschnitt durch die Thyroidanlage, die hier rinnenförmig ist. Vergr. 100.

#### Tafel XX.

Fig. 9. Derselbe Embryo. Querschnitt durch die Thyroidanlage, 6 Schnitte kaudal von Fig. 8. Rechts der eine vordere Zipfel des ersten Aortenbogens; rechts und links die beiden Pericardialhöhlen. Die Schilddrüse schnürt sich vom Darne ab, sie ist schon solid. Vergr. 100.

Fig. 10. Derselbe Embryo. Querschnitt durch das hintere Ende der Schilddrüse. Rechts und links die ersten Aortenbogen, nach außen die Pericardialhöhlen. Vergr. 100.

Fig. 11. Derselbe Embryo. Querschnitt durch die Herzgegend. Das Herz zeigt hier kein Lumen; ein Mesocardium anterius besteht. Vergr. 100.

Fig. 12. Derselbe Embryo. Querschnitt durch das Endocardrohr, 17 Schnitte kaudal von Fig. 11. Das Herz zeigt hier ein deutliches Lumen und eine dicke Wand. Die Pericardialhöhlen sind groß; Mesocardium anterius und posterius bestehen. Vergr. 100.

Fig. 13. Derselbe Embryo. Querschnitt durch das Herz, 6 Schnitte kaudal von Fig. 12. Das Endocard hat auch hier ein streifenförmiges Lumen. Mesocardium anterius und posterius. Die rechte Pericardialhöhle zeigt sehr deutlich ihre Verbindung mit der Seitenplattenhöhle. Vergr. 50.

Fig. 14. Embryo EE. 14. Oktober. Querschnitt (schief) durch die Vena omphalo-mesenterica. Vergr. 50.

#### Tafel XXI.

Fig. 15. Embryo FF. 15. Oktober. Horizontalschnitt durch die Herzgegend; große Pericardialhöhle. Vergr. 100.

Fig. 16. Derselbe Embryo. Horizontalschnitt, 7 Schnitte weiter ventral als Fig. 15. Herzlumen groß; Krümmung nach rechts. Vena omphalo-mesenterica. Vergr. 100.

Fig. 17. Derselbe Embryo. Horizontalschnitt noch mehr ventral. Vergr. 100.

Fig. 18. Embryo MM. 21. Oktober. Querschnitt durch das Herz (schief). Vergr. 50.

Fig. 19. Embryo h. 11. November. Querschnitt durch das Atrium; Septum atriorum. Vergr. 50.

Fig. 20. Derselbe Embryo. Querschnitt durch das Herz, kaudal von Fig. 19. Verdickung im Canalis auricularis; spätere Atrioventrikularklappen. Muskelbalken im Ventrikel. Vergr. 50.

Tafel XXII.

Fig. 21. Embryo p. 18. November. Sagittalschnitt durch das Herz. Verdickung der Wand zwischen Atrium und Sinus venosus: spätere Sinusklappen. Muskelbalken. Vergr. 50.

Fig. 22. Embryo u. 23. November. Querschnitt durch den Bulbus. Vier distale Wülste, in der Mitte ein kleines Lumen. Vergr. 100.

Fig. 23. Derselbe Embryo. Querschnitt durch den Bulbus, kaudal von Fig. 22. Ein dreiteiliger Wulst. Vergr. 100.

Fig. 24. Derselbe Embryo. Querschnitt durch den Bulbus, kaudal von Fig. 23. Drei proximale Wülste. Vergr. 100.

Fig. 25. Embryo EE. 14. Oktober. Querschnitt ungefähr in der Mitte. Der Mesodermrand ist verdickt zu der Blutinsel. Vergr. 18.

Fig. 26. Derselbe Embryo. Querschnitt durch die hintere Vereinigungsstelle der Blutinsel. Vergr. 18.

Fig. 27. Embryo GG. 16. Oktober. Querschnitt durch die Blutinsel. Die ersten Grenzen werden gebildet. Vergr. 100.

Fig. 28. Embryo II. 18. Oktober. Sagittalschnitt durch einen seitlichen Teil der Blutinsel. Die einzelnen Blutkörperchen frei im Gefäßraum. Vergr. 100.

Fig. 29. Embryo AA'. 10. Oktober. Querschnitt durch die Mundgegend. Gehirn, Chorda, Darm, seitlich Mesenchym. Links werden Aortazellen abgeschieden, eine Zelle in Teilung. Vergr. 100.

Fig. 30. Embryo DD. 13. Oktober. Querschnitt durch die hier schon im Kopfe gebildete Aorta. Die Subchorda an dieser Stelle im Darmentoderm. Vergr. 100.

Tafel XXIII.

Fig. 31. Derselbe Embryo. Querschnitt durch den Rumpf: Bildung der unpaaren Aorta. Ein Zellenhaufen liegt schon frei unter der Subchorda, das Mesoderm scheidet noch mehr Zellen ab, rechts sehr deutlich. Vergr. 190.

Fig. 32. Derselbe Embryo. Querschnitt durch die Aorta ohne Lumen. Vergr. 190.

Fig. 33. Embryo EE. 14. Oktober. Querschnitt durch den Kopf. Das Mesoderm hat viele Lücken, eine von denen wird zur Vena cardinalis anterior. Vergr. 100.

Fig. 34. Derselbe Embryo. Derselbe Querschnitt bei stärkerer Vergrößerung: 190.

Tafel XXIV.

Fig. 35. Embryo X. 7. Oktober. Außenansicht. Vergr. 6.

Fig. 36. Embryo Y. 8. Oktober. Außenansicht.

Fig. 37. Embryo HH. 17. Oktober. Außenansicht. Vena sub-intestinalis sichtbar auf dem Dotter. Vergr. 8.

Fig. 38. Embryo r. 20. November. Außenansicht. Vergr. 5.

# Ueber den feineren Bau einiger Nephthyiden.

Von

**Hugo Reinhart.**

(Aus dem Zoologischen Institute der Universität Breslau.)

Hierzu Tafel XXV.

Ueber den feineren Bau der Alcyonaceen ist bisher nur verhältnismäßig wenig bekannt geworden. Ausführliche Arbeiten sind erschienen über *Alcyonium digitatum* von HICKSON (9) und über *Xenia Hicksoni* von ASHWORTH (1), während die Nephthyiden histologisch noch fast gar nicht bearbeitet worden sind. Der Grund hierfür liegt darin, daß es äußerst schwierig ist, von den in tropischen Meeren lebenden Alcyonaceen für histologische Zwecke ausreichend konservierte Stücke zu erhalten. Da derartiges Material in der großen Alcyonariensammlung des Breslauer zoologischen Museums vorhanden ist, war es mir möglich, die vorliegenden Untersuchungen auszuführen, zu denen ich durch meinen verehrten Lehrer Herrn Prof. KÜKENTHAL angeregt wurde. Für die Bereitwilligkeit, mit der Herr Prof. KÜKENTHAL mir die wertvollen Objekte zur Verfügung stellte, und für das Wohlwollen und Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegengebracht hat, möchte ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Der Hauptteil meiner Arbeit beschäftigt sich mit *Lithophytum thyrsoides* (EHRENBG.). Von dieser Art stand mir eine größere Anzahl Exemplare zur Verfügung, die, meist mit Formol konserviert, gut erhalten waren, so daß sie sich für eine histologische Untersuchung eigneten. Sie waren sämtlich von Herrn Dr. HARTMEYER im November und Dezember 1901 im Roten Meere gesammelt. Von anderen Formen der Gattung *Lithophytum* hatte ich nur je ein oder wenige Exemplare, altes Museumsmaterial, an dem histologische Feinheiten nicht zu erkennen waren. Sehr gut erhalten war dagegen die zweite von mir eingehend untersuchte Form, *Dendronephthya maxima* KÜKENTH. aus der japanischen Reiseausbeute Dr. DOFLEINS.

Die Untersuchung geschah zum größten Teil an Mikrotomschnitten von 2—15  $\mu$  Dicke, Quer- und Längsschnitten, die nach den verschiedensten Methoden gefärbt wurden. Gute Resultate erzielte ich besonders mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin (bei dünnen Schnitten) mit oder ohne Nachfärbung von Säurefuchsin. Ferner wurden verwendet: DELAFIELDS Glycerinhämatoxylin (zum Teil mit Fuchsin), Bismarckbraun, Safranin, Methylgrün, Toluidinblau (zum Teil mit Fuchsin) und Orcein. Das Orcein lieferte zuweilen sehr schöne Resultate, besonders bei Färbungen des Schlundrohres und der Eier. Das Toluidinblau zeigte sich gut geeignet zum Nachweis der Schleimabsonderung im Schlundrohr, da es den Schleimbelag violettrot färbte. Außerdem lieferte es schöne ultramarinblaue Kernfärbungen. Doch hat es den großen Nachteil, daß die Präparate nach einigen Monaten ausbleichen.

Meist wurden die Objekte vor der Paraffineinbettung in 70-proz. Alkohol mit 5-proz. Salpetersäure entkalkt.

Die Polypen wurden in toto ungefärbt in Kanadabalsam eingeschlossen, die Spicula teils durch Behandlung von kleinen Stücken der Rinde oder des Cönenchymis mit Liq. natr. hypochlor., teils an Flächenschnitten der Rinde untersucht, die mit dem Rasiermesser ausgeführt wurden.

Zur Gewinnung eines Ueberblickes über die gesamte innere Organisation zeigten sich Rasiermesserlängsschnitte durch ganze Stämmchen sehr geeignet.

### **Lithophytum thyrsoides (EHRBG.).**

Die Art ist bisher bekannt geworden aus dem Roten Meer und dem Indischen Ozean (Tunibatu an der ostafrikanischen Küste). Sie lebt in geringen Tiefen, von 4—6 m.

Der für die Nephthyiden charakteristische baumförmige Habitus ist bei *Lithophytum thyrsoides* nur sehr unvollkommen ausgebildet. Von einer gemeinsamen Basis, die entweder ein einheitliches Ganzes bildet oder in Stolonen aufgelöst ist, erheben sich zahlreiche Stämmchen von geringer Höhe und sehr verschiedener Dicke. KÜKENTHAL spricht in seiner Revision (18) von zwei Wachstumsformen, einer mit kurzen, dicken, spargelartigen Stämmen und einer mit längeren, schlanken, sich etwas verästelnden, zwischen denen sich Uebergänge finden. Ich habe beide Formen unter meinem Material, das ein Teil von dem ist, welches KÜKENTHAL für seine Revision der Nephthyiden benutzt hat. Hinzu-

fügen möchte ich, daß ich Uebergänge sogar an einer und derselben Kolonie gefunden habe. An einem Stück ist die größere Anzahl der Stämmchen nach dem zweiten Typus gebaut, während an dem einen Rande kürzere, kompaktere Stämmchen stehen. Ich bin der Ansicht, daß es sich hier um Kontraktionszustände handelt, da an den kürzeren Stämmen die Polypen etwas eingezogen sind. Besonders das Aussehen der Stämme, bei denen die Polypen ganz zurückgezogen sind, läßt auf eine starke Kontraktilität schließen. Die Aehnlichkeit mit Spargelköpfen, die eben erst aus dem Boden hervorbrechen, ist bei diesen sehr stark, die vollständig retrahierten Polypen, in gleicher Anzahl wie an den schlanken Stämmen, sitzen sehr nahe zusammen, während sie sonst in Abständen von einigen Millimetern angeordnet sind. Der sterile Teil ist kürzer. Das Ganze hat einen bedeutenden Festigkeitsgrad. Ob meine Ansicht richtig ist, wird sich mit Sicherheit erst durch Beobachtungen an lebenden Tieren feststellen lassen. In der Literatur ist darüber nichts zu finden. — Immerhin lassen sich auch noch an ganz ausgestreckten Stämmchen bei gleicher Länge Unterschiede in der Dicke feststellen. — Die Stämmchen zeigen deutliche Längsstreifung und tragen an ihrem oberen Ende 30—50 Polypen in ziemlich regelmäßiger Anordnung, doch derart, daß die Entfernungen zwischen den Polypen nach der Spitze zu abnehmen, während sie zwischen den untersten bedeutend größer sind. Die Polypen sind vollkommen retraktil. Der untere Teil des Stämmchens trägt keine Polypen.

Schneidet man ein Stämmchen an der Basis ab, so erinnert das gitterartige Aussehen der Schnittfläche an eine Bienenwabe, denn fast jede Polypenhöhle ist von sechs anderen umgeben. Zählt man die getroffenen Höhlen, so zeigt sich, daß es fast ebenso viele sind, als das Stämmchen Polypen trägt; die meisten Polypenhöhlen reichen also bis zur Basis hinunter.

Demnach denke ich mir das Wachstum eines Stämmchens folgendermaßen: Auf der Basis entsteht eng zusammengeschlossen eine Gruppe von Polypen (wohl nicht ganz gleichzeitig, sondern durch Knospung von einem primären), die sich allmählich über die Basis erhebt, wobei die am Rande stehenden Polypen etwas zurückbleiben. Derartige kleine, im Entstehen begriffene Stämmchen, bei denen noch kein steriler Teil zu unterscheiden ist, befinden sich unter meinem Material. Die Zahl der Polypen ist bei ihnen noch geringer als bei den größeren Stämmchen. Die weiteren Polypen knospen jedenfalls am Rande der Gruppe und werden bald mitemporgehoben, so daß die zu unterst sitzenden die jüngsten

sind. Schließlich kann aber, wenn das Stämmchen bereits eine gewisse Höhe besitzt und einen sterilen Teil zeigt, noch unterhalb der untersten Polypen Knospung stattfinden, wenn auch anscheinend nur in sehr beschränktem Maße.

Häufig findet sich Gabelung der Stämmchen, seltener weitergehende Verzweigungen. Die Verzweigung scheint nicht durch Knospung zu entstehen, sondern dadurch, daß zwei oder mehrere unmittelbar nebeneinander emporwachsende Stämmchen das Cönenchym zwischen ihnen miterheben.

Die Rigidität der Kolonie, die von der Menge der eingelagerten Spicula abhängig ist, ist sehr verschieden. Manche Exemplare waren so weich, daß sie sich ohne vorherige Entkalkung leicht schneiden ließen; andere waren so hart, daß dies ganz unmöglich war. Die kalkreicheren sind im Alkohol schon durch die mehr weißliche Färbung zu erkennen. Im übrigen ist die Farbe des Alkoholmaterials graugelb, heller oder dunkler, oder hellbraun. Als Farbe der lebenden Kolonie gibt MAY (21) an: grauviolett, Köpfchen heller.

Die Polypen sind in ihrem freien Teile bis zur Tentakelbasis 2—3 mm lang. Die 8 Tentakel haben eine Länge von ungefähr 1 mm und zeigen jederseits 8 oder 9 nicht sehr lange, stumpfe Pinnulae. Ich fand Polypen in allen Kontraktionszuständen, doch waren auch bei den ganz ausgestreckten meist die Spitzen der Tentakel etwas nach innen gebogen.

Der Mund erschien immer als schmaler Spalt. Seine Umgebung war manchmal vertieft, oft aber auch hervorgewulstet, in einigen Fällen sogar ziemlich stark. Das läßt darauf schließen, daß der vordere Teil des Schlundrohres ausstülpbar ist.

Ich gehe nun zur Schilderung des feineren Baues über.

Das Ektoderm ist im allgemeinen ein flaches Plattenepithel. Doch zeigen die Zellen auch vielfach unregelmäßige Formen, indem sie Fortsätze in die Tiefe entsenden. Das Ektoderm der Tentakel besteht aus höheren Zellen von unregelmäßiger Form, die an kontrahierten Tentakeln sogar sehr hoch erscheinen. Die Zellgrenzen sind undeutlich. Der Uebergang von dem gewöhnlichen Plattenepithel des Polypenkörpers zu dem Ektoderm der Tentakel ist ein allmählicher; ebenso geht das Ektoderm der Tentakel durch das nicht sonderlich verschiedene der Mundscheibe in das Cylinderepithel des Schlundrohres über.

Der Inhalt aller dieser Zellen, die einen rundlichen Kern enthalten, wird durch HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin gleichmäßig schwach gefärbt, enthält aber außerdem zahlreiche sehr kleine, gleich dem Kern sich tief blauschwarz färbende Körnchen.

Nesselkapseln konnte ich nicht mit Sicherheit nachweisen. Sie gehen, wie auch HICKSON (9) erwähnt, bei der Konservierung leicht verloren.

Auf der oralen Seite der Tentakel scheiden viele Zellen des Ektoderms an ihrer Basis Muskelfasern aus, deren größter Teil sich zu zwei Längsmuskelsträngen vereinigt, die zu beiden Seiten der Mittellinie jedes Tentakels, diese freilassend, verlaufen. In den Winkeln, wo die Tentakel aneinander stoßen, treffen auch die Längsmuskeln je zweier benachbarter Tentakel zusammen. Außerdem hat jede Pinnula ihren eigenen Längsmuskel. Kontrahieren sich diese sämtlichen Muskeln, so krümmen sich alle Pinnulae nach der Mittellinie ihres Tentakels ein, und die Tentakel werden nach der Mundscheibe zu eingekrümmt.

Das Mauerblatt erscheint in ungefärbtem Zustande vollkommen durchsichtig, strukturlos oder auch zuweilen etwas faserig. Seine Dicke ist nicht bedeutend; an manchen Stellen, besonders in den Pinnulae der Tentakel, bildet es nur eine dünne Lamelle. Mit Säurefuchsin färbt es sich rosa, wobei die an das Entoderm angrenzende Schicht durch dunklere Färbung hervortritt. Dort, wo das Mauerblatt nicht bloß als dünne Lamelle entwickelt ist, umschließt es zahlreich eingelagerte Zellen und Spicula.

Die Abstammung der eingelagerten Zellen vom Ektoderm ist meist deutlich zu erkennen. Sie hängen oft noch mit den Ektodermzellen zusammen und liegen dicht gedrängt unmittelbar darunter, während sie nie so nahe an das Entoderm herankommen. Ihre Gestalt ist ziemlich verschieden, polygonal, lange Fortsätze fehlen. Der Inhalt gleicht dem der Ektodermzellen, da außer dem runden Kern noch viele kleine, sich ebenfalls dunkel färbende Körnchen vorhanden sind. Diese Körnchen sind im allgemeinen sehr klein, erreichen aber auch manchmal eine bedeutendere Größe, so daß sie den Zellinhalt stark verdunkeln. Häufig sind die Zellen zu zusammenhängenden Gruppen und Strängen vereinigt, seltener liegen sie einzeln. Ihre Größe variiert zwischen 4 und 15  $\mu$ . Die größten Zellen sind in der Regel länglich, sodaß mit 15  $\mu$  ihr größter Durchmesser bezeichnet ist.

Diese Zellen können ebenfalls Muskelfasern abscheiden, die nicht zu erkennen sind, da sie durch Eisenhämatoxylin stark ge-

färbt werden. Ich fand solche in der Höhe des Tentakelansatzes. Die Fasern verlaufen peripher und bilden so, wenn sie auch nicht untereinander zusammenhängen, eine Art von Ringmuskel.

Die Körperwand der Polypen ist dicht mit Spicula erfüllt, langen, schlanken, ziemlich kräftig bedornen, oft mehr oder weniger gebogenen Spindeln. An der Basis liegen sie quer, weiter aufwärts schräg gekreuzt, doch nähern sie sich auch hier der queren Lage, wenn der Polyp sich kontrahiert. Im oberen Teile des Polypenkörpers lassen sich 8 parallele Züge unterscheiden, in denen die Spicula längs liegen. Sie weisen nach den Tentakeln hin, gehen aber nicht direkt in sie über. Vielmehr wird dicht unterhalb des Tentakelansatzes der ganze Körper des Polypen von einem Ringe längsgerichteter, in großer Zahl dicht zusammenliegender Spicula umgeben, von dem aus erst 8 Bündel längsgerichteter Spicula in die 8 Tentakel hineingehen. Diese Bündel durchziehen das untere Drittel der Tentakel und lösen sich dann auf, indem die Spicula divergieren. Im zweiten Drittel liegen weniger Spicula teils quer, teils etwas schräg, nur gelegentlich einmal längs, das letzte Drittel ist ganz frei davon. Seitlich gehen in alle Pinnulae, mit Ausnahme der obersten, Spicula hinein, die zur Tentakelachse quer, zur Achse der pinnula also längs gerichtet sind. Außerdem liegen in den Pinnulae noch schlanke, halbkreisförmig gebogene Spicula quer zur Längsachse der Pinnula und zwar an ihrer aboralen Seite, so daß sie die Pinnula halb umfassen.

Die Länge beträgt bei den Spindeln des Polypenkörpers 0,17 bis 0,25 mm. Die Spicula der Tentakel, die kleiner und schlanker sind und weniger aber ebenso große Dornen aufweisen wie die Spicula des Körpers, messen 0,07—0,1 mm. Bei den gebogenen Spicula der Pinnulae entspricht dieses Maß der Sehne des Bogens. Auch sie zeigen wenig aber kräftige Dornen.

Das Entoderm, das den ganzen Körper des Polypen bis in die hohlen Pinnulae der Tentakel hinein auskleidet, unterscheidet sich wesentlich von dem Ektoderm. Seine Zellen sind bedeutend höher, mindestens kubisch, oft sogar recht hohe Cylinderzellen. Der runde Kern liegt ungefähr in der Mitte. Das Plasma färbt sich wie bei den Zellen des Ektoderms und enthält ebenfalls stärker färbbare Körnchen, doch erscheint der Zellinhalt heller, da hier überall Vakuolen auftreten, die in den Zellen des Ektoderms fehlen. Gelegentlich fand ich einzelne Zellen von abweichender Beschaffenheit. Sie waren stets von schlauchförmiger Gestalt und zeigten

keine Vakuolen, dafür aber zahlreiche große dunkle Körner in ihrem Inneren. Ich erkläre sie als Drüsenzellen.

Auch die Zellen des Entoderms scheiden in der Höhe des Tentakelansatzes Muskelfasern ab, die peripher verlaufen und ebenso wirken wie die schon erwähnten Muskelfasern im Mauerblatt. Sie spielen bei der Retraktion des Polypen eine wichtige Rolle.

Im Inneren der Polypen, ganz besonders in den Tentakeln und ihren Pinnulae, trifft man allenthalben zahlreiche einzellige Algen. Meist liegen sie in den Zellen des Entoderms oder zwischen ihnen, zuweilen auch frei in der Leibeshöhle. Sie sind rund, haben einen Durchmesser von ungefähr  $8 \mu$  und färben sich mit Eisenhämatoxylin sehr dunkel. Bei anderen Färbungen, z. B. Toluidinblau, sind gewöhnlich zwei gefärbte Körper im Inneren der Algen zu erkennen, von denen der eine rund, wohl der Kern, der andere von verschiedener Gestalt ist.

Bevor ich zu den inneren Organen des Polypenkörpers übergehe, muß ich noch von der Mundscheibe bemerken, daß sie eine ektodermale Ringmuskulatur besitzt. Der Mund erscheint als ziemlich langer, sagittal verlaufender Spalt.

Das Schlundrohr ist oben ziemlich weit, verengt sich aber nach unten stark, so daß es mit einer kleinen ovalen Oeffnung in die Leibeshöhle einmündet. Es ist überall von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet, das jedoch in den verschiedenen Teilen abweichenden Charakter zeigt. Der obere Teil des Schlundrohres enthält zahlreiche Drüsenzellen, die stark färbbare — besonders mit Hämatoxylin — Klumpen und Körner einschließen. Färbungen mit Toluidinblau zeigen eine violettrote, den Zellen des Schlundrohres aufgelagerte Schicht, also eine deutliche Schleimschicht. Im unteren Teile des Schlundrohres sind die Zellen bewimpert. Ihr Inhalt erscheint bei HEIDENHAIN-Färbung ziemlich dunkel, weil sie mit zahlreichen stark färbbaren Körnchen angefüllt sind. Der ovale Kern liegt in der Mitte. Die Drüsenzellen fehlen auch hier nicht ganz, sind aber nur spärlich vorhanden, sodaß auch nur ein ganz schwacher Schleimbelag nachweisbar ist.

Die Siphonoglyphe liegt wie bei allen anderen Alcyonarien ventral, beginnt in der unteren Hälfte des Schlundrohres und endet bei dessen Einmündung in die Leibeshöhle. Ihre Zellen sind scharf gegen die anderen abgegrenzt und zeigen charakteristische Abweichungen. Sie sind höher, ihr Inhalt heller, weil die eingelagerten Körnchen außerordentlich klein sind, und der runde

Kern liegt an der Basis der Zelle. Die Zellen tragen kräftige Wimpern, die viel länger sind als die der übrigen Zellen im Schlundrohr. Drüsenzellen fehlen in der Siphonoglyphe.

Das Schlundrohr ist gestützt durch eine dünne Mesenchymschicht, die am dünnsten an der Siphonoglyphe ist und hier und da einzelne Zellen enthält. Das Entoderm, welches die Stützlamelle auf der anderen Seite bekleidet, hängt mit dem Entoderm der Leibeshöhle zusammen und zeigt von ihm keinerlei Abweichung.

Die Mesenterien bestehen aus einer dünnen Stützlamelle, die beiderseits von Entoderm bekleidet ist, im oberen Teile des Polypen von der Körperwand bis an das Schlundrohr reicht und von da an, wo das Schlundrohr aufhört, an ihrem freien Rande das Filament trägt. Die Muskelfahne ist schwach entwickelt. Die von den Entodermzellen abstammenden Muskelfasern verlaufen an der dem ventralen Richtungsfach zugewendeten Seite des Mesenteriums longitudinal, an der anderen radial. Sie beginnen bereits sehr weit oben, schon im untersten Teile der Tentakel.

Bei den Filamenten sind zwei Formen zu unterscheiden.

Die dorsalen Filamente weichen von den bei anderen Alcyonarien beschriebenen nicht ab. Es sind zwei Streifen von Cylinderzellen, die ziemlich lange Wimpern tragen, am Rande der beiden dorsalen Mesenterien entlang laufen und mit dem Cylinderepithel des Schlundrohres zusammenhängen. In der Mitte eines jeden Flimmerstreifens verläuft eine Längsrinne, so daß das Filament im Querschnitt zweilappig erscheint.

Die übrigen 6 Filamente, die 4 lateralen und 2 ventralen, zeigen beträchtliche Abweichungen von den bei anderen Formen, z. B. *Xenia* und *Alcyonium*, beschriebenen. Aeußerlich betrachtet, stellen sie dicke Wülste dar, die am Rande der Mesenterien entlang einen stark gewundenen Verlauf nehmen. Am Querschnitt ist folgendes zu erkennen: die Stützlamelle des Mesenteriums ist an ihrem freien Rande verdickt, und die Verdickung ist mit einem Gewebe überkleidet, das von dem Ektoderm des Mesenteriums nicht scharf geschieden und offenbar aus ihm entstanden ist, wenn es auch in mancher Hinsicht abweicht. Abgesehen davon, daß es eine bedeutend dickere Schicht bildet als das Entoderm im allgemeinen, ist bemerkenswert, daß überhaupt keine Zellgrenzen zu erkennen sind. Das Gewebe zeigt schaumige oder wabige Struktur, d. h. es ist eine große Menge von runden Hohlräumen vorhanden, die den Vakuolen der typischen Entodermzellen homolog sind, sich aber durch ihre bedeutendere Größe und Anzahl von ihnen unter-

scheiden. Die Hohlräume sind nur durch schmale Plasmabrücken getrennt, in denen überall kleine, stark färbbare Körnchen und hier und da Zellkerne liegen. Gelegentlich finde ich auch in den Filamenten größere, mit Eisenhämatoxylin sehr stark färbbare Klumpen, die ich als Drüsenzellen deute. Sie sind nur in spärlicher Anzahl vorhanden.

An den Mesenterien entstehen die Geschlechtsprodukte, und zwar nicht in dem oberen, frei hervorragenden Teile des Polypen, sondern etwas tiefer. Ich fand sie nur an lateralen und ventralen Mesenterien, dagegen hat ASHWORTH (1) bei *Xenia Hicksoni* in einzelnen Fällen auch Geschlechtsprodukte (Hoden) an dorsalen Mesenterien gefunden.

Mehrere Kolonien enthielten Eier in den verschiedensten Größen. Die größten hatten 160—200  $\mu$  im Durchmesser. Die Eier sind rund und besitzen einen exzentrisch liegenden, runden, bläschenförmigen Kern, dessen Grundsubstanz sich wenig oder gar nicht färbt, während das runde, ebenfalls wieder exzentrisch gelagerte Kernkörperchen stark gefärbt wird. Das Plasma zeigt Wabenstruktur und färbt sich in seiner Gesamtheit mäßig, enthält aber in großen Mengen sehr stark färbbare Körner (Dottereinlagerungen). Der Follikel von Entodermzellen, der das Ei umgibt, scheidet nach innen eine feine Lamelle ab. Außerdem war an den Eiern, von denen sich der Follikel abgehoben hatte, eine ganz dünne, helle Haut zu sehen.

Hoden fand ich nur in einer Kolonie und auch bei dieser nur in einer Längsschnittserie in mäßiger Anzahl, alle schon in späteren Entwicklungsstadien. Sehr instruktiv ist ein Schnitt, der einen großen, nahezu reifen Hoden so getroffen hat, daß der Stiel, mit dem der Hoden am Mesenterium hängt, längsgeschnitten ist. Der ungefähr 40  $\mu$  lange Stiel besteht aus einem Mesenchymstrang und ist mit Entoderm bekleidet, das einerseits mit dem der Leibeshöhle, andererseits mit dem des Hodenfollikels zusammenhängt. Der Hoden ist annähernd rund und besitzt einen Durchmesser von ungefähr 160  $\mu$ , wobei der Follikel mitgemessen ist. Der Follikel ist durch eine dünne, mit dem Mesenchymstrang des Stieles zusammenhängende Lamelle von dem Inhalte des Hodens getrennt. — Die Anzahl der Spermatozoen ist sehr groß. Ihre Köpfe liegen dicht gedrängt und bilden eine überall gleich dicke, der Wand des Hodens anliegende Schicht, deren Dicke ungefähr gleich dem halben Radius des Innenraumes des Hodens ist. Die Schwänze sind sämtlich nach der Mitte gerichtet, erreichen diese aber nicht. Im

übrigen ist der Innenraum des Hodens leer. HICKSON (9) spricht bei *Alcyonium* und ASHWORTH (1) bei *Xenia* von einem „Coagulum“, das den freien inneren Raum des Hodens mehr oder weniger ausfüllt und in den vollständig reifen Hoden fehlt. Ich habe auch in manchen Hoden von *Lithophytum* etwas derartiges gesehen, z. B. in dem erwähnten Hoden, bei dem der Schnitt den Stiel genau längsgetroffen hatte. Da ich aber das „Coagulum“ immer nur da fand, wo keine Schwänze zu erkennen waren, meine ich, daß das „Coagulum“ dadurch entstehen kann, daß bei nicht sehr guter Konservierung die Schwänze der Spermatozoen zu einem Klumpen zusammenbacken.

Die Polypen sind, wie bereits erwähnt, retraktil. Die eingezogenen Polypen erscheinen als warzenartige Erhebungen mit einem Loch in der Mitte, das entweder das Aussehen eines achtstrahligen Sternes hat oder rund und dann sehr klein ist. Wie die Organe in dem retrahierten Polypen liegen, war zum Teil an Mikrotomlängsschnitten zu erkennen, besser noch an Längsschnitten, die mit dem Rasiernmesser durch ganze Stämmchen geführt wurden derart, daß der Schnitt genau durch die Oeffnung eines oder mehrerer retrahierter Polypen ging. Daraus ergab sich folgendes:

Um den Polypen herum verläuft eine mäßig tiefe Einfaltung, hervorgerufen durch den starken Zug der an den Mesenterien entlang laufenden Retraktormuskeln. Die Retraktormuskeln ziehen ferner die Mundscheibe sehr tief hinab und bewirken ein harmonikaartiges Zusammenklappen des Schlundrohres. Die Tentakel krümmen sich durch die Wirkung ihrer Längsmuskeln nach innen ein. Die Einkrümmung ist aber keine gleichmäßige, vielmehr knicken die Tentakel an bestimmten Stellen ein. Die erste Stelle liegt an der Basis des Tentakels, die zweite dort im Tentakel, wo die längsgerichteten Spicula aufhören und die querliegenden beginnen, die dritte da, wo die Spicula überhaupt aufhören. Nun tritt auch die Ringmuskulatur, die, wie oben beschrieben, um den Polypenkörper in der Höhe des Tentakelansatzes, also ganz nahe der ersten Umbiegungsstelle herumgeht, in Tätigkeit. Sie zieht die Körperwand so weit zusammen und damit die Tentakel aneinander, daß nur eine kleine, runde oder bei unvollständiger Zusammenziehung achteckige Oeffnung übrig bleibt. Die Lage der Tentakel ist im retrahierten Polypen so, daß ihre basalen Teile nach dem Munde hinweisen und mit ihren aboralen Seiten aneinander liegen, der mittlere Teil jedes Tentakels parallel zur Mund-

scheibe und mit der aboralen Seite auf ihr liegt, während die Spitze nochmals eingebogen ist, also wieder nach oben weist. Die Pinnulae werden durch Kontraktion der an ihrer Innenseite verlaufenden Längsmuskeln nach der Mittellinie des Tentakels hin eingekrümmt.

Ich komme nun zur Beschreibung des feineren Baues der Kolonie.

Das Ektoderm der Kolonie gleicht dem des Polypenkörpers. Es ist ebenfalls ein flaches Plattenepithel und enthält oft Zellen von unregelmäßiger Form, die Fortsätze in die Tiefe entsenden und mit den unter ihnen liegenden Zellen des Cöenchyms zusammenhängen.

Das Cöenchym zeigt sehr verschiedene Ausbildung. Außen um den Stamm herum ist es mäßig, an den Stellen, wo zwei Polypenhöhlen aneinander stoßen, stärker entwickelt. Im Inneren der Kolonie sind die Hohlräume der Polypen nur durch dünne Lamellen geschieden, doch ist dort, wo mehrere Coelentera zusammenstoßen, die Mächtigkeit des Cöenchyms wieder bedeutender. — Eingelagerte Zellen und Spicula sind natürlich reichlich vorhanden.

Zellen liegen allenthalben verstreut in sehr verschiedener Anordnung. Unmittelbar unter dem Ektoderm, teilweise damit zusammenhängend, bilden sie zuweilen dichte Haufen von großer Ausdehnung. Weiter im Inneren finden sich solche Zellhaufen nicht mehr, aber oft noch kleinere zusammenhängende Gruppen und Stränge. Einzelne Zellen liegen überall dazwischen. Sogar in den äußerst dünnen Wänden zwischen den Polypenhöhlen liegen noch einzelne Zellen und Zellstränge, ebenso wie in der Stützlamelle der Mesenterien. Die in den Mesenterien liegenden Zellen liefern ja bekanntlich die Geschlechtsprodukte. — Die Form der Zellen ist rundlich, oval, spindelförmig oder polygonal, der Inhalt stets körnig und ziemlich dunkel gefärbt. Besonders scharf heben sich die Körner bei manchen tiefer liegenden Zellen ab. Für die Größe der Zellen gilt dasselbe wie bei denen im Mauerblatt des Polypen.

Spicula sind bei allen Exemplaren zahlreich vorhanden, doch zeigte ihre Menge eine beträchtliche Variabilität, so daß einzelne Stücke ziemlich starr und fest erschienen, während andere sehr viel weicher waren. Die Spicula finden sich in der Rinde wie im Inneren des Stammes und der Basis. Man kann drei Formen unterscheiden:

1) Lange, schlanke, gerade oder nur schwach gebogene Spindeln mit ziemlich spärlichen schwachen Dornen. Die durchschnittliche Länge beträgt 0,36 mm.

2) Kurze Spindeln. Sie sind ebenfalls nur mäßig gebogen oder gerade. Sie besitzen verhältnismäßig auch nicht mehr Dornen als die vorigen, die Dornen sind aber bedeutend größer und stärker und häufig verzweigt. Diese Spindeln sind gegen 0,13 mm lang, also etwa ein Drittel der vorigen. Ihre Dicke ist aber nahezu dieselbe. Die Dornen sind zuweilen in Kreisen um die Achse der Spindel herum angeordnet.

3) Noch kürzere Spindeln oder Stäbchen, da sie oft stumpf endigen. Sie sind gerade, ebenfalls mit großen, verzweigten Dornen besetzt, die meist in deutlichen Kreisen stehen. Die Länge dieser Spicula beträgt nur 0,07 mm. Auch ihre Dicke ist nur halb so groß wie die der vorigen.

Zwillinge kommen besonders bei den langen Spindeln vor. Sie scheinen aber nicht sehr häufig zu sein, und die, welche ich fand, waren alle zerbrochen.

Alle drei Formen der Spicula trifft man in der Rinde, im Inneren der Kolonie fand ich nur die langen Spindeln. Ihre Anzahl ist auch hier nicht klein, aber doch bedeutend geringer als in der Rinde. Sie sind außerdem schwächer bedornt als die Spicula der Rinde, fast glatt. — Von einer Anordnung nach irgend welchen Regeln ist bei den Spicula der Rinde nichts zu erkennen. Sie liegen in großer Anzahl dicht zusammen, kreuz und quer und die drei Formen ebenfalls anscheinend regellos durcheinander gemischt. Im Inneren der Kolonie liegen die Spicula schräg gekreuzt und bilden ein Maschenwerk.

Manche Kernfarbstoffe färbten auch die Spicula, besonders das Toluidinblau. Beim Entkalken blieb stets ein organischer Rest zurück, der sich stark färbte und noch annähernd die Form des Spiculums zeigte.

Das Entoderm kleidet alle Hohlräume der Kolonie aus und zeigt überall dieselbe Beschaffenheit wie in den Polypen. Abgesehen von dieser histologischen Uebereinstimmung sind die Hohlräume der Kolonie nicht alle gleichwertig.

Ein Querschnitt durch die Basis, also parallel zur Richtung der aus der Basis emporwachsenden Stämmchen, durchschneidet eine große Anzahl von Hohlräumen. Meist liegt in der Mitte eine Anzahl weiter, unregelmäßig begrenzter Höhlen, nach dem Rande zu kleinere, die im Querschnitt gewöhnlich rund erscheinen. Das

ist jedoch nicht immer der Fall, denn gelegentlich treten die weiten Höhlen bis dicht an das Ektoderm heran, und im Inneren sind auch engere Kanäle zu sehen. Es handelt sich also um ein Gewirr unregelmäßig verlaufender und miteinander allenthalben in Verbindung stehender Kanäle, von denen wenigstens in der Regel die weitesten im Inneren und die engen dicht unter der Oberfläche liegen. Die dünne Cöenchymschicht zwischen dem Ektoderm und dem Lumen der äußersten Kanäle ist dicht mit Zellen erfüllt. Im Entoderm der Kanäle oder auch frei in ihrem Lumen finden sich einzellige Algen in sehr großer Anzahl, oft so viele, daß sie die Kanäle geradezu verstopfen. Am zahlreichsten sind sie dicht unter der Oberfläche, nach innen zu werden sie spärlicher. — Ein prinzipieller Unterschied läßt sich zwischen den weiten und engen Kanälen nicht machen, da beide Kanalformen ineinander übergehen.

Anders ist es in den Stämmchen. Hier müssen unterschieden werden: die verlängerten Polypenhöhlen und Ernährungs- (oder Verbindungs-)kanäle.

Die Polypenhöhlen sind die weitesten Hohlräume im Stämmchen, verlaufen geradlinig und reichen, wie oben bereits festgestellt wurde, größtenteils bis zur Basis hinab. Sie gehen hier nicht etwa direkt in die weiten Kanäle der Basis über, sondern stehen mit diesen nur durch enge Verbindungskanäle im Zusammenhang. Die 8 Mesenterien erstrecken sich durch den ganzen Verlauf der Polypenhöhlen bis zur Basis. Sie sind im untersten Teile zwar schmal, aber doch deutlich vorhanden. Auch die Filamente hören nicht früher auf. Ob die Retraktormuskeln ebenfalls bis zur Basis hinab gehen, ließ sich nicht mit Sicherheit entscheiden, da die Kolonien in diesem Teile weniger gut erhalten waren. — Die Orientierung der Polypenhöhlen ist stets derart, daß die Wand, an welche sich die dorsalen Mesenterien ansetzen, nach der Achse des Stämmchens zu liegt.

Außer den Polypenhöhlen besitzt die Kolonie noch zahlreiche andere Kanäle, die histologisch einander sämtlich gleichwertig sind, denn sie werden alle von dem gleichen typischen Entoderm ausgebildet. Nach Lage und Verlauf kann man bei ihnen zwei Formen unterscheiden.

Alle Polypenhöhlen stehen durch Verbindungskanäle in Zusammenhang. Diese Kanäle sind zuweilen sehr kurz, ihr Verlauf dann geradlinig. Solche kurze gerade Kanäle können nur dort vorhanden sein, wo die beiden benachbarten Polypenhöhlen nur durch eine dünne Wand getrennt sind. In einem meiner Präparate

bildete ein ventrales oder laterales Filament eine Schleife, die durch den Verbindungskanal weit in das Coelenteron des Nachbarpolypen hineinragte. Der Kanal, dessen Weite nicht bedeutend war, wurde durch das Filament vollständig ausgefüllt. — Dort, wo mehrere Polypenhöhlen aneinander stoßen, ist zwischen ihnen das Cönenchym kräftiger ausgebildet. Auch hier können Verbindungskanäle hindurchgehen. Diese sind natürlich länger, ihr Verlauf ist nicht geradlinig, und in der Mitte sind sie erweitert. — Die Zahl der Verbindungskanäle ist nicht besonders groß. Wenn ich auch an manchem Schnitt mehrere fand, so war dagegen an anderen überhaupt keiner zu sehen.

Ein Kanalsystem liegt unter dem Ektoderm zwischen der Oberfläche der Kolonie und den Polypenhöhlen. Es ist gut ausgebildet und entspricht jedenfalls dem von ASHWORTH (1) bei *Xenia* beschriebenen „superficial canal system“. Die Kanäle sind bald eng und von rundlichem Querschnitt, bald stark erweitert mit unregelmäßig gestaltetem Lumen, manchmal weite Lakunen, deren Durchmesser dem der Polypenhöhlen nicht viel nachsteht. Die Ausbildung dieser Kanäle hängt von der Mächtigkeit des Cönenchyms ab. Wo das Coelenteron eines Polypen nur durch eine dünne Wand von der Außenwelt getrennt ist, können keine Kanäle vorhanden sein, sondern nur in den Winkeln zwischen je zwei aneinander grenzenden Polypenhöhlen oder besonders dort, wo von drei Polypenhöhlen die mittlere etwas weiter nach innen liegt und so durch eine dickere Wand von der Außenwelt getrennt ist. Die Kanäle hängen allenthalben untereinander und mit den Polypenhöhlen zusammen. Ihr Verlauf ist kein besonders regelmäßiger, doch sind vielfach gewundene Längskanäle zu erkennen, die von der Basis der Kolonie bis an den freien Teil der Polypen herangehen.

Eine scharfe Scheidung zwischen dem oberflächlichen Kanalsystem und den Verbindungskanälen ist nicht überall möglich. Denn da das oberflächliche Kanalsystem in allen Teilen des Stämmchens vorhanden ist, findet es sich auch zwischen den obersten, endständigen Polypen, reicht hier ein Stück in das Innere des Stämmchens hinein und geht dabei unmerklich in die Verbindungskanäle über. Längskanäle können also zwischen den Polypen nicht in gleicher Weise vorhanden sein wie in der Wand des Stämmchens, und hier ist demnach eine Abweichung von den im übrigen ähnlichen Verhältnissen bei *Xenia*, die nach ASHWORTH (1) auch zwischen den Polypen Längskanäle besitzt.

In allen Hohlräumen des Stämmchens findet man einzellige Algen, deren Menge in den dicht unter der Oberfläche liegenden Kanälen und Polypenhöhlen sehr groß ist, nach innen zu aber stark abnimmt, so daß sie in den innersten Polypenhöhlen nur noch in geringer Zahl anzutreffen sind.

Die anderen Formen der Gattung *Lithophytum*, die ich untersuchte, waren, wie schon erwähnt, weniger gut erhalten. Ich kann deshalb über ihren Bau nur wenige kurze Notizen geben.

**L. africanum** (Max). — Im Habitus zeigt diese Form eine gewisse Aehnlichkeit mit der vorigen, da auch bei ihr eine Anzahl von gemeinsamer Basis sich erhebender Stämmchen vorhanden ist. Die Stämmchen sind aber mindestens doppelt so hoch wie bei *L. thyrsoides*, ohne dabei dicker zu sein, und die Polypen sitzen nicht einfach auf der oberen Hälfte des Stämmchens, sondern die Stämmchen sind in ihrem oberen Teile stark verzweigt und tragen erst auf diesen Zweigen die dicht gedrängt sitzenden Polypen. Die Polypen sind nicht retraktil und bedeutend kleiner als bei der vorigen Form. Das Cöenchym ist mäßig stark entwickelt. Es enthält zahlreiche Zellen, besonders in den an das Ektoderm angrenzenden Schichten. Die Polypenhöhlen sind durch kurze, gerade Kanäle verbunden, dagegen fehlt ein oberflächliches Kanalsystem. — Von den Mesenterien war meist nur die Stützlamelle erhalten geblieben, von den Filamenten nur wenig zu sehen. Dieses wenige läßt aber darauf schließen, daß die ventralen und lateralen Filamente anders gebaut sind als bei *L. thyrsoides*. — Geschlechtsprodukte sind ziemlich zahlreich vorhanden. Ein Teil davon läßt sich mit Sicherheit als Eier bestimmen. Außerdem finde ich aber auch Körper, die ich eher als Hoden ansprechen möchte. Sie sind von gleicher Größe und Gestalt wie die Eier und liegen mit ihnen sogar in einem Coelenteron zusammen. Ob hier wirklich Hermaphroditismus vorliegt, ist bei dem Erhaltungszustande des Objekts nicht sicher. — Einzellige Algen sind sehr zahlreich vorhanden. Sie zeigen dieselben Eigenschaften wie bei *L. thyrsoides*.

**L. flabellum** (Q. G.). — Größere Aehnlichkeit mit *L. thyrsoides* im Habitus als die vorige Form scheint mir diese Form zu haben. Es fehlt noch die Anordnung der Polypen zu enger zusammengeschlossenen Gruppen, die bei *L. africanum* bereits vorhanden ist. Die Kolonie, die mir zur Verfügung steht, ist nicht vollständig, da der untere Teil fehlt. — Die Tentakel der Polypen sind eingefaltet, die Mundscheibe ist sehr tief hinabgezogen. Das Schlund-

rohr zeigt starke Drüsenabsonderung. Die Mesenterien sind sehr dünn, die Muskelfahne schwach, Geschlechtsprodukte nicht vorhanden. — Das Cönenchym ist mäßig entwickelt. Ein oberflächliches Kanalsystem fehlt, dafür sind die Verbindungen zwischen den Polypen zum Teil eigenartig. So fand ich im oberen Teil der Kolonie mehrere Stellen, wo drei Polypenhöhlen untereinander in direkter Verbindung standen. Weiter unten fand ich dann auch paarweis miteinander kommunizierende Coelentera, diese aber direkt unter der Oberfläche, während die anderen im Innern der Kolonie lagen. Im unteren, sterilen Teile der Kolonie sind die mittleren Höhlen sehr weit, und die Gesamtzahl der getroffenen Coelentera ist viel geringer als die Zahl der vorhandenen Polypen. Es müssen also viele schon nach kurzem Verlauf blind endigen. — Einzellige Algen sind ebenso vorhanden wie bei den beiden vorigen Arten, sie sind aber etwas größer.

**L. viridis** (MAY). — Das Cönenchym ist so spärlich ausgebildet, daß ein Kanalsystem in ihm gar nicht vorhanden sein kann. Querschnitte durch den untersten Teil der Kolonie zeigen eine große Anzahl verschieden weiter, meist sehr unregelmäßig gestalteter Hohlräume. — Daß die grüne Farbe, von der die Art ihren Namen hat, durch einzellige Algen hervorgerufen wird, ist bereits bekannt.

**L. confertum** KÜKTH. — Die Polypen sind ziemlich stark retraktil. Das Cönenchym ist von nicht geringer Dicke, durch das DELAFIELDSche Hämatoxylin schwach gefärbt, mit Ausnahme der an das Entoderm angrenzenden Lamelle, welche ebenso wie die dünnen Stützwände der Mesenterien und des Schlundrohres sehr stark gefärbt ist und sich von dem übrigen Cönenchym scharf abhebt. Das Cönenchym ist überall mit zahlreichen Zellen durchsetzt. — Die Kolonie enthält im oberen Teile Eier in geringer Anzahl, an der Basis dagegen, wo sie abgeschnitten ist, große Mengen, die makroskopisch erkennbar sind. — Die Polypenhöhlen werden durch kurze, gerade Kanäle verbunden, ein oberflächliches Kanalsystem war nicht nachweisbar. — In den oberen Teilen der Kolonie sind alle Hohlräume mit einzelligen Algen geradezu vollgestopft.

**L. elegans** (MAY). — Die Polypen sind sehr klein. — Das Cönenchym ist in dem polypentragenden Teil der Kolonie nur schwach entwickelt, ein oberflächliches Kanalsystem also nicht vorhanden. Der untere Teil zeigt eine ziemlich dicke Rinde mit sehr zahlreich eingelagerten Spicula. — Die in großer Zahl vorhandenen

einzelligen Algen sind größer als bei den bisher besprochenen Formen, gegen 10  $\mu$  im Durchmesser.

**L. brassicum** (MAY). — Das Cönenchym ist so schwach entwickelt, daß ein oberflächliches Kanalsystem kaum vorhanden sein kann. — Sehr eigenartige Resultate gab besonders hier, aber auch gelegentlich bei anderen Präparaten, die Färbung mit Methylgrün. Dabei färbten sich die Zellkerne u. s. w. wie gewöhnlich grün, die organischen Ueberreste der Spicula (beim entkalkten Objekt) dagegen intensiv violett. — Die Kolonie enthält Eier und die üblichen einzelligen Algen. — Die Querschnitte durch den unteren Teil der Kolonie zeigen in der Mitte eine Anzahl weiter Höhlen, in den Randpartien engere. In den mittleren Höhlen sind noch die Stützlamellen der Mesenterien zu erkennen und hier und da Stücke der Filamente. Diese Ueberreste lassen mit ziemlicher Sicherheit darauf schließen, daß die ventralen und lateralen Filamente ebenso oder sehr ähnlich gebaut sind wie die von *L. thyrsoides*. Die engen, zum Teil unregelmäßig begrenzten Höhlen in den Randpartien machen nicht den Eindruck eines besonderen Kanalsystems, sondern scheinen blind endigende Polypenhöhlen und deren Verbindungskanäle zu sein.

**L. armatum** КЮКН. — Das Cönenchym ist nur schwach entwickelt, andere Kanäle als die Polypenhöhlen und ihre kurzen Verbindungen fehlen. Die ventralen und lateralen Filamente zeigen, noch einigermaßen deutlich erkennbar, dieselbe maschige, schaumige Struktur wie bei der vorigen Art, also auch ähnlich wie bei *L. thyrsoides*. — Die einzelligen Algen sind nicht so zahlreich wie bei den anderen Arten.

**L. arboreum** (FORSK.). — Die Querschnittsbilder ähneln sehr denen von *Dendronephthya*. Das Cönenchym ist nur schwach entwickelt und enthält unmittelbar unter dem Ektoderm zahlreiche, dicht zusammenliegende Zellen, tiefer einzelne Zellen und Zellstränge. Die Stützlamellen der Mesenterien und des Schlundrohres erscheinen dick im Verhältnis zur Körperwand; die Mesenterien sind oft ebenso dick wie die Trennungswände der Polypenhöhlen. — Ein Kanalsystem außer den Polypenhöhlen fehlt im oberen Teile der Kolonie durchaus. Die meisten Coelentera endigen nach kurzem Verlauf blind, nur wenige gehen tief hinunter. Die Mesenterien sind schon ein Stück vor dem blinden Ende so klein, daß man sie kaum noch wahrnimmt. — Die ventralen und lateralen Filamente zeigen nahezu dasselbe Aussehen wie bei der weiter unten beschriebenen *Dendronephthya maxima*, d. h. das Mesenterium ver-

dickt sich nach seinem Rande zu gleichmäßig und enthält in seiner Entodermbekleidung unregelmäßig verstreut große Drüsenzellen. Die Filamente erscheinen nicht so massig wie bei *Dendr. maxima*, die Polypen sind aber auch bei der vorliegenden Form viel kleiner. Die Mesenterien enthalten wenige Eier. — Die Orientierung der Polypenhöhlen ist auch hier — und das dürfte die Regel bei allen Formen sein — derart, daß die dorsalen Mesenterien nach innen liegen. — Im Entoderm trifft man zahlreiche einzellige Algen an, die sich durch besondere Kleinheit auszeichnen. Ihr Durchmesser beträgt gegen 5  $\mu$ .

Zum Vergleich bringe ich einige Angaben über den Bau von **Lemnalia** nach BOURNES Arbeit (4).

Die Querschnitte, die BOURNE von *Lemnalia nitida* VERR. zeichnet, ähneln sehr denen, die ich bei manchen Formen von *Lithophytum* (z. B. *L. flabellum* und *L. armatum*) sah, und zeigen schwach entwickeltes Cönenchym mit vielen, durch das Verschwinden der Spicula infolge der Entkalkung hervorgerufenen Löchern. Die Polypen sind durch kurze Kanäle verbunden. Andere Kanäle fehlen. Die Mesenterien sind sehr dünn, die ventralen und lateralen Filamente kaum angedeutet. Allerdings gesteht BOURNE ein, daß der Erhaltungszustand seines Materials nicht sehr gut gewesen sei, so daß er Genaueres über die Filamente nicht sagen könne. Da er aber sonst an seinen Präparaten ziemlich viel gesehen hat, kann ich aus seiner Zeichnung schließen, daß die lateralen und ventralen Filamente im Prinzip ebenso gebaut sind wie bei der im folgenden beschriebenen *Dendronephthya* und sich nur durch ihre viel schwächere Ausbildung unterscheiden. — Das Entoderm zeigt die gewöhnliche Beschaffenheit und enthält zahlreiche einzellige Algen.

### **Dendronephthya maxima** KÜKTH.

Diese durch ihre bedeutende Größe ausgezeichnete Form ist erst kürzlich von Herrn Dr. DOFLEIN in mehreren Exemplaren, darunter eines von  $\frac{3}{4}$  m Höhe, in den japanischen Gewässern gesammelt worden, wo sie in Tiefen von 120—400 m lebt. Herr Prof. KÜKENTHAL, der die Alcyonarien der DOFLEINSchen Reise bearbeitet und die *Dendr. maxima* zusammen mit anderen neuen Arten im Zoologischen Anzeiger (19) kurz beschrieben hat, hatte die große Güte, mir Bruchstücke davon zur Untersuchung zu überlassen.

Das Ektoderm zeigt von dem bei anderen Formen beobachteten Plattenepithel keine Abweichung. Auf den Tentakeln befinden sich höhere Zellen, die an ihrer Basis die bekannte Längsmuskulatur abgeben. Die Längsmuskeln der einzelnen Pinnulae sind nicht so deutlich erkennbar wie bei *L. thyrsoides*.

Im Ektoderm sieht man Nesselkapseln in großer Anzahl, welche 8—10  $\mu$  lang sind und einen Querdurchmesser von 2 bis  $2\frac{1}{2}$   $\mu$  haben. Die meisten Kapseln sind oval, andere eiförmig, zuweilen sogar an einem Ende ziemlich stark zugespitzt, wieder andere halbmondförmig gebogen. Auch S-förmig gebogene und Birnenformen kommen vor. Der Querschnitt ist rund. Die Nesselkapseln finden sich am Körper des Polypen überall, besonders zahlreich an den Tentakeln; dagegen konnte ich weiter unten, an dickeren Zweigen, keine mehr nachweisen. Zum Teil liegen sie einzeln, an manchen Stellen aber auch in größerer Zahl beisammen. Derartige Stellen, die etwas hervorgewölbt sind, gibt es ebenso auf den Tentakeln wie auf dem Körper des Polypen. Die Nesselkapseln stehen mit ihrer Längsachse im allgemeinen senkrecht zum Ektoderm. Sie zeigen eine sehr dünne, glasklare, nicht färbbare Haut, während der Inhalt sich bei meinen sämtlichen Präparaten so dunkel gefärbt hat (mit Orcein oder Eisenhämatoxylin), daß nichts mehr darin zu erkennen ist. — Oft sieht man auch in Zellen des Coenenchyms Nesselkapseln liegen. Sie stellen Jugendstadien dar und wandern später an die Oberfläche.

Das Schlundrohr ist mit Cylinderepithel ausgekleidet, in dem die bekannten drei Zellformen zu unterscheiden sind: die gewöhnlichen, bewimperten Cylinderzellen, die etwas höheren, mit besonders langen und starken Wimpern versehenen Zellen der Siphonoglyphe und Drüsenzellen. Die Drüsenzellen zeigen ein eigenartiges Verhalten. Mit Toluidinblau wird durch violette Färbung ein Schleimbelag nachgewiesen, das Eisenhämatoxylin hebt die Drüsenzellen durch tiefdunkle Färbung scharf hervor. Ganz besonders schöne Resultate gibt aber die Orceinfärbung; sie läßt nämlich ganz deutlich eine Verschiedenheit der Drüsenzellen erkennen. Die einen färben sich ziegelrot, die anderen tief violettblau. Bei den übrigen Zellen des Schlundrohres ist das Plasma hellblau, die Kerne sind dunkelviolettrötlich gefärbt. Daraus ergibt sich, daß die Reaktion eines Teiles der Drüsenzellen der Reaktion der Zellkerne, die der übrigen der Reaktion des Plasmas ähnlich ist. Im Reagenzglas gibt das Orcein mit einer Base violettblaue, mit einer Säure rote Färbung, so daß man von basisch und sauer

reagierenden Drüsenzellen reden darf. Die Gestalt der Drüsenzellen ist schlauch-, becher- oder birnförmig. Der Inhalt besteht bei den roten Zellen aus zahlreichen, mäßig großen Körnern, bei den blauen aus größeren zusammenhängenden Klumpen. Die roten Zellen sind meist größer, bauchiger als die blauen, außerdem zahlreicher. Eine bestimmte Verteilung der beiden Zellformen ist nicht erkennbar. Beide fehlen natürlich in der Siphonoglyphe; am zahlreichsten sind sie in den mittleren Partien des Schlundrohres.

Die Mesenterien sind ziemlich dick. Longitudinale Muskeln (Retraktoren) und radiale sind vorhanden aber nicht stark.

Die dorsalen Filamente zeigen die bekannte Struktur. Dagegen bedürfen die ventralen und lateralen einer genaueren Beschreibung. Als „Filament“ muß man an den ventralen und lateralen Mesenterien eigentlich die ganze Bekleidung bezeichnen, da diese im wesentlichen überall die gleiche Beschaffenheit zeigt, oder man dürfte den Ausdruck „Filament“ überhaupt nicht gebrauchen. Die Mesenterien erscheinen im Querschnitt sehr dick und von unregelmäßiger, lappiger Gestalt; am dicksten ist der Rand. Eine einfache Entodermbekleidung ist nicht vorhanden, vielmehr sind überall, auch im Innern des Mesenteriums, zahlreiche Zellen zu finden mit runden Kernen und vielen kleinen Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin tief schwarz färben. Dazwischen sind Drüsenzellen eingelagert, die ganz den im Schlundrohr befindlichen gleichen. Es sind meist rote Zellen, die blauen nur spärlich vorhanden. Sie sind zwar an dem verdickten Rande des Mesenteriums etwas häufiger, fehlen aber auch in dessen übrigen Partien nirgends. Gelegentlich fand ich Nesselkapseln an den Mesenterien. Sie machten aber fast immer den Eindruck, als wären sie nur durch Zufall hierhergekommen.

Wie weit hinab die Mesenterien reichen, ließ sich nicht feststellen, da ich die Kolonien nicht an der Basis durchschneiden konnte. Querschnitte durch einen der dickeren Zweige zeigen nur wenige Polypenhöhlen, aber in jeder alle 8 Mesenterien, zwar nur klein, doch in der charakteristischen Gestalt. Die weitaus größte Zahl aller Coelentera endet bereits in den Zweigen; die Mesenterien gehen bis an das Ende.

Das Cöenchym ist mäßig entwickelt. Es zeigt zwei Schichten, die besonders gut zu erkennen sind an solchen Präparaten, welche mit Eisenhämatoxylin so gefärbt waren, daß außer Zellplasma und

Kernen alles übrige vollständig ungefärbt blieb. Unmittelbar unter dem Ektoderm ist das Cönenchym glasklar und strukturlos. Ohne das Ektoderm und die Zelleinlagerungen hätte man hier von der Existenz des Cönenchymis überhaupt nichts gemerkt. Anders sieht das Cönenchym dort aus, wo es an das Entoderm angrenzt. Hier zeigt es mattgelbe Farbe und deutliche Faserstruktur. Das faserige Cönenchym umgibt also alle Polypenhöhlen, während das helle, durchsichtige die ganze Kolonie umgibt. Das letztere kommt übrigens auch, aber nur in geringem Maße, im Inneren vor, dort wo mehrere Coelentera zusammenstoßen und das Cönenchym zwischen ihnen stärker entwickelt ist. Die Grenze zwischen den beiden Schichten ist ziemlich deutlich und oft durch Zellstränge markiert. Bei Färbung mit Säurefuchsin nahm die faserige Schicht die Farbe gut an, während die andere sich nur ganz schwach färbte.

Das Cönenchym enthält Spicula, die KÜKENTHAL (19) beschrieben hat, und zahlreiche Zellen. Ich beschreibe von diesen zunächst die in der äußeren Schicht vorkommenden. Unmittelbar unter dem Ektoderm, zum Teil damit zusammenhängend, liegen Zellen von verschiedener Gestalt, die leicht als Abkömmlinge der Ektodermzellen zu erkennen sind, mit rundem Kern und schwach färbbarem, nur kleine Körner enthaltendem Plasma. Zuweilen finden sich solche Zellen auch tiefer, einzeln oder zu Strängen und Gruppen vereinigt. Oft trifft man Zellen, die durch stärkere Körnereinlagerungen und auch meist durch bedeutendere Größe ausgezeichnet sind; sie sind mit den vorigen durch Uebergänge verbunden und demnach nicht scharf zu trennen. In beiden Zellformen kommen Nesselkapseln vor, manchmal nahe der Oberfläche, zuweilen aber auch recht weit im Inneren, sodaß die Zellen einen beträchtlichen Weg zurücklegen müssen, um die Nesselkapseln an den ihnen zukommenden Ort zu bringen. An vielen Stellen sieht man große, langgestreckte Zellen mit stark körnigem Inhalt, teils einzeln, teils in Gruppen vereinigt, deren Richtung senkrecht zur Oberfläche ist. Nach innen sind diese Zellen in einen oder wenige feine Fortsätze ausgezogen, die bis an die faserige Schicht des Cönenchymis heranreichen. Ein merkwürdiges Aggregat von Zellen ist regelmäßig in dem freien Teile der Polypen anzutreffen. Hier zieht sich unmittelbar unterhalb des Tentakelansatzes um den Polypenkörper herum ein breiter Ring von großen, durch zahlreiche eingelagerte Körner stark verdunkelten Zellen. Die Zellen haben polygonale Gestalt, ziemlich glatte Konturen und liegen

dicht gedrängt, unmittelbar unter dem Ektoderm beginnend, bis an die faserige Schicht des Cöenchyms heran. Oft sind Nesselkapseln darin zu finden. Die Abgrenzung des Ringes nach oben wie nach unten ist ganz scharf. — Außerdem liegen allenthalben im Cöenchym verstreut sehr kleine Zellen mit langen, ganz dünnen Ausläufern. Der Zelleib ist bei ihnen spindelförmig oder polygonal. — In der faserigen Schicht des Cöenchyms sind ebenfalls Zellen vorhanden, wenn auch nicht in gleich großer Zahl. Die Formen sind die bisher beschriebenen, mit Ausnahme deren, von denen gesagt wurde, daß sie nur bis an die faserige Schicht heranreichen. Auch Nesselkapseln fand ich wiederholt, wenn auch nicht gerade häufig.

Schließlich habe ich auch noch Zellen gefunden, die als Nervenzellen gedeutet werden müssen. Sie liegen unmittelbar unter dem Ektoderm und sind besonders gut an einem sehr schräg geführten Längsschnitt zu erkennen. Sie sind sehr klein, bi- oder multipolar und stehen durch Ausläufer untereinander in Verbindung. Der Inhalt ist schwach körnig, Fasern konnte ich erst mit meiner stärksten Vergrößerung (Leitz, Imm.  $\frac{1}{18}$  mm, Ok. 4) erkennen.

Die Scheidung des Cöenchyms in zwei Schichten ist nur dort erkennbar, wo es eine gewisse Mächtigkeit besitzt. An den Stellen, wo nur eine dünne Lamelle vorhanden ist, wie um das Schlundrohr herum, in den Tentakeln u. s. w., ist keine Differenzierung zu erkennen; die Struktur erscheint hier mehr oder weniger faserig.

Die Zellen des Entoderms sind von ziemlich unregelmäßiger Gestalt, in der Regel ebenso hoch oder höher als breit, so daß man von kubischen oder Cylinderzellen sprechen kann. Das Plasma enthält außer dem runden Kern mäßige Körnereinlagerungen und kleine Vakuolen. Gelegentlich sieht man Zellen von drüsigem Aussehen mit größeren dunklen Klumpen im Inneren. Auffällig ist der Unterschied in der Höhe der Zellen. An den Außenwänden besteht das Entoderm aus sehr hohen Cylinderzellen, während an den anderen Wänden die Zellen bisweilen kaum noch kubisch genannt werden können. Hier und da findet man Nesselkapseln, deren Lage manchmal durchaus den Anschein erweckt, als ob sie hierher gehörten, d. h. sie sitzen so, daß die helle Kappe, die bei den im Ektoderm steckenden Nesselkapseln nach außen gewendet ist, hier in das Coelenteron hineinragt. Die Annahme, daß die Nesselkapseln in das Entoderm hineinwandern können, wird ge-

stützt dadurch, daß in den angrenzenden Schichten des faserigen Cöenchyms Nesselkapseln gefunden wurden. — Die Auskleidung der geraden, kurzen und engen Verbindungskanäle zwischen den Polypenhöhlen besteht aus dem gewöhnlichen typischen Entoderm. — Einzellige Algen habe ich nicht gefunden.

Meine Präparate enthalten zahlreiche Eier in den verschiedensten Größen, sodaß die Umwandlungen, die in der wachsenden Eizelle vor sich gehen, sehr gut zu erkennen sind. Reifeteilungen allerdings konnte ich leider nicht finden. Der Kern ist schon in einem sehr frühen Stadium bläschenförmig, seine Grundsubstanz ist schwach färbbar und umschließt ein stark färbbares rundes Kernkörperchen. Zuweilen enthielt der Kern sogar zwei solche kleine Körperchen, die sich ziemlich gleich verhielten. Das Plasma färbt sich bei diesen jungen Eizellen gleichmäßig und ziemlich schwach, aber dunkler als die Grundsubstanz des Kernes. Bei fortschreitendem Wachstum der Eizelle zeigen sich bald vereinzelt kleine, scharf umgrenzte, runde, helle Stellen, die ich als Vakuolen deute. Zu gleicher Zeit treten feine dunkle Körner (Dotterkörner) auf, die zu kleinen Häufchen vereint und auf den Inhalt der Zelle unregelmäßig verteilt sind. Vakuolen und Körner nehmen allmählich an Größe und Zahl bedeutend zu und ordnen sich so, daß schließlich der gesamte Zellinhalt eine gleichmäßige Schaumstruktur zeigt und die Dotterkörner ebenfalls gleichmäßig auf die Plasma-  
brücken verteilt sind. Der Kern, der schon bei jungen Eizellen sehr exzentrisch, ganz nahe dem Rande, liegt, behält diese Lage und seine runde, bläschenförmige Gestalt bei. Seine Grundsubstanz ist bei den älteren Eizellen nahezu ungefärbt, das Kernkörperchen, das seinerseits wieder im Kern exzentrisch liegt, färbt sich dagegen sehr stark. — Die dünne Schicht des Eiplasmas, die den Kern von der Außenwelt trennt, zeigt starke Abweichungen von dem übrigen Inhalt der Eizelle. Sie ist sehr schwach gefärbt, von gleichmäßiger, äußerst feinkörniger Struktur (helle Körnchen) ohne Dottereinlagerungen. Dafür schließt sie eine Anzahl stark färbbarer Körper ein (wie viele, ließ sich nicht genau feststellen; es mögen 10 oder mehr sein), die in ihrer Gestalt, Größe und in der Art, wie sie sich färben, sehr den Zellkernen der Follikelzellen ähneln. — Die Maße, die ich an einem großen Ei fand, und die ungefähr die Durchschnittsmaße der erwachsenen Eier darstellen, waren folgende: Durchmesser des Eies 190  $\mu$ , des Kernes 50  $\mu$ , des Kernkörperchens 12  $\mu$ .

Schon früh bildet sich um die Eizelle ein Follikel, dessen Zellen vom Entoderm abstammen. Er besteht anfangs nur aus wenigen flachen Zellen. Später vermehren sich diese sehr stark und nehmen verschiedene Gestalten an. Zwischen ziemlich flachen Zellen und hohen schlauchförmigen oder Cylinderzellen sind alle Uebergänge vorhanden, so daß die Oberfläche des Follikels unregelmäßig wird. Das Plasma der Follikelzellen ist schwach mit dunklen Körnchen durchsetzt und umschließt zahlreiche, bisweilen ziemlich große Vakuolen und einen runden Kern. Nach dem Ei zu scheiden die Follikelzellen eine helle Lamelle ab, die verhältnismäßig stark wird und sich später von dem Ei vollständig abhebt, während sie mit den Zellen des Follikels im Zusammenhang bleibt. — Ganz vereinzelt fand ich Nesselkapseln zwischen den Follikelzellen.

In einer Schnittserie fand ich an einer Stelle zwei Gebilde, die ich nur als Hoden deuten kann. Sie liegen in einem lateralen Mesenterium, neben dem das quergeschnittene zweilappige Filament eines dorsalen sichtbar ist. Zwischen ihnen liegt ein noch kleines Ei. Die Gestalt der Hoden ist oval, nicht ganz regelmäßig, ihre Durchmesser betragen 30—40  $\mu$ . Eine Wandung oder ein Follikel ist nicht zu erkennen. Allerdings muß hervorgehoben werden, daß das Präparat mit Toluidinblau nur sehr schwach gefärbt ist, so daß nur einiges scharf hervortritt. Dies sind besonders die Zellkerne des dorsalen Filaments, das Ei und in jedem der beiden Hoden eine Menge kleiner Körper, die demnach die Spermatozoenköpfe sein müssen. Ihre Gruppierung ist in der Zeichnung ziemlich genau wiedergegeben. Es erscheint so, als ob bei dem einen Hoden die Spermatozoen ziemlich gleichmäßig über den ganzen Raum verteilt wären, während sie in dem anderen in der Mitte einen freien Raum lassen. In Wirklichkeit ist auch bei dem ersten Hoden der freie Raum in der Mitte vorhanden, in dem gezeichneten Schnitt aber nicht getroffen.

Es ist nicht das erste Mal, daß bei einer Alcyonacee Hermaphroditismus festgestellt wird. Ich fand in einem englischen Literaturbericht eine Arbeit erwähnt, in der bei *Xenia viridis* protandrischer Hermaphroditismus beschrieben sein soll. Als Verfasser war, wenn ich mich nicht irre, ASHWORTH genannt. Leider konnte ich mir die Arbeit nicht verschaffen. Außerdem teilt mir Herr Professor KÜKENTHAL mit, daß er bei *Eunephthya antarctica* Hermaphroditismus gefunden hat. Die Arbeit, in der er diese Form beschreibt, ist bereits im Druck.

### Zusammenfassung.

Auf irgend welche Vollständigkeit können die vorliegenden Untersuchungen natürlich keinen Anspruch machen, denn es ist meines Wissens das erste Mal, daß eine Anzahl von Nephthyiden verschiedener Gattungen anatomisch und histologisch untersucht worden ist. Die BOURNESche Arbeit über Lemnalia ist in der Hauptsache eine systematische Arbeit und bringt nur einiges über den feineren Bau dieser Gattung. Beide Arbeiten können demnach nur als Vorarbeiten zu einer vergleichenden Anatomie der Nephthyiden gelten. Eine solche wird aber voraussichtlich noch recht lange auf sich warten lassen, da das hierzu nötige, für histologische Untersuchungen ausreichend konservierte Material nur sehr schwer zu bekommen ist.

Als Resultat meiner Untersuchungen ergibt sich folgendes:

Die untersuchten Formen sind nicht einheitlich anatomisch charakterisiert. Gewisse Unterschiede zeigen sich schon zwischen den Formen der Gattung *Lithophytum*. Während bei *L. thyrsoides* ein gut ausgebildetes, dicht unter dem Ektoderm liegendes Kanalsystem vorhanden ist, das auf eine Verwandtschaft mit den Xeniidien hindeutet, ist das Fehlen eines derartigen Kanalsystems bei den anderen Formen der Gattung teils erwiesen, teils höchst wahrscheinlich. Schon das durchweg schwächer entwickelte Cönenchym weist darauf hin. — Ein anderer wichtiger Unterschied liegt in dem Bau der ventralen und lateralen Filamente. Sie zeigen bei *L. thyrsoides* und anscheinend auch bei *L. brassicum* und *L. armatum* die oben beschriebene Schaum- oder Wabenstruktur. Bei *L. arboreum* dagegen findet sich ein ganz anderer Typus. Die Filamente sind hier nur ziemlich schwache Verdickungen der Mesenterien und enthalten unregelmäßig verstreute Drüsenzellen. Dieser Typus ist dann sehr schön ausgebildet bei *Dendronephthya maxima*, deren Filamente im Prinzip denen von *L. arboreum* gleichen, aber viel massiger sind. — Die dorsalen Filamente zeigen keine wesentlichen Unterschiede.

Demnach muß die Gattung *Lithophytum* in mehrere Gruppen eingeteilt werden; wie diese Einteilung im einzelnen zu vollziehen ist, läßt sich allerdings noch nicht entscheiden. *L. thyrsoides* wird, selbst wenn die Filamente von *L. brassicum* und *L. armatum* ganz genau dieselbe Beschaffenheit zeigen, die man jetzt bei ihnen vermuten kann, durch sein Kanalsystem jedenfalls für sich allein

eine Gruppe bilden. Eine andere Gruppe wird *L. arboreum*, das im Inneren fast wie eine *Dendronephthya* aussieht, eventuell mit anderen, ihm nahestehenden Formen, bilden.

Eine Sonderstellung nimmt *L. thyrsoides* auch dadurch ein, daß bei ihm der größte Teil der Polypenhöhlen bis zur Basis hinabreicht, während bei allen anderen Arten nur wenige so weit gehen, die meisten nach einer kurzen Strecke blind endigen. Das ist eine Folge des verschiedenartigen Wachstums: bei *L. thyrsoides* erheben sich die meisten Polypen direkt von der Basis, nur wenige entstehen durch spätere Knospung; bei den anderen Arten entstehen durch Knospung von wenigen primären Polypen alle übrigen.

Außer diesen vergleichend-anatomischen Befunden ist noch folgendes hervorzuheben:

Im Schlundrohr von *Dendronephthya maxima* gibt es zwei Sorten von Drüsenzellen. Die Konservierung des Stückes ist mir nicht bekannt, entkalkt war es mit Salpetersäure. Danach reagierte ein Teil der Drüsenzellen basisch (Blaufärbung mit Orcein), die übrigen sauer (Rotfärbung mit Orcein).

Bei *D. maxima* findet sich Hermaphroditismus. Hierbei ist besonders merkwürdig, daß Hoden und Eier in demselben Mesenterium dicht nebeneinander liegen. — Ein Befund bei *L. africanum*, der ebenfalls auf Hermaphroditismus hindeutet, ist nicht sicher.

Nesselkapseln wurden bei *D. maxima* auch im Entoderm gefunden.

Bei allen Formen von *Lithophytum* habe ich einzellige Algen gefunden, dagegen keine bei *Dendronephthya maxima* und der noch nicht erwähnten *D. eburnea*. Diese Algen dürften kaum alle einer Art angehören, denn sie zeigen erhebliche Größenverschiedenheiten, und auch die innere Struktur ist nicht die gleiche. Es wäre vielleicht nicht ohne Interesse, wenn die verschiedenen Formen der einzelligen Algen genauer studiert würden.

---

### Literatur.

---

- 1) ASHWORTH, The structure of *Xenia hicksoni* n. sp. with some observations on *Heteroxenia elizabethae* KÖLL. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLII, London 1899.
- 2) BLAINVILLE, Manuel d'Actinologie, Paris 1834.
- 3) BOURNE, On the structure and affinities of *Heliopora coerulea* PALL. Phil. Trans. Royal Soc., London 1896.
- 4) — On the genus *Lemnalia* GRAY. Trans. Linn. Soc., London 1900.
- 5) EHRENBERG, Beiträge zur physiologischen Kenntniss der Korallentiere im allgemeinen und besonders des Roten Meeres. Abh. Kgl. Akad. d. Wissensch., Berlin 1834.
- 6) GRAY, Notes on the fleshy Alcyonoid corals. Ann. and Mag. Nat. Hist., London 1869.
- 7) HICKSON, On the ciliated groove (Siphonoglyphe) in the stomodaeum of the Alcyonarians. Phil. Trans., London 1883.
- 8) — The structure and relations of *Tubipora*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXIII, London 1883.
- 9) — The anatomy of *Alcyonium digitatum*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXVII, London 1895.
- 10) — Report on the specimens of the genus *Millepora*. WILLEY, Zoological results, Cambridge 1899.
- 11) IWANZOFF, Ueber den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Cölenteraten. Anat. Anz., Bd. XI, Jena 1896.
- 12) KLUNZINGER, Die Koralltiere des Roten Meeres. 1. Teil: Die Alcyonarien und Malakodermen, Berlin 1877.
- 13) v. KÖCH, Das Skelett der Alcyonarien. Morph. Jahrb., Bd. IV, Leipzig 1878.
- 14) — Anatomie der *Clavularia prolifera* n. sp. Morph. Jahrb., Bd. VII, Leipzig 1882.
- 15) KÖLLIKER, Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien. 1. Abt.: Die Pennatuliden. Abhandl. Senckenb. Ges., Bd. VII u. VIII, Frankfurt a. M. 1872.
- 16) KÜKENTHAL, Alcyonaceen von Ternate (Nephthyiden und Siphonogorgiiden). Abhandl. Senckenb. Ges., Bd. XXIII, Frankfurt a. M. 1896.
- 17) — Leitfaden für das zoologische Praktikum, 3. Aufl., Jena 1905.
- 18) — Versuch einer Revision der Alcyonarien. II. Die Familie der Nephthyiden. 1. u. 2. Teil. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. XIX u. XXI, Jena 1903 und 1905.
- 19) — Diagnose neuer japanischer Alcyonaceen. Zool. Anz., Bd. XXX, Leipzig 1906.

- 20) MAY, Die von Dr. STUHLMANN im Jahre 1889 gesammelten ostafrikanischen Alcyonaceen des Hamburger Museums. Mitt. a. d. naturhist. Mus., Hamburg 1898.
- 21) — Beiträge zur Systematik und Chorologie der Alcyonaceen. Jen. Zeitschr., Bd. XXVI, Jena 1899.
- 22) SCHNEIDER, K. C., Einige histologische Befunde an Cölenteraten. Jen. Zeitschr., Bd. XXII, Jena 1893.
- 23) — Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena 1902.
- 24) WILSON, The mesenterial filaments of the Alcyonaria. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. V, Leipzig 1884.
- 25) WOODLAND, Studies on spicule formation. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLVIII, London 1906.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel XXV.

- Fig. 1. Ein retrahierter Polyp von *Lithophytum thyrsoides* im Längsschnitt. Schema.
- Fig. 2. Spicula der Rinde von *L. thyrsoides*. Vergr. 305.
- Fig. 3. Ventrales Filament von *L. thyrsoides* im Querschnitt. Vergr. 610. *n* Zellkern.
- Fig. 4. Hoden von *L. thyrsoides* im Längsschnitt. Vergr. 305.
- Fig. 5. Querschnitt durch ein Stämmchen von *L. thyrsoides*. Vergr. 26. *si* Siphonoglyphe, *df* dorsales Filament, *vf* ventrales Filament, *k* oberflächliches Kanalsystem.
- Fig. 6. Längsschnitt durch einige Polypen von *L. thyrsoides*. Vergr. 26. *vf* ventrales Filament, *e* Eier, *k* oberflächliches Kanalsystem.
- Fig. 7. Querschnitt durch ein laterales und ein dorsales Filament von *Dendronephthya maxima*. Vergr. 305. *e* Ei, *h* Hoden.

# Die Topographie des Blutgefäßsystems der Chätopoden.

Von

Karl Fuchs, Hornussen (Kt. Aargau).

Hierzu Tafel XXVI—XXVIII und 11 Figuren im Text.

## I. Einleitung und Systematik.

Die vorliegende Arbeit wurde ausgeführt im zoologisch-vergleichend-anatomischen Institut beider Hochschulen Zürichs unter Leitung Prof. Dr. ARNOLD LANGS und an der französischen zoologischen Station Roscoff an der bretonischen Küste unter der Direktion von Prof. Dr. YVES DELAGE von Paris vom Frühjahr 1903 bis Mai 1906. Ich erfülle eine angenehme Pflicht, an allererster Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen allen Denjenigen, die zum Zustandekommen dieser Arbeit mitgewirkt haben. Das betrifft vor allem meinen hochverehrten Lehrer Prof. Dr. ARNOLD LANG, dem ich den größten Teil meiner naturwissenschaftlichen Bildung verdanke, der mich auf das Gebiet vorliegender Arbeit hinlenkte, dieselbe anregte und unterstützte, unter anderem speziell auch dadurch, daß er mir durch Sichverwenden bei Prof. DELAGE in Paris, sowie durch Zuwenden eines ansehnlichen Stipendiums aus der Fiedlerstiftung einen 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub>-monatlichen Aufenthalt (August, September und Anfang Oktober 1904) am Meere ermöglichte, ohne welchen natürlich die Bearbeitung der Polychäten unmöglich gewesen wäre. Ebenso sehr danke ich Herrn Prof. Dr. YVES DELAGE in Paris, der mir in außerordentlich liberaler Weise einen Freiplatz gab an seiner schönen biologischen Station Roscoff. Sodann danke ich einem anderen verehrten Lehrer, Prof. Dr. KARL HESCHELER, dem ich außer der mannigfachen Förderung bei der Arbeit auch einen wesentlichen Teil meiner zoologischen Bildung verdanke. Und schließlich gedenke ich noch dankbar des Herrn Privatdozenten Dr. K. BRETSCHER, der mir seine reichen systematischen und biologischen Kenntnisse in uneigennützigster Weise zur

Verfügung stellte, und ebenso verbunden bin ich Herrn SCHILLER, der mir Schnittserien von Arenicolaembryonen gab.

Die Arbeit wurzelt in der 1903 erschienenen Trophocöltheorie meines hochverehrten Lehrers Prof. Dr. ARNOLD LANG. Nachdem dieser Forscher seine Theorie in Form von Thesen (von den 95 beziehen sich die ersten 39 auf die Anneliden) über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Hauptteile des Blutgefäßsystems der Anneliden dargelegt und die embryologischen und histologischen Beobachtungstatsachen als Belege zusammengestellt hatte, lag es natürlich nahe, auch die topographischen Verhältnisse zu prüfen und zu sehen, in welchem Umfange diese Theorie die Tatsachen zu erklären vermöge. Ich will hier diejenigen Thesen vorführen, die für die Topographie in Betracht kommen: vide LANG, Trophocöltheorie, p. 192 ff.

These 2: In dem Maße, als sich die Sackgonaden zu Gonocölsäcken erweiterten, trat das primäre Trophocöl zurück, d. h. die metameren, zwischen die Gonocölsäcke eingekeilten Darmdivertikel des Gastrocöls verkürzten sich und schwanden, an ihrer Stelle einen Raum zurücklassend, der sich mit aus dem Darm diffundierender ernährender Flüssigkeit füllte. Dieser Raum war der erste Anfang des Blutgefäßsystems (Taf. I, Fig. 2, karminrot).

These 3: Das Blutgefäßsystem bestand also in seinen ersten Anfängen a) aus dem Darmsinus, einem mit ernährender Flüssigkeit sich füllenden Spaltraum zwischen der epithelialen Wand des röhrenförmig gewordenen Darmes und der kontraktiven Cöломwand, b) aus ringförmigen Septalsinussen, d. h. Spalträumen zwischen den Wänden der aufeinander folgenden Gonocölsäcke (Taf. I, Fig. 2, 3). Dazu kamen noch hinzu c) Mesenterialsinusse, d. h. Verlängerungen des Darmsinus in sagittaler Richtung zwischen die Gonocölsäcke der rechten und der linken Seite.

These 4: Die weitere topographische Entwicklung des Gefäßsystems war beim ersten Auftreten desselben gleichsam vorgezeichnet (E. MEYER).

These 10: Die äußere Wand der Gonocölsäcke blieb ab origine mit der Körperwand verwachsen. Durch zunehmende Verwachsung der Wandungen der aufeinander folgenden Cölomsäcke, der gegenüberliegenden Cölomsäcke der rechten und linken Seite (Bildung der Septen und Mesenterien), ferner durch Verwachsung der medialen Wand der Gonocölsäcke mit dem Epithelrohr des

Darmes wurde die Flut der ernährenden Hämolymphe, welche die ganzen medialen Oberflächen der Gonocölsäcke und die ganze äußere Oberfläche des Epithelrohres des Darmes bespülte, eingedämmt, in bestimmte Bahnen gelenkt, kanalisiert. Die Kanäle sind die Blutgefäße (Taf. I, Fig. 4; Taf. II, Fig. 5, 6, 7).

These 11: Das erste Gefäß, das sich wahrscheinlich vom Darmblutsinus sonderte und selbständig wurde, war das im ventralen Mesenterium verlaufende Bauchgefäß. Mit dessen Sonderung wurde das Zurückströmen des im Darmblutsinus nach vorn getriebenen Blutes und damit zum ersten Male eine Zirkulation ermöglicht.

These 23: In den übrigen Bezirken der Gonocölwände, welche durch Verkleben mit benachbarten Cölomwänden die zweiblätterigen Septen und Mesenterien lieferten, wobei die Lichtungen der Blutgefäße ausgespart blieben, reduzierte sich die Muskelschicht etc.

These 27: Die ursprüngliche Form der beiden longitudinalen Hauptgefäßstämme (des Rücken- und des Bauchgefäßes) ist demnach die von nach der Seite der Epithelwand des Darmrohres offenen Rinnen zwischen den zur Bildung des dorsalen resp. ventralen Mesenteriums konvergierenden medialen Cölomwänden.

Das Rückengefäß und das Bauchgefäß sind — gewissermaßen prädestinierte — mediodorsale resp. medioventrale Reste des Darmblutsinus (Taf. II, Fig. 5, 6, 7, 16).

These 29: Die paarige Anlage des Rückengefäßes bei gewissen Oligochäten ist ein mit dem Auftreten von viel Nahrungsdotter und Eiweiß in Zusammenhang stehender sekundärer Bildungsmodus. Zur Zeit, wo bei anderen Anneliden die Cölomblasen über dem Darm schon zusammengestoßen sind, aber als Lücke gegen den Darm zu das Lumen des Rückengefäßes (mediodorsaler Schnitt des Darmblutsinus) offen gelassen haben, sind bei jenen Oligochäten (z. B. Lumbricus) die Mesodermblasen noch weit von der dorsalen Mittellinie entfernt. Wenn trotzdem zur selben Zeit die Anlage des Rückengefäßes als ein Abschnitt des Darmblutsinus auftritt, so kann das nur paarig und am oberen Rand der Splanchnopleura an jenen Bezirken geschehen, welche später über dem Darm zusammenwachsend, das dorsale Mesenterium liefern. Es fließen dann die beiden von Splanchnopleura und Darmepithel begrenzten Lumina der Rückengefäßanlagen erst

sekundär zu der einheitlichen Lichtung zusammen (Taf. III, Fig. 18—25).

These 30: Die prädestinierten Stellen für die Hauptgefäßschlingen sind die intersegmentalen Septen (Taf. I, Fig. 3 u. 4).

These 31: Die prädestinierten Stellen für die an die Körperwand verlaufenden Gefäße sind die Mesenterien, insonderheit ihre Kreuzungslinien mit den Septen.

These 32: Frei im Cölom verlaufende Gefäße entstehen a) durch Schwund der Septen und Mesenterien, wobei sich nur ihr die Gefäßwandungen bildender Teil erhält; b) durch Ausbuchtung der Gefäßwand, d. h. Einbuchtung der betreffenden Cölomwand in die Lichtung des Cöloms und selbständiges Fortwachsen solcher Aus- resp. Einstülpungen (zu a) [Taf. I, Fig. 4).

Jetzt kann ich mich zu meiner Aufgabe selbst wenden: die Topographie des Blutgefäßsystems der Chätopoden darzustellen, mit anderen Worten die tatsächlichen Verhältnisse festzustellen und zu vergleichen mit den durch die Theorie geforderten. Ich bin so verfahren, daß ich zwei der typischsten und kompliziertesten Vertreter selbst untersuchte, nämlich *Lumbricus* aus den Oligochäten, *Arenicola* aus den Polychäten, und sodann indem ich sämtliche Familien der Chätopoden der Reihe nach durchging und zusammenstellte, was ich in der Literatur über das Blutgefäßsystem finden konnte, um dann am Schluß in einer Zusammenfassung die wesentlichsten Punkte zusammenzustellen. Da man aber kein Organsystem für sich isoliert darstellen kann, da jedes Organ nur durch die anderen, mit denen es zusammenwirkt, verstanden werden kann, mußte ich überall die ganze Anatomie zur Erklärung herbeiziehen.

Zur allgemeinen Orientierung schicke ich eine systematische Uebersicht voraus. Für die Oligochäten ist sie nach MICHAELSEN aufgestellt, für die Polychäten kombinierte ich die vorhandenen Uebersichten von PERRIER, HATSCHKE-CLAUS-GROBBEN und BENHAM. Die dicken Striche bedeuten die heutige Stärke an Gattungen und Arten der einzelnen Familien.

Ein Wort über meine Nomenklatur der Gefäße. Diese schmiegt sich überall eng an das bereits Vorhandene an, muß aber doch den Rahmen des bisher Gebräuchlichen wesentlich überschreiten. Bezüglich mancher dieser Bezeichnungen herrschte bis anhin ziemliche Konfusion in der Literatur, andere waren überhaupt noch nicht geschaffen, indem man sich eben mit Um-

schreibungen half. Das ist begreiflich, wenn man bedenkt, daß einheitliche Gesichtspunkte für die Behandlung des Blutgefäßsystems vor Erscheinen der LANGSchen Trophocöltheorie durchweg fehlten. Vor allem wurden stets außer acht gelassen die Beziehungen der Gefäße zu den übrigen Organen, besonders zu Mesenterien, Dissepimenten und Peritoneum. KARL VOGT und besonders JAQUET (1886), auch Andere, z. B. HARRINGTON ganz neuestens (1899) und GAMBLE und ASHWORTH (1900), haben sehr eingehend das Blutgefäßsystem einiger Chätopoden studiert, allein ganz isoliert, ohne auf die Verbindung mit den übrigen Organen die gebührende Rücksicht zu nehmen. Die einzige Arbeit, in der diese Beziehungen wirklich zum Ausdruck kommen, ist diejenige von EDUARD MEYER, 1887. — Es war also für mich die erste Aufgabe: Schaffung einer einheitlichen Nomenklatur. Da erwies sich als zweckmäßig diejenige von EDUARD MEYER (1887), die sich im großen und ganzen auch mit denjenigen der anderen Autoren deckt, zu Grunde zu legen. Doch damit hatte ich erst Namen für die wichtigsten Hauptlängsgefäße; es fehlten mir noch brauchbare Bezeichnungen für andere Längsgefäße, dann für die Quergefäße, besonders die zweiter und dritter Ordnung, dann auch für die „Seitenherzen“ der Oligochäten. Die fehlenden oder unbrauchbaren Namen für Längsgefäße ersetzte ich durch solche nach Analogie der bereits vorhandenen, also durch Vorsetzen der entsprechenden Präposition vor das das Gefäß nach seiner Lage charakterisierende Adjektiv, z. B. Vas extraneurale, Vas extraoesophageale u. s. w., analog dem Vas suprainstestinale, Vas subneurale etc. Sämtliche Verbindungsgefäße, also die „Schlingen“, nenne ich Vasa commissuralia, und zur näheren Bezeichnung füge ich noch die Namen von Ursprungs- und Mündungsgefäßen hinzu in folgender Weise: Vas dorso-ventrocommissurale, das ist ein das Dorsale mit dem Ventrale verbindendes Gefäß; das Vas dorso-subneurocommissurale verbindet Dorsale mit Subneurale u. s. w. Die „Seitenherzen“ bezeichne ich als Pericorda. Für Bezeichnung der Gefäße zweiter und dritter Ordnung füge ich einfach das neue Adjektiv mit Bindestrich an die nächst einfachere Bezeichnung, die dann auf 0 zu endigen hat, z. B.: Das Vas dorso-ventrocommissuro-  
parietale ist das Gefäß, welches vom Dorso-ventrocommissurale an die Körperwand abgeht u. s. w. Selbstverständlich kann man dann auch, wo Mißverständnis ausgeschlossen, Kürzungen vornehmen und einfach vom Dorsale sprechen, statt vom Vas dorsale u. s. w.

Noch ein Wort über die Technik. Ich habe alle Gefäße unter der Lupe untersucht am frisch getöteten Tier. Mit kon-

serviertem Material kann man gar nichts anfangen, denn das rote Blut zersetzt sich rasch, und dann sieht man die Gefäße nicht mehr. Die Tötung bewerkstelligte ich mittelst Ueberschichten mit Alkohol, nur muß das ganz sorgfältig geschehen, falls man die Tiere nachher schneiden will, damit sie sich nicht allzu stark kontrahieren und die Gewebe zerreißen. Alle so gewonnenen Befunde habe ich an Schnittserien kontrolliert, ein Verfahren, das sich als durchaus notwendig erwies, da man manches, z. B. das Vas typhlosolare, auf anderem Wege kaum oder gar nicht findet.

Ich schicke voraus die systematische Uebersicht über die Chätopoden.

### A. Errante Polychäten. Systematische Uebersicht.

#### Primitive.

Prostomium mit 1 Paar Antennen, 1 Paar Augen und einem Wimpergrübchen. Parapodien einästig, mit nur einfachen Borsten.

Hinterende des Körpers sich fortsetzend in 2 Muskelloben.

Nervensystem subepithelial, 2 getrennte cylinderische Bauchmarkstränge.

Geschlechter getrennt. Das ♂ hat jederseits einen eigentlichen Penis in Form von Papillen, in den ein als Gonodukt funktionierendes Nephridium mündet.

Diese Ausführungsgänge erinnern ganz an die der Oligochäten.

- 
1. Fam. Saccocirridae. Ein einziges Genus. Mittelmeer. Marin, leben im Sand.  
Saccocirrus BOER.

Primitive, den Uebergang zu den Oligochäten bildende Formen.

Kopf nackt oder mit einem einzigen unpaaren Tentakel versehen.

Keine Parapodien. Lokomotionsborsten, aus Pfiemen- und verbreiterten oder kammförmigen Borsten bestehend, in 4 Büscheln an jedem Segment.

Pflanzen sich durch Teilung fort.

- 
2. Fam. Ctenodrilidae. Nur 2 Genera. Marin.  
Ctenodrilus CLP. (Parthenope O. SCHMIDT). Monostylos VEJD.

Primitive, aber vielleicht sekundär primitiv, kleine, homonom segmentierte Anneliden mit umfangreichem Metastomium (HATSCHEK-CLAUS-GROBEN).

Weder Parapodien noch Borsten. 2 Antennen und zuweilen noch Analcirren bilden die einzigen Körperanhänge.

Das ganze Nervensystem liegt noch im Körperepithel, und Protodrilus hat noch einen paarigen Bauchstrang.

Bei Protodrilus ist die Haut noch stellenweise bewimpert.

Ringmuskelschicht fehlt.

In ganzer Länge der ventralen Medianen des Darmes von Polygordius findet sich eine Cilienrinne.

Protodrilus ist hermaphroditisch } Bei beiden entstehen die Geschlechts-  
Polygordius ist getrenntgeschlechtlich } produkte an der Körperwand.

Die Larven sind echte Trochophoren, sehr ähnlich denen von Lopadorhynchus, weshalb PERRIER 97 diese Familie unmittelbar den Phyllocociden folgen ließ; ich kann darin dem Autor nicht folgen, da ich den Fall als bloße Konvergenzerscheinung auffasse.

- 
3. Fam. Polygordiidae (Archiannelidae). Nur 2 Genera. Marin und leben im Sand.  
Protodrilus HATSCHEK. Polygordius SCHNEIDER.

**Rapacia (Nereidiformia).**

Freischwimmende karnivore Ränber; infolgedessen: Kopf mit wohlentwickelten Sinnesorganen: Antennen, Palpen, Tentakelcirren, Augen etc. — Wohlentwickelte, stets von Aciculae gestützte, ein- oder zweiästige Parapodien, normal mit je einem Dorsal- und einem Ventralcirrus. — Meist zusammengesetzte Borsten, oft daneben noch einfache; niemals Hakenborsten. — Rüssel kräftig, meist protraktil, mit komplizierter Armatur: Chitinkiefer etc. — Dissepimente und Nephridien wiederholen sich regelmäßig durch den ganzen Körper. — Wenige bauen Röhren als temporäre Unterkunftsräume.

Kleine, nicht leicht zu beobachtende Würmer, mit vielsegmentigem, verlängertem und abgeplattetem Körper.

Prostomium versehen mit einer medianen unpaaren Antenne und 2 lateralen Antennen, mit 2 Palpen, bei den Sexualindividuen oft riesige Dimensionen annehmend, und mit 2 Paar Augen.

Peristomium mit 1 oder häufiger 2 Paar Tentakelcirren.

Parapodien einästig, aber zur Zeit der Geschlechtsreife tritt auch das Notopodium auf; einfache und zusammengesetzte Borsten, oft 1 Dorsalcirre und 1 Ventralcirre, 2 Cirren auf dem Pygidium.

Rüssel protraktil, mit maximaler Komplikation. Auf den Pharynx folgt ein besonderer Muskelmagen, und unter demselben trägt der Oesophagus bei manchen Arten ein Paar T-förmiger Diverticula.

Hautatmung meist ausreichend; Kiemen nur ausnahmsweise: Branchiosyllis; oft sind die Cirren etwas modifiziert, so daß sie als Respirationsorgane dienen können.

Nephridien der Asexuellen von der typischen einfachen Form; zur Zeit der Geschlechtsreife werden sie aber unter gewaltigen Modifikationen zu Genitalschläuchen.

Bei vielen gibt es eine sexuelle neutrale Form (Amme), die durch Knospung am Hinterende Sexualformen erzeugt (diese produzieren dann wieder Ammen), und zwar nur Individuen desselben Geschlechtes, so daß man früher 3 verschiedene Arten aufgestellt hat für die 3 Formen derselben Gattung. Also typischer Generationswechsel.

Lokalisation der Geschlechtsprodukte häufig.

Brutpflege häufig, indem die Mutter die Eier mit sich herumträgt bis zum Ausschlüpfen der Jungen.

Syllis vivipara ist vivipar.

Embryo kriechend.



4. Fam. Syllidae. 21 Genera.

A. Trib. Autolytinae:

Autolytides MALAQUIN. Autolytus GRUBE. Virchowia LANGERHANS. Myrianida EDWARDS. Procerastea LANGER.

B. Trib. Syllinae:

Xenosyllis MAR. et BOBR. Syllis SAV. Opisthosyllis LANGER. Trypanosyllis CLPD. Eurysyllis EHLERS. Branchiosyllis EHLERS.

C. Trib. Eusyllinae:

Syllides EHLERS. Streptosyllis WEBST. et BAT. Pionosyllis MALMGR. Opisthodonta LANGER. Eusyllis MGR. Odontosyllis CLPD. Amblyosyllis GRUBE.

D. Trib. Exogoninae:

Exogone OERST. Sphaerosyllis CLPD. Grubea DE QFG. Anh.: Die Nerilla SCHMIDT (Dujardinia DE QFG.) scheint hierher zu gehören, sie ist aber noch wenig bekannt.

Körper ziemlich kurz, abgeplattet, im allgemeinen aus 22 Segmenten gebildet. Prostomium mit 2 oder 3 Antennen, zuweilen auch Palpen und mit 4 Augen: also ähnlich wie bei den Sylliden.

Peristomium und 2 oder mehr folgende Segmente sind borstenlos und tragen lange Cirren.

Alle übrigen Körpersegmente tragen große vielgliedrige Cirren auf den einästigen Parapodien.

Viel kürzerer und einfacherer Rüssel als die Syllidae.

Hautatmung genügt; keine Kiemen.

Bei einer ziemlich großen Anzahl sind alle Individuen derselben Species hermaphroditisch.

Häufig Epigamie.

5. Fam. Hesionidae. 19 Genera.

Abt. A. 3 Antennen und 2 Palpen:

Cirrosyllis SCHMARDA. Irma GRUBE. Orseis EHLERS.  
Podarke EHLERS. Oxydromus GR. Mania QFG. Gyptis  
MAR. et BOBR. Ophiodromus M. SARS, Parasit in den  
Ambulacralfeldern großer Seesterne. Liocrates KINBERG  
(Tyrrenha CLPD.). Lamproderma.

Abt. B. 2 Antennen und 2 zwei- oder dreigliedrige Palpen:

Magalia MAR. et BOBR. Periboea EHL. Kefersteinia QFG.  
(Psamathe JOHNST.). Syllidia QFG. Castalia SAV.

Abt. C. 2 sehr kurze Antennen, Rüssel unbewaffnet:

Hesione SAV. Fallacia QFG. Telamone QFG.

Körper lang, vielsegmentig.

Prostomium mit 2 Antennen, 2 großen Palpen und 4 Augen.

Peristomium mit 4 Paar Tentakelcirren.

Parapodien meist 2-ästig, mit Aciculae und zusammengesetzten Borsten, mit 1 Dorsal- und 1 Ventralcirrus: also komplett.

Rüssel protraktil, mit maximaler Komplikation, stets mit 2 Kiefern und vielen Paragnathen.

Hautatmung ausreichend, keine Kiemen.

Nephridien einfach.

Epigamie häufig. Nereis diversicolor ist vivipar.

Embryonen kriechend.

6. Fam. Nereidae (Lycoridae). 3 Genera.

Micronereis CLPD. Lycastis AUD. et MILNE-EDW. Nereis  
CUV. mit 9 Subgenera: Leptonereis KBG.; Leontis MGR.;  
Lipephile MGR.; Praxithea MGR.; Ceratonereis KBG.;  
Nereis MGR.; Nereilepas DE BLAINV.; Hediste MGR.; Eu-  
nereis MGR.

Körper sehr lang im allgemeinen, vielsegmentig.

Prostomium mit 2 oder 3 Antennen, 2 den Antennen ähnliche Palpen und 2 Augen.

Die ersten postbuccalen Segmente tragen pfriemenförmige Tentakelcirren.

Parapodien unbedeutend, mit blattförmigen Dorsal- und Ventralcirren (Hauptfamiliencharakter). Ventralcirren „pourvus de cellules en bâtonnet“, PERRIER 97.

Rüssel lang und protraktil, hinten mit sehr dicken Wänden, meist Papillen tragend.

Die blattförmigen Cirren übernehmen die Kiemenfunktion.

Nephridien der Genitalregion modifizieren sich zu Genitalschläuchen.

Larven echte Trochophoren.

Keine Schizogamie, aber Epigamie wahrscheinlich.

7. Fam. Phyllodocidae. 22 Genera. Größtenteils pelagisch.

A. Trib. Phyllodocinae. Litoraltiere mit höchstens halb durchsichtigem Körper.

Eulalia SAV. mit 4 Subgen.: Eulalia s. str.; Pterocirrus  
CLPD.; Eumida MG.; Sige PERRIER? Notophyllum  
OERST. Kinbergia QFG. Chaetoparia MGR. Phyllo-  
doce SAV. mit 4 Subgen.: Genetyllis MGR.; Phyllodoce

s. str.; Anaïtes MGR.; Nereiphylla DE BLAINV. Mystides THÉEL mit 2 Subgen.: Protomystides CZERN.; Mesomystides CZERN. Éteone SAD. mit 2 Subgen.: Eteonella M. INT.; Eteone s. str. Mysta MGR. Lacydonia MAR. et BOBR. Myriocyclum CLPD.

B. Trib. Lopadorhynchinae. Pelagisch. Glasartig durchsichtig. Augen wenig entwickelt oder fehlen.

a) Pelagobia GREEFF. Maupasia VIGNIER. Hydrophanes CLPD.

b) Pontadora GREEFF. Iopsilus VIGNIER. Phalacrophorus GREEFF.

C. Trib. Aleyopinae. Pelagisch. Glashell durchsichtig. 2 große halbkugelige Augen. Larven zum Teil parasitisch in Ctenophoren.

Alciopa A. et E. Vanadis CLPD. Rynchonereella GREEFF.

Asterope CLPD. Nauphanta GREEFF. Alciopina CLPD. et PANCERI.

Sehr modifizierte, kleine, pelagische Formen mit lauter blattförmigen Cirren, weshalb sie vielleicht nähere Beziehungen haben mit den Phyllodocidae. PERRIER 97 betrachtet diese Cirren als Elytren und stellt daher diese Familie zu den Aphroditidae.

Prostomium spitzig und trägt 1 Paar blattförmiger Antennen.

Jedes der beiden ersten Segmente trägt 1 Paar und jedes der übrigen Körpersegmente 1 dorsales und 1 ventrales Paar blattförmiger Cirren, dazu ein kleines Borstenbüschel mit 2 kurzen Borsten und ein einziges Aciculum. Alle Cirren haben besondere „rodcells“ (nach BENHAM 1896).

---

8. Fam. Typhloscolecidae. 3 Genera. Pelagisch.

Typhloscolex BUSCH. Sagitella WAGNER. Traviopsis ULJANIN.

Der Körper besteht aus nur wenigen Segmenten: 18—20.

Prostomium mit den 2 folgenden Segmenten zu einem hammerförmigen Kopfe verschmolzen, der 2 Augen und 2 oder 4 Fühler trägt.

Außerdem trägt der Kopf 2 lange Tentakelcirren, die durch eine kräftige innere Borste gestützt werden. Diese als Aciculae zu deutenden Borsten deuten hin auf die Homologie der Tentakelcirren mit gewöhnlichen Parapodialcirren: es sind einfach die Parapodien verschwunden und deren Cirren geblieben.

Die anderen Segmente verlängern sich seitlich in 2-lappige Parapodien, die keine Borsten, wohl aber drüsige, rosettenförmige, wahrscheinlich Licht produzierende Organe tragen. Diese Parapodien funktionieren als äußerst kräftige Ruder.

Die Geschlechtsprodukte entstehen in den Parapodien, aber immerhin aus dem Peritonealepithel.

Es sind Geschlechtsausführungsgänge vorhanden, die an diejenigen der Oligochäten erinnern.

---

9. Fam. Tomopteridae (Gymnocopa). Ein einziges Genus.

Pelagisch. Körper glashell durchsichtig.

Tomopteris ESCHSCHOLZ.

Kopf trägt statt Antennen zahlreiche Papillen.

Parapodien einfache Warzen mit Aciculae, mit zusammengesetzten Borsten und mit Papillen. Auf jedem Parapodium findet sich eine Kapsel, welche eine in einen Knäuel aufgewickelte, gekörnelt Röhre enthält.

Rüssel unbewaffnet.

Jedes Segment eine kugelige Dorsal- und Ventralcirre (Hauptfamiliencharakter).

---

10. Fam. Sphaerodoridae. 3 Genera.

Ephesia RATHKE. Hypephesia PERRIER. Sphaerodorum OERST.

Mit Ausnahme der Hermioninae und einiger Polynoinae mit kurzem, gedrungenem Körper, haben wir auch hier langgestreckte Formen.

Prostomium trägt 1, 2 oder 3 Antennen, 2 voluminöse Palpen, 2 oder 4 Augen, oft ein Facialtuberkel.

Parapodien im allgemeinen 2-ästig. Das Notopodium trägt Elytren statt der Cirren, entweder auf allen Segmenten oder aber alternierend immer auf dem anderen, während die dazwischen liegenden ihre Cirren behalten (Hauptfamiliencharakter).

Rüssel cylindrisch, protraktil, mit bis zu 2 oberen und 2 unteren Kiefern.

Acoetinae	} Elytren statt der Kiemen.	Polylepinae	} kein Blutgefäßsystem, wohl aber Pseudokiemen.
Polynoinae		Sigalionidae	
Hermioninae			

Die Gonaden verschwinden nie ganz, auch im Winter nicht.

Larven echte Trochophoren mit 2-lippigem Mund.



11. Fam. **Aphroditidae**. 28 Genera. Eine beträchtliche Anzahl Formen dieser Familie sind Kommensalen oder Parasiten.

A. Trib. **Polylepinae**.

Lepidopleum CLPD. Pelogenia SCHMD.

B. Trib. **Sigalionidae**.

Psammolyce KINB. Sthenelais KNB. Eulepis GR.  
Sigalion AUD. et EDW. Leanira KNB. Pholoë JOHNST.  
Conconia SCHM.

C. Trib. **Acoetinae**. Riesenformen, über 1 m lang.

Polyodontes RENIER. Eupompe KNB. Acoetes AUD.  
et EDW. Panthalis KNB. Euarche EHL.

D. Trib. **Polynoinae**. Kommensalen tubikoler Polycladen.

Acholoë CLPD. Lepidasthenia MGR. Halosydna KNB.  
(Aleutia MGR.). Dasylepis MGR. **Polynoë SAV.** mit  
4 Subgen.: Polynoë s. str.; Melanis MGR.; Lagisca  
MGR.; Hermadion KNB. Harmothoë KNB. mit 6 Sub-  
gen.: Eunoë MGR.; Antinoë MGR.; Evarne MGR.;  
Harmothoë s. str.; Laenilla MGR.; Eucranta MGR.  
Bylgia THÉEL. Nychia MGR. Lepidonotus LEECH.

E. Trib. **Hermioninae**.

Aphrogenia KNB. Pontogenia CLPD. Hermione SAV.  
Aphrodite L. Laetmonice KBG.

Prostomium mit unpaarer Antenne und 1 Paar Lateralantennen, mit 1 Paar Palpen, Augen zuweilen fehlend.

Parapodien 2-ästig; breite, fächerförmig angeordnete Borsten an allen Segmenten. 1 Dorsalcirrus von 2 zu 2 Segmenten, keine Elytren, also da verwandelt sich je der andere Dorsalcirrus nicht in einen Elyter, sondern abortiert.

Rüssel nicht protraktil, aber mit 2 Kiefern bewaffnet.

Kiemen fehlen.

————— 12. Fam. **Palmyridae**. Nur 1 Genus.

Chrysopetalum EHL.

Körper prismatisch, sehr lang.

Prostomium klein, mit 2 oder 4 Antennen.

Peristomium mit 2 Tentakelcirren und 2 Borstentuberkeln.

Parapodien 2-ästig; jeder Ast ist mit 2 Borstenbüscheln versehen und trägt „une lame molle“ und einen Cirrus. Unter dem Notopodium ist eine Kieme inseriert.

Rüssel protraktil mit maximaler Komplikation, sehr groß, mit distinkten Regionen.

Larven typische Trochophoren.

————— 13. Fam. **Nephtthyidae**. 2 Genera.

Nephtthys EDW. (das Tier ist sehr brüchig, zerfällt sofort in Stücke, wenn man es quält). Portelia QFG.

Körper schlank, cylindrisch, aus zahlreichen geringelten Segmenten bestehend. Prostomium konisch, geringelt, zu äußerst mit 4 kleinen Antennen und an der Basis mit 2 Palpen.

Parapodien der 2 ersten Segmente inkomplett, ohne Tentakelcirren, die anderen auf einem Stiel stehend. Hier ist die Dorsalcirre reduziert auf eine Warze, während die konische Ventralcirre normal ist.

Rüssel lang, sehr protraktil, mit 4 starken Kieferzähnen.

Einzelne Arten zeigen komplizierte Kiemen, überhaupt beobachtet man hier eine schöne Kiemenentwicklungsreihe.

Ein Blutgefäßsystem fehlt, aber die Cölomflüssigkeit ist rot, denn ihre Zellen stellen rote Blutkörperchen dar.

14. Fam. Glyceridae. 2 Genera.

*Glycera* SAV. mit vielen Species. *Goniada* AUD. et EDW.

Körper sehr lang, vielsegmentig.

Prostomium deutlich, mit mehreren Antennen, zuweilen auch Palpen, gewöhnlich mit Augen.

Parapodien im allgemeinen einästig, gewöhnlich mit rudimentären Ventral- und wohlentwickelten Dorsalcirren nebst Kiemen; am 1. und oft auch am 2. Segment fehlen die Parapodien, aber die Cirren sind da. Die Parapodien sind an allen Segmenten unter sich gleich, doch zeigen Viele Anklänge an Zonenbildung.

Rüssel nicht protraktil; er stellt aber einen sehr komplizierten, dem Pharynx unten anhängenden Kiefersack dar. Der Oberkiefer ist zusammengesetzt aus 2 Reihen symmetrischer horniger Stücke, während der Unterkiefer oder die Lippe aus 2 symmetrisch genäherten Stücken besteht.

Die ersten 3 Triben haben keine Kiemen; die blattförmig gewordenen Cirren funktionieren als Atmungsorgane; in der Tribus Eunicinae hingegen treffen wir alle Uebergänge von einfachen bis zu sehr komplizierten Kiemen, und die Kiemen sind sehr eng mit der Dorsalcirre verbunden.

Der Nebendarm stellt eine rings geschlossene Röhre dar, die hinten geschlossen ist, vorn aber in den Darm einmündet.

*Marphysa sanguinea* ist vivipar.

15. Fam. Eunicidae. 32 Genera.

A. Trib. Lumbriconerinae.

*Ophryotrocha* CLPD. et MECZN. *Paractius* LEV. *Lumbriconereis* DE BLAINV. *Labrorostratus* DE ST. JOS. *Oligognathus* SPENGLER (Parasit!). *Haematocleptes* VIREN. *Laranda* KB. *Notocirrus* SCHMARD. *Drilonereis* CLPD. *Arabella* GRUBE. *Maclovina* GR. *Aracoda* SCHM. *Nematonereis* SCHM. *Lysidice* SAV. *Mac* *Duffia* M. INT. *Nicidion* KBG. *Blainvillea* QFG. *Plioceras* QFG. *Ninoë* KBG.

B. Trib. Staurocephalinae.

*Staurocephalus* GR.

C. Trib. Lysaretinae. Blattförmige Dorsalcirre!

*Oenone* SAV. *Halla* COSTA (*Plioceras* DE QFG.?). *Lysarete* KB. *Danymene* KNB. *Agaurides* EHL.

D. Trib. Eunicinae.

*Hyalinoecia* MALMGR., *Onuphis* AUD. et EDW. (beide mit leicht verlässbarer, durchsichtiger, starrer Wohnröhre!). *Diopatra*. *Rhaphobranchium* EHL. *Marphysa* QFG. *Eunice* CUV. (*Lysidice*). *Amphiro* KBG.

**Amphinomorpha.**

Komplette Parapodien und nur einfache Borsten. — Mund von mehreren Segmenten umgeben. — Rüssel protraktil, aber unbewaffnet (nach HATSCHKE-CLAUS-GROBEN).

Körper dick, oval oder wurmförmig.

Prostomium sehr klein.

Mund hinten gestauch, so daß er von mehreren Segmenten umgeben wird.



Komplette Parapodien mit einfachen Borsten.

Rüssel protraktil, aber unbewaffnet.

Kiemcn außerordentlich entwickelt, fiederig oder baumförmig, zeigen überhaupt maximale Komplikation und scheinen überzuleiten zu den Kopfkicmen der Serpuliden.

Auf dem ersten Segment vieler Arten findet sich eine Hautfalte in Form eines Gekröses als Hanbe, die sog. Karunkel.

16. Fam. Amphinomidae.

A. Trib. Hipponoinae.

Spinther JOHNST. Hipponö AUD. et EDW.

B. Trib. Euphosyninae.

Euphosyne SAV.

C. Trib. Amphinominae.

Amphinome. Chloëia.

Nachtrag: Eurythoë borealis OERST.

## B. Tubikole Polychäten (Sedentaria). Systematische Uebersicht.

### Spioniformia.

Nach BENHAM (1896), aber dazu noch die Ariciidae, die BENHAM zu den Rapacia stellt. — Weder Antennen noch Palpen. — Peristomium trägt häufig ein Paar langer Tentakelcirren. — Parapodien komplett, aber nur wenig vorspringend, mit einfachen Borsten. — Die Dorsalcirren erreichen eine beträchtliche Größe und funktionieren am größten Teil des Körpers als Kiemcn. — Körper bi- oder triregional, wenigstens äußerlich, innen ohne entsprechende Differenzierung. — Dissepimente und Nephridien regelmäßig entwickelt. — Rüssel protraktil, aber unbewaffnet. — Röhrenbewohner.

Körper aus zahlreichen kurzen Segmenten bestehend und nahezu cylindrisch, triregional, aber Regionen schwach ausgeprägt, fast wie Errante aussehend. Prostomium konisch, sehr klein; Antennen fehlend oder sehr klein.

Peristomium wohlunterscheidbar, mit auf Würzchen sitzenden Borsten.

Parapodien 2-ästig, mehr oder weniger gegen den Rücken zurückgeschlagen und von zungenförmigen Kiemcn begleitet, die nahe der dorsalen Mittellinie inseriert sind. Cirren vorhanden.

Rüssel kurz, unbewaffnet.

Wimpern des Kiemenepithels in 2 Längsreihen angeordnet, bei den Spionidae nur in eine.

Furchung und Embryonen wie Spio.

1. Fam. Ariciidae. 6 Genera. Leben im Sand.

Aricia SAV. Orbinia DE QFG. Scoloplos BL. Porcia GRUBE. Theodisca FR. MÜLLER. Anthostoma SCHM.

Meist kleine, durchscheinende Formen.

Prostomium klein, gewöhnlich mit 1 Paar kleiner Augen versehen und zuweilen antennenförmige Verlängerungen tragend, sonst fehlen Tentakeln und Palpen.

Peristomium mit 2 langen Tentakelcirren, die mit Papillen bedeckt und häufig von einer Furche durchzogen sind.

Parapodien gewöhnlich 2-ästig, mit einfachen Borsten. Cirren können in beschränktem Umfang vorhanden sein an den vorderen Segmenten; hinten treten an Stelle der Dorsalcirren die Kiemcn, und die Ventralcirren verschwinden ganz.

Rüssel deutlich und protraktil, aber immer unbewaffnet.

Kiemcn sehr einfach, cirrenförmig; es sind kleine, dorsale Sprößchen, von denen jedes mit dem sie tragenden Parapodialast durch eine Membran verbunden ist. Sie enthalten nur eine unverzweigte Blutlakuue. Die Cilien des Kiemenepithels sind in eine einzige Längsreihe angeordnet.

Nephridien in den Genitalsegmenten zur Zeit der Geschlechtsreife sich zu Genitalschläuchen modifizierend, bei den ♀ als Kopulationstaschen dienend.

Die Eier werden als Mosaik an die Innenwand der Röhre abgelegt.

Die Embryonen der Spioniden und Ariciiden erinnern an die Trochophora von *Polygordius*, aber sie unterscheiden sich durch 2 provisorische Büschel langer bärtiger Borsten und besonders durch 2 lange, außerordentlich kontraktile, auch provisorische Tentakel, die charakteristisch sind für die Larven der Spionidae.

2. Fam. Spionidae. 7 Genera. Leben in Röhren im Schlamm und Sand.

*Polydora* BOSC. *Spio* FABR. *Nerine* JOHNST. *Scolecolepis*

BL. *Prionospio* MGR. *Pygospio* CLPD. *Magelona* F. MÜLL.

In die Nähe der Spionidae gehört die sogenannte Mitraria-larve von METSCHNIKOFF.

Körper von bizarrem Aussehen; seine Anhänge sind die verschiedensten und interessantesten Modifikationen eingegangen; sie sind es namentlich, welche die 3 ganz verschiedenen Regionen bedingen.

Prostomium leicht 3-lappig oder abgestutzt und klein, oft Augen und kleine Antennen tragend.

Peristomium häufig mit 2 langen (oder 4) Tentakelcirren wie bei den Spioniden trichterförmig über das Prostomium vorgeschoben, eine Bildung, die an die Kryptocephala erinnert, von denen sie vielleicht abstammen.

Die Parapodien zeigen merkwürdige Adaptionen; der untere Parapodialast ist, wenigstens am Hinterkörper, zweispitzig. Die Dorsalcirren des Mittelkörpers haben die Form gelappter oder verschmolzener Flügel. Am 4. Segment kommen ganz merkwürdigerweise kammförmig angeordnete Hakenborsten vor, wieder ein Fingerzeig, daß die Familie eigentlich in eine andere Gruppe gehört.

Kiemen fehlen.

Die Nephridien im Vorderkörper fehlen, aber hinten gibt es überall je ein Paar.

3. Fam. Chaetopteridae. 4 Genera. Leben in U-förmigen

Röhren aus pergamentartiger Substanz im Sande vergraben.

*Spiochaetopterus* SARS. *Phyllochaetopterus* GRUBE. *Telepsavus* G. COSTA. *Chaetopterus* CUV.

Einige vordere Segmente sind länger als die hinteren, aber die Borstenanordnung ist die gleiche.

Der Mund ist weit, ähnlich wie der von *Chaetopterus*, und ist dorsal und lateral von einer Membran umgeben, die in lange vaskularisierte Filamente zerschnitten ist. Diese Kopfkienem scheinen dem Peristomium anzugehören.

Die dorsalen Borsten sind gefärbt; ventral gibt es Hakenborsten, die in Längsreihen angeordnet sind.

Die Nephridien sind auch auf wenige Paare reduziert.

Stellung unsicher; die Hakenborsten weisen auf eine andere Stelle hin; PERRIER (1897) und HATSCHKE-CLAUS-GROBEN stellen sie zu den Maldanidae.

4. Fam. Ammocharidae.

*Ammocharis* GR. (*Owenia* DEL. CH.). *Myriochele* MGR.

### **Drilomorpha HATSCHKE-CLAUS-GROBEN (Scoleciformia BENHAM).**

Prostomium kegelförmig, selten (Flabelligeridae) mit Anhängen. — Peristomium cirrenlos. — Parapodien schlecht entwickelt oder fehlend. — Ventralcirren fehlen, und selten sind Dorsalcirren vorhanden, die als Kiemen funktionieren. — Die Borsten sind einfach, echte Hakenborsten fehlen. — Rüssel vorstülzbar, aber unbewaffnet. — Die Dissepimente sind nicht regelmäßig entwickelt; sie fehlen streckenweise. — Die Nephridien sind auf wenige Paare reduziert, und alle sind gleich. — Meist Röhrenbewohner.

Körper kurz, mit nur geringer Metamerenzahl.

Körperregionen nicht auffällig, sehen fast wie Errante aus.

Pro- und Peristomium verschmolzen und in einen konischen, ausgefranzten Präbuccallobus verlängert. Keine Antennen; „des organes ciliés rétractiles“, PERRIER (1897). Zuweilen Borstenbüschel am Deutomerit.

Parapodien sehr wenig vorspringend, mit einfachen Borsten.

Rüssel nicht protraktil, unbewaffnet.

Thorakal- und Abdominalkiemen im allgemeinen fadenförmig, jedenfalls sehr einfach.

Nephridien auf eine bestimmte Körperpartie beschränkt, teils als Exkretionsorgane, teils als Genitalschläuche funktionierend.

Die Eier werden in mit Schleim verklebten Massen abgelegt.

5. Fam. Opheliidae. 6 Genera. Leben im Sand.

A. Trib. Ophelinae. Fadenförmige Kiemen. Keine Lateral-  
augen.

Ophelia SAV. Traviaia JOHNST. Ammotrypane RATHKE.  
Branchoscolex SCHMARDA.

B. Trib. Polyophtalminae. Keine Kiemen, aber Lateral-  
augen.

Polyophtalmus QFG. (mit seitlichen Augen an zahl-  
reichen Segmenten). Armandia FIL.

Ob auch Mikrophthalmus hierher gehört? Diese  
Form ist hermaphroditisch und hat Gonodukte, die  
an diejenigen der Oligochäten erinnern.

Prostomium deutlich, trägt oft 2 kleine Antennenwarzen und 2 retraktile  
Winperorgane.

Körper hinten verschmälert; oft mehrere Analcirren.

Jederseits an jedem Segment 2 kleine Parapodialwarzen mit Aciculae; 2 Borsten-  
büschel und gewöhnlich 2 cirrenförmige Loben.

Rüssel kurz.

6. Fam. Scalibregmidae.

A. Trib. Scalibregminae. 4 Paar dichotomisch verästelte  
Kiemen.

Eumenia OERST. Scalibregma RATHKE.

B. Trib. Lipobanchinae. Keine Kiemen.

Sclerocheilus GRUBE. Lipobanchius CUNN. et RAM.

Körper drehrund, in 2—3 wenig auffällige Regionen geschieden; einige mittlere  
Segmente können länger sein als die übrigen.

Prostomium wenig entwickelt, mit dem Peristomium verschmolzen, oft eine  
Nackenplatte bildend. Alle Uebergänge von konischer zu Helm- und  
Scheibenform. Keine Antennen, keine Palpen, ziemlich häufig Augenflecke.

Die Parapodien sind 2-ästig: der obere Ast, mit einfachen oder gefiederten  
Borsten, verschwindet am Hinterkörper, der untere Ast ist vorn ersetzt durch  
einen Querwulst (Torus) mit Hakenborsten, der die wichtigsten systematischen  
Merkmale liefert.

Anus oft von einem krenelierten, mit Papillen besetzten Trichter umgeben.

Keine Kiemen.

Nephridien wie bei den Arenicoliden auf wenige Paare reduziert.

7. Fam. Maldanidae (Clymenidae). 12. Genera. Wohnen in  
langen Sandröhren.

Rhodine MGR. Nicomache MGR. (Leiocephalus QFG.).

Leiochone GR. Petaloproctus QFG. Lumbriclymene SARR.

Paraxiothea WEBST. Chrysothemis KBG. Maldane GR.

Maldanella MAC INT. Axiothea MGR. Clymene SAV.

Johnstonia QFG.

3 Körperregionen: Thorakal-, Abdominal- und Kaudalregion, letztere ver-  
schmälert.

Prostomium sehr klein, ohne Anhänge.

Peristomium ohne Tentakelcirren, fast mit dem Prostomium verschmolzen.

Parapodien 2-ästig, mit einfachen Haarborsten am Notopodium, Neuropodien zu Toren modifiziert, mit Hakenborsten.

Rüssel protraktil, mit Papillen besetzt.

Verzweigte Kiemen am Mittelkörper.

Nephridien auf 6 Paar reduziert.

Die Geschlechtsprodukte entwickeln sich in der Nähe der Nephridien.

8. Fam. Arenicolidae (Theletusidae). Ein einziges Genus.  
Wohnen in U-förmigen Röhren im Sand.

*Arenicola*.

Körper verhältnismäßig kurz, mit kurzen Segmenten.

Das Prostomium trägt ein Paar langer, gefurchter Fortsätze, die vielleicht Palpen repräsentieren, und eine Anzahl als Kiemen funktionierende Tentakel, die kranzförmig den Mund umstellen.

Das Peristomium ist borstenlos.

Der ganze Kopf ist in den Körper rückziehbar; zu seinem Schutze tragen die vordersten Segmente außerordentlich lange Borsten, die, nach vorn gerichtet, für den Kopf eine Art Stachelhecke bilden.

Die Parapodien sind 2-ästig, flossenförmig, oder sehr kleine Höcker, die einfache oder zusammengesetzte Borsten tragen.

Der Körper ist mit längeren oder kürzeren Papillen überdeckt.

Innen ist das Interessanteste, daß nur 2 (Trophonia) oder nur 1 Dissepiment (Siphonostoma) vorhanden ist, das vor der Körpermitte liegt und eine mächtige, rückwärts gerückte Tasche bildet, welche einen Teil der Darmschlingen enthält und die 2 oder 4 Nephridien.

Die hinteren Nephridien sind zu Genitalschläuchen modifiziert.

Blut grün.

9. Fam. Flabelligeridae. 5 Genera.

*Stylarioides DELLE CHIAJE* (Pherusa DE BLV.). *Trophonia* AUD. et EDW. *Flabelligera* SARS (Chlorhaema DUJ.; *Siphonostoma* RATHKE). *Lophiocephalus* DE QFG. *Brada* STIMPSON.

Der sehr kurze, seltsam geformte Körper besteht aus dem anhanglosen Prostomium, dem aus 7 Segmenten gebildeten einstülpbaren Vorderkörper und dem aus 12—13 Segmenten gebildeten Hinterkörper.

Von den 3 auf das Kopfsegment folgenden Metameren zeigt jedes einen medio-dorsal und medio-ventral unterbrochenen Borstenkranz. Parapodien sind äußerlich kaum mehr wahrzunehmen, und am Hinterkörper bleiben die Borsten unter der Haut.

Die Bauchseite trägt nahe ihrem Hinterende einen Schild.

Um die Afterpapille findet sich jederseits ein Büschel Analkiemen.

Der Darm ist in merkwürdige Windungen gelegt.

Nur die vordersten Nephridien sind entwickelt (1 Paar), alle übrigen fehlen.

Das 7. Segment trägt 2 Sexualanhänge.

Sie sind getrenntgeschlechtlich, und die Gonaden sind permanent.

10. Fam. Sternaspidae. Ein einziges Genus.

*Sternaspis* OTTO.

Am Körper sind 2 Regionen unterscheidbar: Thorakal- und Abdominalregion.

Die Thorakalregion trägt 1-ästige, wärzchenförmige Parapodien mit einfachen Borsten, aber ohne Anhänge, die Abdominalregion hingegen Wülste (Toren) mit einfachen oder verzweigten Kiemen.

Rüssel kurz, papillenträgend. Ein Nebendarm kommt vor.

Kopf ohne Anhänge.

Blutgefäßsystem fehlt; die Kiemen sind Lymphkiemen.

Beim Erwachsenen sind die Thorakalnephridien atrophiert, und bloß die Abdominalnephridien sind geblieben.

Getrenntgeschlechtlich, in beiden Geschlechtern ist ein Kopulationsapparat ausgebildet.

Entwicklung mit Metamorphose.  
Zeigen manche Anklänge an die Oligochäten.

11. Fam. Capitellidae. 6 Genera.

Notomastus SARS: Clitomastus EISIG; Tremomastus  
EISIG. Capitella BL. Dasybranchus GRUBE. Hetero-  
mastus EISIG. Mastobranchus EISIG. Capitomastus EISIG.

**Terebelliformia** BENHAM 1896.

Das Prostomium ist reduziert, trägt meist Büschel fadenförmiger Fühler, aber keine Palpen. — Das Peristomium trägt Cirren oder Tentakelfilamente. — Die Parapodien sind schwach entwickelt, ohne Ventraleirren; die Dorsaleirren verbleiben an einer größeren oder kleineren Zahl vorderster Segmente und funktionieren da als Kiemen. — Die Borsten sind einfach, dazu kommen aber meist noch Hakenborsten. — Pharynx unbewaffnet und nicht vorstülzbar. — Thorakalregion durch ein Diaphragma in 2 mehrsegmentige Kammern geteilt; die vordere enthält wenige Paare Exkretionsnephridien, die hintere viele Paare Genitalschläuche. Mit Ausnahme des Diaphragmas sind die Thorakaldissepimente resorbiert. — Alles sind Röhrenbauer, denen die sogenannten Bauchschilde den Kitt liefern.

Körper cylindrisch, an den Enden mehr oder weniger verschmälert. Segmente deutlich und unter sich gleich.

Prostomium klein, konisch, ohne Anhänge.

Peristomium gewöhnlich auch cirrenlos.

Parapodien 2-ästig, aber auf Papillen reduziert, die Büschel von Haarborsten tragen.

Auf einer größeren oder geringeren Anzahl Segmente haben die Dorsaleirren die Form langer, kontraktiler Fäden, die als Kiemen funktionieren.

Es gibt ein einziges Paar vorderer Nephridien (wie bei den Flabelligeridae) mit sehr entwickeltem Exkretionskanal, der sich über mehrere Segmente erstrecken kann.

Dissepimente und Genitalschläuche repetieren sich regelmäßig im Hinterkörper. Die Geschlechtsprodukte entstehen an den Dissepimenten.

Gewöhnlich in Röhren lebend.

12. Fam. Cirratulidae. 8 Genera.

Cirrinereis BL. Cirratulus LAMK. Audouinia QFG. Dodecaceria OERST. Narangasetta LEIDY. Heterocirrus GR. Acrocirrus GR. Chaetozone MGR.

**Terebelloidea** (ED. MEYER): 13.—15. Fam.

Körper wurmförmig, vorn dicker; der dünnere Hinterteil zuweilen als borstenloser Anhang deutlich abgesetzt.

Prostomium ist im allgemeinen flach und bildet eine bewegliche Oberlippe, die eine Querreihe zahlreicher Tentakelfilamente trägt, aber niemals Palpen.

Die Unterlippe wird durch das Peristomium gebildet.

Die Notopodien sind Haarborsten tragende Warzen; die Neuropodien haben die Form quer verlängerter Wülste mit Hakenborsten.

Rüssel verschwunden.

Bezüglich der Kiemen finden wir eine aufsteigende Entwicklungsreihe von den Polycirrinae ohne Kiemen und ohne Blutgefäße, bis zu Amphitrite mit 3 Paar stark verästelten Kiemen an den vordersten Segmenten, am übrigen Körper fehlen die Kiemen stets.

Die Thorakalregion wird durch ein starkes Dissepiment in 2 Kammern geteilt, die übrigen Dissepimente fehlen. In der vorderen Kammer liegen 1—3 Paar Exkretionsnephridien, in der hinteren 3—12 Paar Genitalschläuche. Die Eier werden als mit Schleim verklebte Massen an der Röhrenmündung befestigt.

Bauen Röhren aus Sand oder Muscheltrümmern, wozu das Klebemittel von den sogenannten Ventralschilden abgesondert wird.

13. Fam. Terebellidae. 27. Genera.

A. Trib. Amphitritinae.

Keine Kiemen: *Pherea* DE ST. JOS. *Bathya* ST. JOS. *Proclea* ST. JOS. *Leaena* MGR. (*Lanessa* MGR. und *Laphaniella* MALM.). *Phisidia* ST. JOS. *Laphania* MGR.  
Mit Kiemen: *Amphitrite* O. F. MÜLLER (*Physelia*).  
*Terebella* L. (*Lepraca* MGR.; *Heteroterebella* CLPD.; *Heterophyselia* QFG.). *Pista* MGR. *Eupista* MC INT. *Sciope* MGR. (*Idalia*). *Nicolea* MGR. *Lanice* MGR. *Polymnia* MGR. (*Terebella* CLPD.) *Loimia* MGR. *Thelepus* LEUCK. (*Phenacia* GR.; *Heterophenacia* QFG.; *Lumara* STPS.; *Telepodopsis* SARS). *Grymaea* MGR. *Streblosoma* SARS. *Euthelepus* M. INT. *Wartelia* JIARD.

B. Trib. Trichobranchinae.

*Trichobranchus* MGR.

C. Trib. Artacamacinae.

*Artacama* MGR.

D. Trib. Canephorinae (Corephoridae MEYER).

*Terebellides* SARS.

E. Trib. Polycirrinae. Weder Kiemen noch Gefäße  
*Aphlebina* QFG. (*Apnenmaea*). *Polycirrus* GR. *Amaea* MGR. *Lysilla* MGR.

Körper kurz, diregional.

Prostomium trägt zahlreiche fadenförmige oder kammförmige Tentakeln.

Peristomium schiebt sich als Lippe unter denselben vor.

Parapodien ähnlich denen der Terebelliden; ebenso die Hakenborsten.

Rüssel auch verschwunden.

Der Hauptunterschied gegenüber den Terebelliden liegt in der Kopfform und im Vorhandensein eines Büschels steifer Borsten (*Paleae*) jederseits des Kopfes; letzteres aber nur bei einem Teil.

An den 3 oder 4 ersten borstentragenden Segmenten findet sich je ein Paar langer fadenförmiger Kiemen.

4 Paar Exkretionsnephridien in der vorderen Thorakalkammer; im übrigen sind die Cölo- und Nephridialverhältnisse dieselben wie bei den Terebelliden.

Wohnen in Schlammröhren, die viel länger sind als ihr Körper.

14. Fam. Ampharetidae. 10 Genera.

Mit *Paleen*büschel, 20—24 Segmente: *Ampharete* MGR. *Lysippe* MGR. *Amphicteis* GR. *Sosane* MGR.

Ohne *Paleen*büschel, 20—24 Segmente: *Auchenoplax* EHL. *Sabellides* M. E. *Amage* MGR. *Grubianella* M. INT. *Samytha* MGR.

Prostomium undeutlich, 70 Segmente: *Melinna*.

Körper aus wenig Segmenten bestehend, diregional, mit umgeschlagenem, parapodienlosem Schwanz.

Kopfsegment mit nach vorn gerichtetem *Paleen*kamm, der die Röhre des Tieres verschließt. Außerdem trägt das Prostomium „un voile“ und 2 laterale Antennen. Das Peristom ist versehen mit 2 Büscheln fadenförmiger Tentakelfilamente.

Rüssel verschwunden.

Kammförmige Kiemen am 2. und 3. Segment.

Cölo- und Nephridialverhältnisse wie bei den Terebelliden.

Die gerade oder etwas gebogene, an beiden Enden offene Röhre ist aus kleinen Sandkörnern aufgebaut.

15. Fam. Amphictenidae. 5 Genera.

*Pectinaria* LAM. *Scalis* GR. *Amphictene* SAV. *Lagis* MGR. *Petta* MGR.

### Serpulimorpha GROBBEN 1905 (Cryptocephala BENHAM 1896).

Körper biregional: Thorax und Abdomen. — Das Peristomium wächst vorwärts während der Entwicklung und unterdrückt oder verbirgt das Prostomium, welches dadurch zu einem unbedeutenden Organ herabsinkt. — Die Antennen (Palpen?) werden zu komplizierten Kopfkriem. — Peristomium mit Kragen. — Pharynx nicht vorstülpter.

Körper triregional, der ungegliederte Schwanz ist anhangslos.  
 Prostomium verdeckt durch 2 große laterale Tentakel, unten bewegliche Cirren und oben einen Kranz von Opercularborsten tragend.  
 Untere Parapodialäste wulstförmig, aber mit einfachen Borsten.  
 Obere Parapodialäste, wenn vorhanden, warzenförmig.  
 Nur ein einziges Paar Thorakalnephridien, die ventralwärts verschmelzen in einen nach vorn gerichteten Kanal, der unmittelbar hinter dem Mund mündet.  
 Uebrige Cölo- und Nephridialverhältnisse wie bei den Cirratuliden.  
 Wohnen in Sandröhren, die in großer Zahl zusammengehäuft liegen.

16. Fam. Sabellariidae (Hermellidae).  
 Sabellaria LAM. (Hermella SAV.). Pallasia QFG. Centrocorone GR.

Körper meist deutlich diregional: Thorax und Abdomen; am besten zu unterscheiden an der Thorakalmembran, die nur selten fehlt; bei den Sabellinae allerdings fehlt sie durchgängig.  
 Pro- und Peristomium miteinander verschmolzen, letzteres in der Regel mit einem Kragen versehen. Meist 2 Tentakelcirren.  
 Mund terminal, zwischen 2 seitlichen, halbkreisförmig oder spiralig eingerollten Blättern, an deren Vorderrand sich Tentakel mit Flimmerrinne erheben. Diese Tentakel, fiederig mit sekundären Filamenten besetzt, stellen die sog. Kopfkriem dar, die noch durch ein Knorpelskelett gestützt und am Grunde durch eine Membran verbunden sein können. Häufig sind 1 oder 2 Tentakel zu einem gestielten Deckel umgewandelt, der die Röhre verschließt, nachdem das Tier sich in dieselbe zurückgezogen hat.  
 Parapodien 2-ästig, Dorsalast der vorderen Parapodien mit einfachen, Ventralast mit Hakenborsten oder Uncinalplatten.  
 Rüssel verschwunden.  
 Darm nicht selten geschlängelt: Fabricia, Filograna, Spirorbis, oder schraubenförmig gewunden: Spirographis.  
 Nephridien wie bei den Sabellariidae mit gemeinsamer Oeffnung.  
 Bei vielen sind alle Individuen einer Species hermaphroditisch.  
 Bei einigen erreichen die Embryonen einen verschieden hohen Grad von Entwicklung entweder im Inneren des mütterlichen Körpers oder im Operkelträger.  
 Augenscheinlich findet bei allen diesen Formen innere Befruchtung statt, doch wurden Details noch nie konstatiert.  
 Die Eier werden von vielen an der Röhre befestigt.  
 Bauen meist lederartige oder kalkige Röhren, die gewöhnlich angewachsen sind.



17. Fam. Serpulidae. 51 Genera.

A. Trib. Sabellinae. Schleimröhre.

Manayunkia (Süßwasser!). Haplobranchus BOURNE.  
 Caobangia GIARD. Dasmineira LANG. Myxicola KOCH (Eriographiden). (Eriographis GR.; Arippasa JOHNST.; Leptochone CLPD.) Chone KR. Euchone MGR. Dialychone CLPD. Fabricia BLV. Oria QFG. Dasychone SARS. Laonome MGR. Notaulax TAUBER. Sabellastarte KR. Eurato DE ST. JOS. Protulides WEBST. Amphiglena CLPD. (Amphicoriden). Sabella L. Potamilla MGR. Hypsicomus GR. Potamis EHL. Branchionma KOLL. Bispira KR. (Distylea QFG.) Spirographis.

- B. Trib. Serpulinae. Kalkige, niemals erneuerte Röhre.
- a) Keine Thorakalmembran. Ein Operculum: Hyalopomatus v. MAR. Chitinopoma LEV.
  - b) Eine Thorakalmembran. Kein Operculum: Protis EHL. Salmacina CLPD. Protula RISSO: Protula s. str.; Protulopsis DE ST. JOS.
  - c) Eine Thorakalmembran. Ein Operculum.
    - α) Apomatus PHIL.: Apomatus s. str.; Apomatopsis ST. JOS.
    - β) Filograna OKEN. Filo-granula LANG. Spirorbis DAUD. Pileolaria CLPD. Janua ST. JOS. Omphalopoma MÄRCH. Circeis ST. JOS. Omphalopomopsis ST. JOS. Janita ST. JOS. Leodora ST. JOS. Mera ST. JOS. Hyalopomatopsis ST. JOS. Vermilia LMK. Galeolaria LMK. Vermiliopsis ST. JOS. Ditrupa BERK. Dasynema ST. JOS. Psygmobranchus.
    - γ) Serpula L.: Serpula s. str.; Hydroïdes GM.; Crucigera BENEDICT.
    - δ) Pomatoceros PHIL. Spirobranchus BLV. Pomatostegus SCHMARDA.
    - ε) Placostegus PHIL.: Placostegus s. str.; Placostegopsis ST. JOS.

### C. Die Oligochäten.

#### Limicole.

Dissepimente fehlen im allgemeinen.

Eigentliche Samenleiter fehlen.

Gehirn dauernd mit der Hypodermis zusammenhängend.

Schlundkommissuren und meist auch Bauchmark fehlen.

Borsten in 4 Bündeln an einem Segment, meist haarförmig.

Ungeschlechtliche Vermehrung durch Teilung vorherrschend (Knospenzonen, Tierketten).

Von geringer Größe, mit wenigen Metameren; Körperfarbe weißlich.

- 
1. Fam. Aeolosomatidae. 1½ Gattungen. 7 Arten Kosmopolit.

Aeolosoma EHREG. Pleurophleps L. VAILL. unsicher.

Dissepimente vorhanden und wohlentwickelt.

Gehirn frei in der Leibeshöhle.

Gehirn, Schlundkommissuren und Bauchmark wohlentwickelt, von der Hypodermis vollkommen gesondert.

Borsten zu mehreren in 2 oder 4 Bündeln an einem Segment, nämlich bei Schmardaella und Chaetogaster fehlen die Dorsalbündel. Ventrale Bündel mit gabelspitzigen Hakenborsten.

Oesophagus ohne Muskelmagen und Anhangsorgane.

Ungeschlechtliche Vermehrung durch Teilung vorherrschend (Knospenzonen, Tierketten).

Kleine weißliche Formen mit farblosem oder gelbem Blut.

Einige haben Augenflecke, aber oft gibt es innerhalb desselben Genus Species mit und solche ohne Augenflecke.

Dero- und Branchiodrilus haben Kiemen.

2. Fam. Naididae. 15 Gattungen. 42 Arten. Kosmopolit. Einzelne marin.

Paranais CZERN. Schmardaella MCHSN. Amphichaeta TAUBER. Chaetogaster K. BAER. Ophidonais GERV. Naidium O. SCHM. Branchiodrilus MCHLSN. Nais MÜLL. em VEJD. Dero OKEN. Bohemilla VEJD. Macrochaetina BRETSCHER. Ripistes DUJ. Slavina VEJD. Stylaria LM. Pristina EHREG.



Kopflappen gerundet.

Borsten zu mehreren in 4 Bündeln an einem Segment, nicht S-förmig.

Samenleiter in paariges oder unpaariges Atrium mündend, oft dazu noch gesonderte Prostaten.

Meist mit Penis.

*Hesperodrilus branchiatus* BEDD. } haben Kiemen.  
*Branchiura sowerbyi* BEDD. }

Oesophagus ohne Muskelmagen und Anhangsorgane.

Stecken mit dem Vorterteil in kleinen selbstverfertigten Schlammröhren, aus denen das Hinterende, sich stetig schlängelnd, herausragt. Ins Wasser geworfen, rollen sie sich zusammen.

Farbe rot oder braun.



3. Fam. Tubificidae. 12 +  $\frac{1}{2}$  Gattungen. 36 Arten. Kosmopolit. Einzelne marin.

*Phreodrilus* BEDD. *Hesperodrilus* BEDD. *Branchiura* BEDD.  
*Vermiculus* GODRICH. *Clitellio* SAV. *Telmatodrilus* EISEN.  
*Limnodrilus* CLAP. *Ilyodrilus* EISEN. *Tubifex* LM. *Psammoryctes* VEJD. em. MCHLSN. *Lophochaeta* STOLC. *Bothrioneurum* STOLC. *Aulodrilus* BRTSCHR. unsicher.

S-förmige, einfach- oder gabelspitzige Hakenborsten, zu 8 an einem Segment, in 4 dichtstehenden Paaren.

Atrien, ausstülpbarer Penis (aber nicht überall), Kopulationsdrüsen etc.

Rückengefäß meist mit mehr oder weniger oft verästelten, kontraktilen und zwar pulsierenden Transversalgefäßen.

*Lumbriculus* pflanzt sich vorzugsweise durch Teilung fort, wobei im Gegensatz zu den *Naididen* vor der Teilung keine Knospung in der Längsachse stattfindet.

Farbe rot oder braun.



4. Fam. Lumbriculidae. 8 +  $\frac{1}{2}$  Gattungen. 14 Arten. Nur in Sibirien, Europa und Nordamerika.

*Lumbriculus* GRUBE. *Trichodrilus* CLAP. *Eclipsoidrilus* EISEN. *Claparèdeilla* VEJD. *Mesopodrilus* FRANK SM. *Stylodrilus* CLAP. *Rhynchelmis* HOFFMSTR. (*Enaxis* GRUBE). *Sutroa* EISEN.

Borsten verschieden, aber einfach spitzig und ohne deutlichen Nodus, meist zu mehreren (3—12) in fächerförmigen Bündeln, selten zu 2, einzeln oder ganz fehlend.

Kopporus vorhanden, Rückenporen vorhanden oder fehlend.

Darm mit dorsalem Schlundkopf, durch den mehrere Paare Septaldrüsen einmünden.

Penis konstatiert, Gürtel umfaßt das 12. und 13. Segment.

Eier groß, dotterreich, einzeln oder zu mehreren in Cocons abgelegt.

Zum Teil Peptonephridien vorhanden.

Madenförmige Oligochäten von geringer Größe: 0,8—3 cm lang; Farbe weiß oder gelblich; Haut derb.



5. Fam. Enchytraeidae. 13 +  $\frac{1}{2}$  Gattungen. 78 Arten. Wahrscheinlich Kosmopolit, doch mehr im hohen Norden. Leben in der Erde, im Süßwasser, zum Teil am Gezeitenstrande.

*Henlea* MCHLSN. *Bryodrilus* UDE. *Buchholzia* MCHSN. *Marionina* MCHLSN. *Lumbricillus* OERST. *Stercutus* MCHLSN. *Mesenchytraeus* EISEN. *Chirodrilus* VERRIL. *Enchytraeus* HENLE em. MCHLSN. *Michaelsena* UDE. *Fridericia* MCHLSN. *Distichopus* LEIDY. *Achaeta* VEJD.

S-förmig gebogene, einfach spitzige Hakenborsten, zu 8 an einem Segment, in 2 ventralen und 2 lateralen Paaren.

Clitell aus einer einzigen Zellschicht bestehend.

Samenleiter mit langen Atrien; Penis vorhanden.

Einzelne Dissepimente verdickt.

Rückengefäße und Transversalgefäße ohne blinde Anhänge.

6. Fam. Alluroididae. Nur 1 Gattung mit 1 Art. Tropisches Ostafrika. Im Sumpf.

Alluroides podargei BEDD.

S-förmig gebogene, einfach spitzige Hakenborsten, zu 2, 4 oder 8 an einem Segment, einzeln (zu 2 oder 4) oder paarweise (zu 8).

Clitell aus einer einzigen Zellschicht bestehend.

Zuweilen Hoden und Samentrichter in Testikelblasen eingeschlossen. Auch Eiersäcke vorhanden, ob stets? Prostaten und Atrien fehlen.

Oesophagus einfach oder mit drüsigem und muskulösem Magen im 4.—6. Segment. Paarige Septaldrüsen kommen vor.

Einzelne Dissepimente sind verdickt.

7. Fam. Haplotaxidae (Phreoryctidae). 2 Gattungen und 3 Arten. Neuseeland, Europa (auch in der Schweiz), Nordamerika. Im Süßwasser und in sehr feuchter Erde.

Pelodrilus BEDD. Haplotaxis HOFFMSTR. (Phreoryctes HOFFMSTR.). Haplotaxis gordioides P. HARTM. = Phreoryctes Menkeanus HOFFMSTR.

### Terricole.

S-förmig gebogene, einfach spitzige Hakenborsten, zu 8 an einem Segment, gepaart.

Clitell weit vorn, meist 10.—15. Segment im Bereich der ♂ und ♀ Poren, meist ringförmig.

Hoden und Samenleiter in Testikelblasen eingeschlossen. Die langen Samenleiter münden in je eine Prostata ein. Eiersäcke vorhanden.

Oesophagus mit oder ohne Muskelmagen; 2—10 Muskelmagen am Anfang des Mitteldarmes.

Kopf prolabisch oder zygalobisch.

Bei den meisten sind verdickte Dissepimente konstatiert. Rückenporen meist vorhanden.

Bunte, leuchtende Farben treten auf: gelb, braun, bläulich, violettgrün.

8. Fam. Moniligastridae. 4 Gattungen. 24 sichere Arten. Japan, Philippinen, Sundainseln, Vorder- und Hinterindien, Ceylon. 1 Art verschleppt nach den Bahamainseln. Terrestrisch.

Desmogaster ROSA. Moniligaster PERRIER. Eupolygaster MCHLSN. Drawida MCHLSN.

S-förmig gebogene, einfach spitzige Hakenborsten, zu 8 in 4 Paaren an einem Segment, oder zu vielen und dann geschlossene, oder dorsal und ventral unterbrochene Kränze bildend, in diesen Kränzen gleichmäßig verteilt oder einander paarweise genähert.

Gürtel mit oder vor dem 15. Segment beginnend (mit seltenen Ausnahmen das ganze 15. Segment einnehmend), ring- oder sattelförmig.

1 oder 2 Paar Prostaten, in seltenen Fällen auf eine einzige reduziert oder ganz fehlend.

Meist 2 Paar Hoden und Samentrichter, aber nur 1 Paar Ovarien.

Hoden und Samentrichter frei, ob überall? Die Samentaschen haben meist Divertikel.

Pubertätspolster kommen vor und Samenrinnen zwischen den ♂ Poren und Prostataporen.

Penis und Penialborsten vorhanden, ob überall? Auch Kopulationstaschen konstatiert.

Eiersäcke kommen vor in der Subfamilie der Eudrilinae.

Oesophagus meist mit einem oder einigen Muskelmagen vor dem Hodensegment, selten ohne Muskelmagen. Kalkdrüsen oder Oesophagealtaschen vorhanden, ausnahmsweise fehlend.

Mitteldarm kann Blindsäcke tragen.

Im allgemeinen meganephridisch; plectonephridisch aber sind die Subfamilien der Trigastriinae und der Octochaetinae; Megascolides hat diffuse Nephridien.

Kopf auch schon tanylobisch.

Rückenporen vorhanden im allgemeinen; aber auch fehlend.

Verdickte und fehlende Dissepimente kommen vor.

Die Typhlosolis ist bei Einigen entwickelt.

Sehr häufig leuchtende Farben: violett, purpur, gelb, grünlich, orange, zuweilen Pigmentbänder.

Oft irisierend, sogar phosphoreszierend (*Microscolex phosphoreus* ANT. DUG.). Größe oft sehr beträchtlich, über 1 m: *Notoscolex grandis* FLETCH.



9. Fam. Megascolocidae. 56 Gattungen. 582 Arten. Viele unsichere Arten und Varietäten. Es sind die Regenwürmer der südlichen Hemisphäre und der Tropen, denen die Lumbriciden fehlen. Verschleppt nach Südeuropa, eine Art sogar nach Deutschland. Meist terrestrisch, manchmal im Süßwasser, selten am Gezeitenstrande.
- α) Subfam. Acanthodrilinae. 10 Gattungen. 90 Arten. *Maoidrilus* MCHLSN. *Neodrilus* BEDD. *Plagiochaeta* BENH. *Acanthodrilus* E. PERRIER em. MCHLSN. *Notodrilus* MCHLSN. (mit 28 Spec!). *Microscolex* ROSA (*Photodrilus*). *Rhododrilus* BEDD. *Maheina* MCHLSN. *Chilota* MCHLSN. (mit 30 Arten!). *Yagansia* MCHLSN.
- β) Subfam. Megascolecinae. 14 Gattungen. 305 Arten. Viele unsichere Arten und Varietäten. *Plutellus* E. PERRIER (mit 37 Arten!). *Fletcherodrilus* MCHLSN. *Pontodrilus* E. PERRIER (am Gezeitenstrande, sogar in Südfrankreich). *Megascolides* MC COY. *Trinephrus* BEDD. *Notoscolex* FLETCH. (mit 25 Arten!). *Digaster* E. PERRIER. *Perissogaster* FLETCH. *Didymogaster* FLETCH. *Diporochaeta* BEDD. (mit 21 Arten!). *Perionyx* E. PERRIER. *Plionogaster* MCHLSN. *Megascolex* R. TEMPL. (mit 48 sicheren Arten!). *Pheretima* KINB. em. MCHLSN. (mit 137 Arten!).
- γ) Subfam. Octochaetinae. 4 Gattungen. 10 Arten. *Octochaetus* BEDD. *Dinodrilus* BEDD. *Haplochaetella* MCHLSN. *Entyphoeus* MCHLSN.
- δ) Subfam. Diplocardiidae. 2 Gattungen. 10 Arten. Nordamerika. *Diplocardia* H. GARMAN. *Zapotecia* EISEN.
- ε) Subfam. Trigastriinae. 2 Gattungen. 72 Arten. *Trigaster* BENH. *Dichogaster* BEDD. (mit 67 Spec!).
- ζ) Subfam. Ocnodrilinae. 6 Gattungen. 46 Arten. *Kerria* BEDD. *Gordiodrilus* BEDD. *Nannodrilus* BEDD. *Nematogena* EISEN. *Ocnodrilus* EISEN. *Pygmaeodrilus* MCHLSN.
- η) Subfam. Eudrilinae. 18 Gattungen. 49 Arten.
1. Sekt. Pareudrilacea.  
*Eudriloides* MCHLSN. *Platydrilus* MCHLSN. *Mega-chaetina* MCHLSN. *Reithrodrilus* MCHLSN. *Stuhlmannia* MCHLSN. *Notykus* MCHLSN. *Metadrilus* MCHLSN. *Pareudrilus* BEDD. *Libyodrilus* BEDD. *Nemertodrilus* MCHLSN.
2. Sekt. Eudrilacea.  
*Eudrilus* E. PERRIER. *Parascolex* MCHLSN. *Preussiella* MCHLSN. *Büttneriodrilus* MCHLSN. *Eminoscolex* MCHLSN. *Hyperiodrilus* BEDD. *Teleudrilus* ROSA. *Polytoreutus* MCHLSN.

S-förmig gebogene, meist einfach spitzige, selten eingekerbt gabelspitzige Hakenborsten, meist ornamentiert, zu 8 an einem Segment.

Rückenporen fehlen, selten Nackenporen vorhanden.

Gürtel meist hinter dem 14. Segment beginnend.

♂ Poren im Bereich des Gürtels, meist im vorderen Teil desselben, oder vor dem Gürtel, nur ausnahmsweise hinter demselben.

Mündung der Samenleiter meist einfach, manchmal mit Muskelapparat, Bursa propulsaria oder Kopulationstasche selten mit Prostata.

Penialborsten fehlen, aber Geschlechtsborsten sind häufig vorhanden. Alma hat 2 Penes.

Meist 1 Muskelmagen, selten mehrere, vor den Hodensegmenten; manchmal 1 rudimentärer Muskelmagen am Ende des Oesophagus, hinter dem Ovarialsegment zuweilen auch Oesophagealtaschen. Bei Einigen Kalkdrüsen am Oesophagus.

Verdickte Dissepimente vorkommend.

Viele tragen leuchtende Farben: olivengrün, blaugrün.

Größe oft sehr beträchtlich, über 1 m: *Glossoscolex giganteus* F. S. LEUK. Brasilien. *Microchaetus microchaetus* RAPP. Kapland.



10. Fam. *Glossoscolecidae*. 19 sichere und 2 unsichere Gattungen. 89 sichere Arten, auch Unterarten und Varietäten. Auf Teilen des Tropengürtels. Meist terrestrisch, zum Teil im Süßwasser, einige am Gezeitenstrande.

a) Subfam. *Glossoscolecinae*. 10 Gattungen. 46 Arten. *Hesperoscolex* MCHLSN. *Onychochaeta* BEDD. *Diachaeta* BENH. *Pontoscolex* SCHMARDA. *Opisthodrilus* ROSA. *Audiodrilus* MCHLSN. *Rhinodrilus* E. PERRIER. *Thamnodrilus* BEDD. *Glossoscolex* F. S. LEUCK. (*Titanus*, *Geoscolex*). *Fimoscolex* MCHLSN. *Urochaeta* = *Pontoscolex* PERRIER 74. *Perichaeta* = ?

β) Subfam. *Hormogastrinae*. 1 Gattung. 2 Arten. *Hormogaster* ROSA.

γ) Subfam. *Microchaetinae*. 5 +  $\frac{2}{3}$  Gattungen. 29 sichere Arten.

*Microchaetus* RAPP. *Tritogenia* KINB. *Kynotus* MCHLSN. *Callidrilus* MCHLSN. *Glyphidrilus* HORST. *Geogenia* KINB. und *Brachydriulus* BENH. sind unsichere Genera.

δ) Subfam. *Criodrilinae*. 3 Gattungen. 12 Arten. *Sparganophilus* BENH. Alma GRUBE. *Criodrilus* HOFFMSTR.

S-förmig gebogene, einfach spitzige, häufig zart ornamentierte Hakenborsten, zu 8 an einem Segment, in regelmäßigen Längslinien.

Rückenporen vorhanden.

Gürtel meist sattelförmig, mehr oder weniger weit hinter dem Segment der ♂ Poren beginnend.

Nephridien mit reichem Gefäßnetz.

Oesophagus mit Kalkdrüsen.

1 wohl entwickelter Muskelmagen am Anfang des Mitteldarmes.

♂ Poren meist am 15. Segment, also weit vor dem Gürtel, selten um 1—3 Segmente nach vorn verschoben.

2 Paar Hoden- und Samentrichter im 10. und 11. Segment.

Frei in die Leibeshöhle hineinragende Prostaten fehlen, selten prostataartige Drüsenpolster vorhanden.

♀ Poren in der Regel am 14. Segment, Ovarien im 13. Segment.

Samentaschen, wenn vorhanden, einfach, ohne Divertikel (manchmal durch die Dissepimente derartig eingeschnürt, daß sie aus zwei gesonderten Teilen zu bestehen scheinen).

Oft leuchtende Farben, irisierend, Pigmentbänder.

Häufig Borsten an gewissen Segmenten des Vorderkörpers auf Papillen, zu Geschlechtsborsten, Furchenborsten umgewandelt.

11. Fam. Lumbricidae. 5 +  $\frac{1}{2}$  Gattungen. 99 sichere Arten. Auch Subspecies und Varietäten. Gemäßigte und kalte Gebiete der nördlichen Erdhälfte. Südgrenze: Japan, Baikalsee, Turkestan, Persien, Palästina, Tunis, Florida. Manche verschleppt in die gemäßigten Teile der südlichen Hemisphäre, selten in die Tropen. Meist terrestrisch, zum Teil im Süßwasser.

Eiseniella MCHLSN. Eisenia MALM. em. MCHLSN. Helodrilus HOFFMSTR. em. MCHLSN. Octolasion ORLEY. em. ROSA. Lumbricus L. em. EISEN.

### Parasiten.

Hirudineenartige parasitische Oligochäten.

Körper nur aus wenigen Metameren bestehend, ohne Borsten, mit hinterem ventralem Saugnapf.

Schlund mit dorsaler und ventraler Kieferplatte.

12. Fam. Discodrilidae CLAUS-GROBEN. Nur 1 Gattung mit 1 Art. Lebt an Kiemen und Abdomen des Flußkrebse. Branchiobdella parasita BRAUN.

## II. Lumbriciden und Arenicoliden.

Ich beginne mit der Darstellung des Blutgefäßsystems von Lumbricus terrestris L.

### I. Vas dorsale (Taf. XXVI, Fig. 1).

Das Gefäß verläuft mediodorsalwärts über dem Darm, diesem eng angeschmiegt, mit Ausnahme der Pericordalregion, wo noch auf eine schmale Strecke sein proximales Mesenterium erhalten ist, von einem Körperende zum anderen. Sein Querschnitt ist rund oder eher elliptisch infolge dorso-ventraler Abplattung; den größten Durchmesser erreicht es vorn auf dem eigentlichen Darm unmittelbar hinter dem Muskelmagen; am vorderen und hinteren Körperende läuft es allmählich aus, hinten schroffer als vorn. Es ist nicht perlschnurförmig, wohl aber an den septalen Durchbruchsstellen etwas verengt, sonst aber schön cylindrisch beziehungsweise etwas elliptisch. Es ist kontraktile auf ganzer Länge infolge seiner Muskellage und führt auf Grund dieser Eigenschaft rhythmische Kontraktionen aus — ca. 20 pro Minute habe ich an jungen durchsichtigen Exemplaren bei Laboratoriumsverhältnissen konstatieren können —, es treibt so das Blut von hinten nach vorn.

Das Vas dorsale gibt, mit Ausnahme der Pericordalregion, wo sich die Verhältnisse modifizieren, in jedem Segment ab an

den Darm zwei Paar gewundene Vasa dorso-intestinalia, welche ein Stück weit selbständig auf dem Darm verlaufen, diesem direkt aufliegend, dann aber in dessen Wand eintauchen, um in der Grenzlamelle<sup>1)</sup> (zwischen Darmepithel und innerer Ringmuskulatur) das Darmgefäßnetz zu bilden. Sowohl das Vas dorsale auf ganzer Länge besonders seitlich als diese Dorso-intestinalia sind mit Chloragogen bedeckt, was ich auf meinem Bilde anzudeuten versucht habe. Auf dem Muskelmagen fehlt das Chloragogen überhaupt, also auf dessen Dorso-intestinalia. Das Vas dorsale gibt auch ab Dorso-typhlosolaria, auf meiner Zeichnung punktiert angegeben, wie die Typhlosolisgrenze selbst, zwei oder drei habe ich in jedem Segment beobachten können; wenn es nur zwei waren, war das eine meist gegabelt. Diese steigen genau medial hinunter in die Typhlosolis, um ins Typhlosolisgefäß einzumünden. Auch diese Dorso-typhlosolaria sind mit Chloragogen bedeckt.

## II. Vas dorso-extraoesophageale (Taf. XXVI, Fig. 1).

Man kann an diesem Gefäß unterscheiden einen Ramus longitudinalis, einen Ramus transversus anterior und einen Ramus transversus posterior. Das Gefäß liegt eng dem Oesophagus auf und ist nicht mit Chloragogen bedeckt. Es verläuft zwischen Peritoneum und Darmmuskulatur und entspringt mit den Rami transversi dem Dorsale. Der hintere Transversalast liegt vorn dem 12./13. Dissepiment an, ähnlich wie sonst die Commissuralia ihren respektiven Dissepimenten hinten anliegen. Der Ramus longitudinalis ist mehr dem Bauchgefäß genähert. Im 10. Segment macht er einen bogenförmigen Exkurs gegen die vorderste MORRENSche Drüse, der er etwa 3 starke Aeste abgibt, und im selben Segment nimmt er auf den vorderen Querast, der keinem Dissepiment anliegt, sondern ungefähr in der Segmentmitte auf dem Darm dahinzieht. Beim Uebertritt auf den Pharynx, d. h. vorn an Dissepiment 6/7, teilt sich der Längsast und schickt einen ästigen Zweig schief über den Pharynx; der zweite Teilzweig folgt noch auf ein kurzes Stück dem Dissepiment, diesem eng anliegend, um sich dann der Körperwand zuzuwenden, wo er sich unter dem Cölothel reich verästelt. Also das Dorso-extraoesophageale versorgt sowohl Körper-

1) Nach CARL CAMILLO SCHNEIDER, 1902.

wand wie Pharynx. Ueber die septalen Commissuralia siehe Abschnitt über Septalgefäße.

### III. Vas ventrale (Taf. XXVI, Fig. 1).

Dieses hängt im ventralen Mesenterium und zeigt infolgedessen meist einen welligen Verlauf; dieser ist eben bedingt durch die Kontraktionen des Tieres; wenn sich dieses streckt, verläuft auch das Bauchgefäß geradlinig. Das Ventrale ist immer etwas dünner als das Dorsale und niemals kontraktile. In der Literatur finden sich aber an zwei Stellen Bemerkungen, wonach das Bauchgefäß auch kontraktile wäre. Unten habe ich diese Bemerkungen wörtlich angeführt. Ich kann auf Grund meiner Beobachtungen diese Angabe nicht bestätigen.

Das Ventrale gibt ab septale Ventro-parietalia, siehe darüber den Abschnitt Septalgefäße, und interseptale Ventro-intestinalia, welche im ventralen Mesenterium, je 3 pro Segment, zum Darm aufsteigen als ganz dünne feine Gefäße.

Vorn verzweigt sich das Bauchgefäß auf dem Pharynx.

Literaturangaben über die Kontraktilität der Gefäße, speziell des Bauchgefäßes:

HARRINGTON macht im Appendix seiner Arbeit: „The calciferous glands of the earthworm, with appendix on the circulation“ folgende diesbezügliche Bemerkungen (die Arbeit ist im Journal of Morphology, Vol. XV, December 1899, Supplement, erschienen):

„The dorsal vessel is the chief (!) pulsatile organ of the body“ (HARRINGTON, 1899, p. 139).

„Pulsations in the latter (the ventral vessel) are never so well marked as in the dorsal“ (HARRINGTON, 1899, p. 142).

CARL CAMILLO SCHNEIDER sagt in seinem Lehrbuch der vergleichenden Histologie, 1902, auf p. 424 folgendes:

„Vor allem am Bauchgefäß, aber auch an den arteriellen Schlingen sind die Fibrillen deutlich gestreift; dieser Befund stellt außer Zweifel, daß es sich um Muskelfibrillen handelt (nach BERGH sollen es, gleich der Intima, bindegewebige Bildungen sein), was ferner auch daraus hervorgeht, daß bei niederen Oligochäten auch das Rückengefäß teilweis den gleichen Bau aufweist. Somit sind beim Regenwurm alle Gefäße mit Ausnahme der kleineren Venen und der Kapillaren kontraktile. Am wichtigsten kontraktilen Gefäß (Rückengefäß) fehlen die Wandungszellen, und es kommen dafür typische glattfaserige (nach BERGH doppelt schräg gestreifte) Muskelfasern vor, denen

die Kerne in einem unscheinbaren Zellkörper anliegen. Man findet eine innere Ring- und eine äußere Längsmuskulatur, die beide einschichtig entwickelt sind.“

#### IV. *Vasa commissuralia* (Taf. XXVI, Fig. 1 u. 2).

Es gibt dreierlei:

a) *Vasa dorso-subneurocommissuralia*, vom 13. Segment an rückwärts ausschließlich vorkommend; ich habe von ihnen gesprochen im Kapitel über Septalgefäße.

b) *Vasa dorso-ventrocommissuralia*, bei Lumbricidae ausschließlich als Pericorda ausgebildet und beschränkt auf die nach ihnen benannte Pericordalregion, sowohl bei Lumbricus als Allolobophora 6 Segmente einnehmend (6—12), unmittelbar folgend auf die Pharyngealregion. Ueber die Form habe ich zu bemerken, daß sie durchaus konstant ist und charakteristisch für die Gattung, bei Allolobophora typisch perlschnurförmig, hier bei Lumbricus so, wie ich es gezeichnet habe: das Pericor beginnt oben im Vas dorsale mit einem kurzen Anfangsästchen, erweitert sich dann, um rasch das Maximum zu erreichen und dann wieder abzuschwellen successiv, um im Vas ventrale wieder als ganz dünnes Aestchen zu münden. Die Lage dieser Pericorda ist typisch präseptal, die Pericorda sind echte Septalgefäße und stehen überall mit dem Septum noch in Verbindung durch Peritonealfalten, wie mir Horizontalschnittserien aus dieser Region stets deutlich gezeigt haben. Also die topographische Lage der Pericorda rechtfertigt durchaus die Auffassung der LANGSchen Trophocöltheorie, wonach sie entstanden wären durch Ausfaltung der zur Bildung des Septums zusammenstoßenden Cölomblasen; nur darf man sich nicht vorstellen, daß beide Cölomblasenwände gleichmäßig sich ausgebuchtet hätten, also auseinandergewichen wären an den entsprechenden Stellen, sondern vielmehr nur die eine, pericordal nur je die hintere Wand der vorderen Blase hat sich einwärts gebogen, und die andere ist glatt geblieben und hat höchstens die Rinne verschlossen. Die Pericorda treiben das Blut vom Dorsale ins Ventrale, bilden also mit dem Rückengefäß den Propulsationsapparat.

Ich mache noch besonders aufmerksam auf die Erscheinung, daß in der Pericordalregion die Septalgefäße vorn den Dissepimenten aufliegen, in allen hinteren Regionen aber hinten.

c) *Vasa dorso-extraoesophageo-subneurocommissuralia*. Sie werden besprochen im Kapitel Septalgefäße.

### V. Vas subneurale (Taf. XXVI, Fig. 1 u. 2).

Es begleitet medioventral das Bauchmark von einem Ende zum anderen, indem es diesem so eng aufgelagert ist, daß es sich teilweise noch in die Neurilemmcheiden einsenkt. Es ist noch etwas dünner als das Bauchgefäß, aber immerhin durch die Körperdecken hindurch deutlich sichtbar. Daß es eine wichtige Rolle spielt, geht daraus hervor, daß es in jedem Segment ein Paar Commissuralia empfängt, während diese Commissuralia bei niederen Oligochäten ausschließlich vom Vas ventrale aufgenommen werden.

### VI. Vasa extraneuralia (Taf. XXVI, Fig. 1 u. 2).

Sie begleiten als sehr dünne Gefäße das Bauchmark genau lateralwärts ebenfalls auf ganzer Länge und scheinen ausschließlich die Versorgung des Nervensystems besorgen zu müssen. In der Mitte jedes Segments geben sie ab je ein Paar Vasa extraneuro-parietalia, welche die rechts und links an die Körperwand abgehenden Nervenpaare begleiten, in der Mitte zwischen beiden Zweigen verlaufend. Einzelne Beobachter haben dann noch Vasa subneuro-extraneurocommissuralia eingezeichnet, doch darf man solches nur in grob schematischem Sinne annehmen, es sind eigentlich nicht Gefäße, sondern ein Plexus breitet sich aus auf dem Bauchmark, welcher von den Longitudinalgefäßen herrührt, und diese stehen also bloß indirekt miteinander in Verbindung.

### VII. Die Septalgefäße.

Betrachten wir Taf. XXVI, Fig. 2b, welche darstellt ein gewöhnliches Dissepiment aus der mittleren oder hinteren Körperregion. Ein Dorso-subneurocommissurale zieht halbkreisförmig hinten am Septum dahin. Also es liegt weder frei in Cölom noch in der Mitte des Dissepiments, sondern an demselben wie angeklebt auf ganzer Länge. Im Sinne der Trophocöltheorie bedeutet das, daß bloß die eine der beiden aneinander stoßenden Cöloblasen sich ausgebuchtet zur Bildung des Commissurale, während die andere bloß die Rinne verschlossen hat.

Von diesem Dorso-subneurocommissurale aus gehen, auch hinten ans Dissepiment angeklebt, 5 oder 6 einfache oder ästige Commissuro-parietalia, welche in der septoparietalen Schnittlinie unter das peritoneale Cölothel in die Grenz-

lamelle treten, wo sie sich verästeln (ektosomatische Schlingen, CARL CAMILLO SCHNEIDER, 1902).

Ueber das Vas ventro-parietale siehe Kapitel über die Nephridialgefäße. Hier auf Taf. XXVI, Fig. 2b sieht man mit punktierter Doppellinie angegeben den vorn am Dissepiment verlaufenden Anfangsteil dieses Gefäßes, während das übrige Stück (einfache punktierte Linie) das Dissepiment verläßt, um erst mit seinem Endabschnitt in die septo-parietale Schnittlinie zurückzukehren.

Zeichnung a derselben Figur stellt dar ein Dissepiment von vorn aus der Pericordalgegend; da liegen die Verhältnisse ganz anders. Zunächst fallen uns auf die mächtigen Pericorda, welche, dem Dissepiment überall eng aufliegend, die Verbindung besorgen zwischen Dorsale und Ventrale. Letzteres gibt auch ab ein Paar Vasa ventro-parietalia, die aber nirgends das Dissepiment durchbohren und, überhaupt sich auf die untere Partie beschränkend, einfach bogenförmig vorn auf dem Dissepiment zur Körperwand ziehen, auf ihrem Wege noch einige Aeste an dieselbe abgebend.

Neu sehen wir auf diesem Querschnitt die Dorso-extraoesophagealia, welche zunächst einmal abgeben Dorso-extraoesophageo-subneurocommissuralia. Diese übernehmen hier teilweise die Rolle der Dorso-subneurocommissuralia der hinteren Segmente, indem sie einige Aeste, etwa 3 oder 4 kann man finden, an die Körperwand abgeben. Ferner gibt das Dorso-extraoesophageale ab ein auf dem Dissepiment sich verästelndes Dorso-extraoesophageo-septale; zwei von seinen Verzweigungen habe ich beobachten können, daß sie auf die Oberfläche der Pericorda sich begeben, um dort äußerst fein sich zu verästeln und so jedenfalls die muskulösen Pericordawände zu versorgen. Dann ist noch zu bemerken ein Vas dorso-extraoesophageointestinale. Also diese Dorso-extraoesophagealia sind sehr wichtige Gefäße. Von den Dorso-extraoesophageo-subneurocommissuralia aus beteiligen sie sich auch an der Blutversorgung der Nephridien und Geschlechtsorgane.

Man beachte auf diesen beiden Querschnitten auch die topographische Lage der Hauptgefäße, die Mesenterien besonders, das ventrale Mesenterium fällt ja gewiß auf, jenes vom Darm herabhängende durchsichtige, faltige Blättchen, in welchem das Vas ventrale aufgehängt ist, wie man so schön an jedem Querschnitt verfolgen kann. Auf dem Pericordalquerschnitt, wo keine Typhlo-

solis vorkommt, kann man auch beobachten, daß das Vas dorsale nicht so eng dem Darm aufliegt, sondern daß da auf eine bedeutende Strecke auch das dorsale Mesenterium erhalten ist. Man hat also überhaupt die Erscheinung, daß die Mesenterien proximal ihre Longitudinalgefäße erhalten, distalwärts resorbiert sind. Mechanisch-biologisch läßt sich ja das leicht einsehen: distalwärts wären diese feinen Mesenteriallamellen infolge der Kontraktionen des Hautmuskelschlauches längst zerissen, sie konnten also da nicht erhalten bleiben.

### VIII. Nephridialgefäße (Taf. XXVII, Fig. 1 u. 2).

Ich ging aus von BENHAMS Arbeit 1891: „The nephridium of *Lumbricus* and its blood supply“. Auf p. 323 entwarf er eine Zeichnung von der Gefäßversorgung, die seither überall kopiert wurde. Auf p. 325, ganz am Schluß seiner Darstellung, macht er aber die Bemerkung: „In some cases I have seen a number of small twigs given off from a vessel in the septum, passing to the nephridial vascular network, in addition to the main supply.“ Also BENHAM selbst hat eingesehen, daß für einige Fälle seine Zeichnung nicht genügt, und in der Tat: auf Grund meiner Beobachtungen habe ich der BENHAMSchen Darstellung folgenden Einwand zu machen: Sie zeigt nur die Hälfte der Gefäßversorgung, nämlich nur diejenigen Gefäße, welche proximalwärts in einem ganzen Bündel ins Nephridium hineingehen, und nicht auch diejenigen, welche vom Commissuralgefäß her auf dem ganzen Verlauf der Nephridialschlingen an diese herantreten. Unrichtig ist sein Vas ventro-parietale (in seiner Figur auf p. 323 mit *a* bezeichnet), weil es nach ihm zunächst nicht septal abgeht, und dann weil es in seiner Zeichnung sich auflöst im Nephridium; dieses Ventro-parietale geht genau an der Durchbruchsstelle des Vas ventrale durch das Septum ab und verläuft vorn am Septum ein Stück weit, durchbricht dann das Dissepiment — das gibt BENHAM richtig an — um sich von diesem abzuwenden und schräg aufwärts in die Körperwand zu verlaufen, im Vorbeigehen bloß ein Gefäß, das sich sofort büschelig verzweigt, ans Nephridium abgebend. Durchaus richtig allerdings ist, ich möchte sagen, die Grundidee der Zeichnung, welche ich darin erblicke, daß das Nephridium von zwei Seiten her mit Gefäßen versorgt wird, sowohl vom Bauch- als vom Commissuralgefäß, unrichtig und un-

vollständig aber ist die Art und Weise, wie das geschehen soll Ich beginne nun mit meiner eigenen Darstellung.

Ich referiere nach Fig. 1 und ziehe Fig. 2 bloß zum Vergleich herbei. Die Nephridialversorgung geschieht vom Vas ventroparietale aus einerseits, vom Vas dorso-subneurocommissurale aus andererseits; ich beginne mit der ersten Art. Das Vas ventroparietale entspringt aus dem Vas ventrale an dem Punkt, wo dieses das Septum durchbricht, verläuft dann ein Stück weit vorn am Septum, durchbricht dieses in der Nähe der Durchbruchsstelle des Nephridialtrichterstiels, um von da an nicht mehr am Septum, bloß in der Nähe desselben in der peritonealen Nephridialfalte der Körperwand entlang nach oben zu verlaufen, zu oberst ziemlich genau die Schnittlinie einhaltend zwischen Septum und Körperwand; doch darf man nicht etwa diese Schnittlinie als die prädestinierte Stelle betrachten für dieses Gefäß, denn sein Verlauf würde diese Ansicht eigentlich an keiner Stelle rechtfertigen, es ist wohl als typisches Septalgefäß zu betrachten, aber es verläuft nicht in dieser Schnittlinie. Daß es nicht auf ganzer Länge am Septum dahinzieht, dürfte sekundär sein, abgelenkt von seinem Mutterboden wurde es offenbar durch die Notwendigkeit, Nephridium und interseptale Partie der Körperwand zu versorgen, welch letzterer Umstand namentlich deutlich hervortritt bei *Allolobophora* (Fig. 2), wo es nach dem Durchtritt durchs Dissepiment schräg zur und in der Körperwand dahinzieht in der Grenzlamelle zwischen dem Peritonealcölothel und der Ectopleura (C. C. SCHNEIDER, 1902). Gewiß von Interesse ist der Umstand, daß das Ventroparietale das Dissepiment tatsächlich durchbricht. Nun kurz nach diesem Durchbruch gibt es ein bogenförmig nach hinten in die Körperwand verlaufendes Gefäß ab, und von diesem aus gehen büschelförmig Gefäße ab in die Nephridialschlingen, um die dünneren davon vollständig zu umspinnen, auf den weiteren aber einen einseitigen Gefäßstreifen zu bilden. Diese Gefäßstreifen haben einen gelben Grundton, der sich deutlich abhebt von dem bei *Lumbricus* wasserhellen, bei *Allolobophora* milchweißen Ton der Nephridien. Ob dieses Gelb bloß herrührt von der feinen Vaskularisation, oder ob ihm etwas anderes zu Grunde liegt, weiß ich nicht. Alle Gefäße der Nephridialschlingen sind mit diesen eigentümlichen Gefäßampullen versehen, die schon von anderen Autoren beobachtet wurden, von Einigen nicht bloß an den Nephridien, sondern auch an den Septen z. B. Wie sie Alle, so kann auch ich über ihre Natur nichts Positives aussagen, aber über ihr Vorkommen kann

ich in Uebereinstimmung mit BENHAM konstatieren, daß sie nicht, wie einige andere Forscher meinen, an die Zeit der Geschlechtsreife gebunden sind, auch kann ich nicht zugeben, daß sie in einzelnen Fällen fehlen; ich habe einige Hundert Exemplare sowohl von Lumbricus als von Allolobophora daraufhin untersucht, und zwar von hinten nach vorn — Einige haben nämlich behauptet, sie kämen nur in bestimmten Körperregionen vor —, überall und in allen Lebensaltern konnte ich diese Ampullen leicht auffinden.

Ich verlasse diese Ventro-parieto-nephridialia und bespreche nun die 2. Gruppe von Nephridialgefäßen, die Dorso-subneurocommissuro-parieto-nephridialia, die bis anhin wenig bekannt waren.

Das Vas dorso-subneurocommissurale verläuft in einem halben Bogen hinten am Septum, ohne bei Lumbricus irgend einmal die septo-ektosomatische Schnittlinie zu erreichen; es verläuft aber mit seinem letzten Abschnitt auf ein ziemlich bedeutendes Stück in derselben bei Allolobophora. Diese Tatsachen scheinen eben doch nicht dafür zu sprechen, daß diese Schnittlinie so besonders für Gefäße prädestiniert sei; die Commissuralgefäße sind Septalgefäße, sie verlaufen am Septum, aber nicht in dessen Peripherie. Von diesem Commissuralgefäß aus gehen nun konstant 5 oder meistens 6 ein-, zwei- und dreijästige Gefäße ab, sie verlaufen auch am Septum und tauchen dann ein ins Ektosoma. Dazwischen gibt es noch ganz kleine, die wahrscheinlich zur Versorgung des Dissepimentes selber dienen. Die ersteren, die konstanten, großen, nenne ich natürlich Vasa dorso-subneurocommissuro-parietalia, die letzteren würde ich nennen dorso-subneurocommissuro-septalia, doch habe ich diese nicht eingezeichnet, sie scheinen zu sehr zu wechseln und liegen überhaupt an der Grenze der direkten Beobachtungsmöglichkeit. Von diesen Dorso-subneurocommissuro-parietalia gehen nun ab diese zweite Sorte von Nephridialgefäßen, die Dorso-subneurocommissuro-parieto-nephridialia — die erste Sorte hieß Ventro-parieto-nephridialia. — Diese Commissuro<sup>1)</sup>-parieto-nephridialia gehen ziemlich regelmäßig immer von denselben Parietalia ab, verlaufen in der nephridialen Peritonealfalte und gabeln sich nach Erreichung der ersten Nephridialschlinge, die dichotomischen Aeste verästeln sich ihrerseits reichlich, und die Aestchen tragen auch die bekannten Gefäßampullen. Es sind vor allem 3 solche Commissuro-parieto-nephridialia, die immer auffallen durch ihre bedeutende Dicke,

1) Wenn ich der Kürze halber im folgenden nur von „Commissuro“ spreche, so verstehe ich darunter nur die Dorso-subneurocommissuro.

dazwischen sind dünnere, die, soweit ich sie eingezeichnet, immer auch in dieser Zahl und Lage vorzukommen pflegen. Bei *Allolobophora* sind die Verhältnisse insofern etwas anders, als das Commissuralgefäß in seinem letzten Abschnitt ganz am Rand des Septums, ja in der septo-ektosomatischen Schnittlinie selbst verläuft; dadurch werden natürlich die Commissuro-parietalia ganz verdrängt in dieser Strecke, und die Nephridialgefäße gehen vom Commissuralgefäß selbst aus, werden also zu Dorso-subneurocommissuro-nephridialia.

Noch habe ich eines eigentümlichen Astes Erwähnung zu tun, welcher jeweilen vom hinteren Commissuralgefäß eines Segmentes her, der Körperwand entlang, jedenfalls auch unter dem Cölothel verlaufend, von hinten den dünnen, unmittelbar hinter der „Harnblase“ gelegenen Teil der letzten Nephridialschlinge erreicht, um ihn netzig zu umspinnen. Das Nephridium wird also von zwei Commissuralia aus versorgt.

Bevor ich das Nephridium verlasse, will ich noch anhangsweise auf den Unterschied in der Schlingung zwischen *Lumbricus* und *Allolobophora* aufmerksam machen; ich tue das, indem ich einfach auf die Zeichnungen verweise. Nebenbei dann habe ich noch eine Reihe von Unterschieden entdeckt zwischen den beiden Genera außer den in der Systematik bekannten, von denen mir jeder für sich schon ganz sicheren Aufschluß gab über die Zugehörigkeit eines Exemplares. Ich stelle sie in der beigelegten kleinen Tabelle zusammen, ohne weiter darauf einzugehen, da das außerhalb des Rahmens meiner Aufgabe liegt.

*Lumbricus.*

1. Schlingungsart der Nephridien siehe Taf. XXVI.
2. Verlauf des Vas ventro-parietale siehe Taf. XXVI.
3. Darm vor dem Muskelmagen nicht aufgeblasen.
4. Nephridium wasserhell durchsichtig.
7. Pericorda wurstförmig.
8. Nephridien fast immer mit kleinen Nematoden infiziert, die zierliche schlängelnde Bewegungen machen; Vesiculae seminales nicht infiziert.

*Allolobophora.*

1. Schlingungsart der Nephridien siehe Taf. XXVII.
2. Verlauf des Vas ventro-parietale siehe Taf. XXVII.
3. Darm vor dem Muskelmagen aufgeblasen.
4. Nephridium milchweiß.
5. Cephalisierte Körperregion viel kräftiger gebaut, Muskelschlauch dicker, Septen mit viel reichlicheren Fäden überall an der Körperwand befestigt.
6. Hautmuskelschlauch des ganzen Körpers dicker, derber, man spürt das schon mit dem ersten Schnitt.
7. Pericorda perlschnurförmig.
8. Vesiculae seminales häufig mit Sporozoen infiziert; Nephridien keine Parasiten.
9. Nur *Allolobophora* kriecht bei Regenwetter auf Straßen und Wegen herum, der Name „Regenwurm“ rührt offenbar also von diesem Genus her, *Lumbricus* bleibt in der Ackererde.

### IX. Vaskularisation der Geschlechtsorgane (Taf. XXVII, Fig. 3).

Die Verhältnisse sind außerordentlich kompliziert und kaum zu entwirren; eine genügende Darstellung ist schwierig, weil man aus 3 Ebenen in eine projizieren muß; das Bild kommt also ziemlich schematisch heraus so wie so. Am leichtesten kann man sich orientieren mit Hilfe folgender Kenntnis: Alle direkt an die Sexualorgane gehenden Zweige stammen her von 2 Gefäßen, vom Vas dorso-extraoesophageo-subneurocommissurale einerseits, vom Vas ventroparietale andererseits; jedes dieser beiden Gefäße liefert an jedes Organ des Sexualapparates einen Zweig, so daß jedes derselben im ganzen 2 Gefäße bekommt. Am deutlichsten sieht man die Versorgung der Vesiculae seminales; betrachtet man diese auf der Innenseite, so sieht man unschwer zwei bedeutendere und einen schwächeren Längsast; erstere haben gemeinsamen Ursprung, am Vas dorso-extraoesophageo-subneurocommissurale, und zwar am septalen Durchbruchpunkt desselben, das dünnere entspringt, septal auch, dem Vas ventro-parietale. Alle drei verästeln sich reichlich und verlaufen mit ihrer proximalen Partie am Septum, mit dem ja auch der proximale Teil der Vesiculae seminales verwachsen ist. An den Receptacula seminis sieht man anfänglich nichts von Gefäßen; betrachtet man aber ihre Unterseite sorgfältig mit stärkerer Vergrößerung (16-fach), dann bemerkt man die feinen, netzig sich auflösenden Rami seminoreceptaculares als 2 gegeneinander laufende Zweige; der distale Ast stammt her vom Vas dorso-extraoesophageo-subneurocommissurale, der proximale vom Vas ventro-parietale. An den Testes und Ovaria sind die Gefäße schon sehr fein und schwierig zu beobachten, aber man konstatiert auch hier je 1—2 feine Zweige, es sind die Rami testiculares bzw. ovariales, überall jedenfalls auch in Zweizahl vorhanden. Die Rami seminocapsulares, den nämlichen 2 Gefäßen entstammend wie die übrigen, zeigen wenig Regelmäßigkeit, besonders hinsichtlich ihres Verlaufes, aber man sieht sie überall ziemlich deutlich. Sie entspringen auch septal, in den Fällen wenigstens, wo es mir überhaupt gelang, den Ursprung zu entdecken. In der Geschlechtsregion der Chätopoden überhaupt hat man es ja stets mit bedeutenden Modifikationen zu tun, bei niederen Oligochäten treten zur Pubertätszeit ganz neue Gefäße auf, und das ganze Gefäßsystem wird in der Sexualregion zu einem unentwirrbaren

Knäuel. An den Samen- und Wimpertrichtern der Ovidukte, ebenso an den Vasa deferentia, welche letztere als gut sichtbare weiße Schläuche dahinziehen, kann man keinerlei Gefäße beobachten.

Resümierend kann ich sagen: Das Gefäßsystem des Sexualapparates, obwohl stark modifizierte Verhältnisse darstellend, zeigt doch in seiner ganzen Anlage eine, hier bei den Lumbriciden immerhin noch relativ einfache (im Vergleich zu den Tubificiden etwa), typisch metamere Anordnung. Sämtliche Aeste, die hier mit dem Sexualapparat in Beziehung treten, sind Neubildungen, also nicht etwa modifizierte primäre Gefäße, diese bestehen als solche fort wie in allen übrigen Segmenten.

Die Zusammenfassung dieser Resultate bei den Lumbriciden findet sich am Schluß in der allgemeinen Zusammenfassung.

Im Anschluß an die Lumbriciden stelle ich dar die Verhältnisse bei den Arenicoliden. Meine Feststellungen stützen sich auf *Arenicola marina* (L.) MALMGR. (*A. piscatorum* LAM.) und *Arenicola Grubii* CLAPD.

#### Topographie des Blutgefäßsystems der Arenicoliden.

Schon GAMBLE und ASHWORTH haben 1900 eine sehr gute Beschreibung des Blutgefäßsystems von *Arenicola marina* MALMGR. gegeben, sind aber über die mich am meisten interessierende Punkte natürlicherweise nur flüchtig hinweggegangen. Ich möchte nun speziell auf diese Verhältnisse eingehen und besonders feststellen die Beziehung der einzelnen Gefäße zu Mesenterien, Dissepimenten und Körperschichten und zugleich den Einfluß der Metamerie aufs Blutgefäßsystem möglichst klar zum Ausdruck bringen (vergl. Taf. XXVIII, Fig. 1, 2, 3, 4).

Das Rückengefäß liegt medio-dorsal im dorsalen Mesenterium unmittelbar auf dem Darm, den es auf ganzer Länge begleitet. Das dorsale Mesenterium ist meist resorbiert distal vom Rückengefäß, nur vorn in der Thorakalregion ist es meist auch da noch erhalten, vergl. Fig. 3; proximalwärts hingegen ist es überall erhalten. Mittelst rhythmischer Kontraktionen treibt das Rückengefäß das Blut von hinten nach vorn. Es ist links und rechts (oben nicht) mit Chloragogen bedeckt. Es gibt ab:

1) Dem 2. und 3. Dissepiment vorn aufliegend und an den Segmentgrenzen  $4/5$ ,  $5/6$  und  $1/2$ , also in allen Segmentgrenzen der Thorakalregion, je ein Paar Dorso-parietalia.

2) Einen Zweig an die Oberfläche der Oesophagealtaschen (in der Zeichnung verdeckt).

3) Die Quergefäße des Darmgefäßplexus in der Abdominal- und Kaudalregion.

4) In den 7 letzten Segmentgrenzen der Abdominalregion je ein paar Dorso-branchialia („segmental vessels“ GAMBLE und ASHW., 1900).

5) In der Kaudalregion je ein paar Dorso-ventrocommissuralia, die vorn den Dissepimenten aufliegend verlaufen. Fig. 4 zeigt, wie diese Gefäße, in Peritonealfalten hängend, an diesen Dissepimenten befestigt sind, und zwar nicht bloß embryonal, sondern zeitlebens; auch an horizontalen Längsschnitten durch Erwachsene kann man dieselbe Beziehung feststellen und besonders schön an erwachsenen Lumbriciden.

Das Bauchgefäß, im ventralen Mesenterium hängend, begleitet medio-ventral den Darm auf ganzer Länge, demselben eng aufliegend, mit Ausnahme des vorderen Teiles der Abdominalregion, wo es etwas tiefer hängt in der Mesenterialfalte. Der ganze distal vom Bauchgefäß liegende Teil des ventralen Mesenteriums ist resorbiert. Nach GAMBLE und ASHWORTH (1900) sollen am Bauchgefäß hier und da schwache Kontraktionen bemerkbar sein, doch habe ich selbst nie so etwas mit Sicherheit konstatieren können. Das Vas ventrale ist in der Abdominalregion mit Chloragogen bedeckt, und bei älteren Exemplaren greift das Chloragogen auch auf die Ventro- und Subintestino-branchialia über. Das Bauchgefäß gibt ab:

1) In der Thorakalregion in jeder Segmentgrenze ein Paar Ventro-parietalia, die in den Nephridialsegmenten an jedes Nephridium ein Ventro-parieto-nephridiale abgeben. Wo Dissepimente in den Segmentgrenzen vorhanden sind, also in den Segmentgrenzen  $2/3$  und  $3/4$ , verlaufen diese Ventro-parietalia gerade vorn an ihrem resp. Dissepiment, demselben aufliegend wie die Dorso-parietalia.

2) In der Abdominalregion, an allen Segmentgrenzen je ein Paar Ventro-branchialia. Diese, wie die sie begleitenden und mit ihnen durch einen spärlichen Rest der in dieser Region geschwundenen Dissepimente verbundenen Subintestino-parietalia sind in dieser Region außerordentlich verlängert und gestatten dem Darm weite Exkursionen nach vor- und rückwärts.

Das *Vas subintestinale* („trunc ventro-intestinal“ *PERRIER*) tritt bloß auf im vorderen Teil der Abdominalregion, wo das Bauchgefäß etwas vom Darm entfernt verläuft, als zweites medio-ventrales Longitudinalgefäß. Hinten verstreicht es einfach im Bauchgefäß, indem dieses, sich eng an den Darm anlegend, seine Stelle einnimmt. Dieses *Vas subintestinale* scheint bloß ein besonders stark vortretendes Längsgefäß des Darmgefäßplexus zu sein, dem es auf ganzem Verlauf die Quergefäße liefert.

Es gibt ab: in den 7 vordersten Abdominalsegmentgrenzen je ein Paar *Subintestino-branchialia*, die, wie die *Ventro-branchialia*, außerordentlich verlängert und mit diesen durch spärliche *Dissepimentreste* verbunden sind.

Das *Vas extraoesophageale* („lateral vessels“ *GAMBLE* und *ASHW.*, „gastric vessels“ *GAMBLE* und *ASHW.*, „lateral gastric vessels“ *GAMBLE* und *ASHW.*, „vaisseaux latéraux“, „latéro-intestinaux“ *PERRIER*), paarig, liegt lateral dicht auf dem Oesophagus, auf dem es vorn allmählich verstreicht; hinten entspringt es aus einem als *Vas extraintestinale* zu bezeichnenden stark vortretenden Längsast des Darmgefäßplexus.

*Propulsionsapparat*. Dazu gehört:

- 1) Das auf ganzer Länge kontraktile Rückengefäß.
- 2) Die pulsierende Erweiterung des *Vas extraoesophageale* im letzten Thorakalsegment: „auricle“ *GAMBLE* und *ASHW.*; „oreillette“ *PERRIER*.
- 3) Jederseits ein *Extraoesophageo-ventropericor* („heart“ *GAMBLE* und *ASHW.*; „ventricle“ *PERRIER*), zu betrachten, auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen, wie die Erweiterung des *Extraoesophageale* als ein Derivat des Darmgefäßplexus.

Hier ist also der *Propulsionsapparat* sehr kompliziert gegenüber dem der *Oligochäten*.

2 *Vasa extraneuralia*, seitlich eng dem Bauchmark anliegend, begleiten dieses auf ganzer Länge. Sie stehen in der Thorakalregion durch intersegmentale *Commissuralia* mit dem Bauchgefäß in Verbindung und unter sich auf ganzer Länge indirekt durch ein feines Gefäßnetz, das, vom *Cölothel* überzogen, das Bauchmark umspinnt.

Ein *Vas laterale*, innen an der Körperwand unter dem *Cölothel* verlaufend, tritt jederseits unter der *Parapodiallinie* besonders hervor. Man kann es auf ganzer Körperlänge verfolgen. Die *Ventro-*, *Subintestino-* und *Dorso-branchialia* scheinen

sich in dasselbe zu verlieren, doch hören sie da nicht auf, sondern gehen weiter in die Kiemen.

Ein viel kürzeres, nur lokal vorkommendes, subparietales Längsgefäß, das *Vas subnephridiale* heißen möge, tritt hervor in der Nephridialregion und gewinnt hier Bedeutung für die Nephridialversorgung. Es klebt an den Aufhängebändern der Nephridien.

Der Darmgefäßplexus in der Abdominal- und Kaudalregion ist außerordentlich stark entwickelt (vergl. darüber Fig. 1). Bei Embryonen kann man alle Uebergänge konstatieren vom Darmgefäßnetz zum Darmblutsinus und auch beim Erwachsenen noch in der Region der Oesophagealtaschen. Das Darmgefäßnetz scheint hier das primäre zu sein, und sekundär kann es lokal übergehen in einen Darmblutsinus. Sowohl Darmblutsinus als Darmgefäßnetz liegen zwischen Darmepithel und Darmmuscularis.

Das Hautgefäßnetz ist auch reich entwickelt, so daß die Tiere im Leben rot aussehen, denn das Blut der Arenicoliden ist rot.

Jetzt, nachdem ich meine Befunde auf Grund eigener Untersuchungen an einer Oligochätenfamilie: Lumbriciden, und an einer Polychätenfamilie: Arenicoliden, mitgeteilt, will ich noch zusammenstellen all das, was die Literatur über die Blutgefäßtopographie der übrigen Chätopodenfamilien bis dato ergeben hat. Allein mit diesen Angaben ist es eben eine eigene Sache. In erster Linie sind sie überall spärlich und ungenau, eigentlich einzig befriedigend ist die schöne Arbeit von EDWARD MEYER: Studien über den Körperbau der Anneliden, vom Jahr 1887. Fast nirgends findet man ordentliche Angaben über die Beziehung der Gefäße zu Mesenterien, Dissepimenten und Peritoneum, während Form und Verzweigungen sehr genau, ja oft fast peinlich exakt beschrieben werden. Auf Grund der Trophocöltheorie von LANG nun liegt es nahe, das Blatt umzukehren und auf jene Beziehungen besonders Rücksicht zu nehmen. Was die Vollständigkeit anbelangt, so habe ich natürlich Widersprechendes und Unsicheres zum vorderein weglassen müssen, und das betrifft namentlich die ältere Literatur. Dann habe ich unberücksichtigt gelassen spezifisch systematische Einzelarbeiten; es wäre darin vielleicht noch dies und jenes zu finden, das die Darstellung detaillierter gestaltete, aber im ganzen ist es doch für meinen Zweck ganz untergeordnetes Material.

So will ich der Reihe nach durchgehen die erranten und sedentären Polychäten, dann die Oligochäten, um am Schluß ein allgemeines Resumé zu geben.

### III. Errante Polychäten.

#### Primitive.

#### A. Allgemeine, auf das Blutgefäßsystem wirkende Organisationsverhältnisse.

Es handelt sich hier um die primitivsten Polychätenformen, und zwar in Bezug auf sämtliche Organsysteme. Das Blutgefäßsystem tritt uns in seiner denkbar einfachsten Form entgegen.

#### B. Das Blutgefäßsystem der Saccocirriden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Das einzige Genus *Saccocirrus* ist eine primitive, an die Oligochäten gemahnende Form mit einästigen Parapodien.

b) Das Blutgefäßsystem besteht aus einem Rücken- und aus einem Bauchgefäß, die unter sich verbunden sind durch einen Periösophagealring. Die beiden Längsgefäße sind einfache Auseinanderweichungen ihrer respektiven Mesenteriallamellen. Im Kopf finden sich 2 miteinander kommunizierende, sackförmige Ampullen, die einen Kanal in die Tentakel entsenden. Es handelt sich in dieser Bildung vielleicht um die modifizierte Kopfhöhle.

#### C. Das Blutgefäßsystem der Ctenodriliden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Es sind primitive, den Uebergang zu den Oligochäten bildende Formen ohne Parapodien.

b) Das Blutgefäßsystem ist nach KENNEL und ZEPPELIN vom selben Typus wie das der Cirratuliden, nur viel einfacher. In beiden Familien entbehrt das Blut der Blutkörperchen. Im Rückengefäß von *Ctenodrilus* findet sich ein Herzkörper wie bei den Cirratuliden.

#### D. Das Blutgefäßsystem der Polygordiiden (Archianneliden).

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Die Polygordiiden sind primitive, aber vielleicht sekundär vereinfachte Formen; sie sind klein und homonom segmentiert. Es gibt weder Parapodien noch Borsten; 2 Antennen und zuweilen noch Analcirren bilden die einzigen Körperanhänge.

b) Das Blutgefäßsystem. Bei *Polygordius* (neapolitanus) wird der ganze Körper von einem dickeren Rücken- und

einem dünneren Bauchgefäß durchzogen. Das letztere gabelt sich vorn, und die beiden Aeste umgreifen, rückwärts ziehend, den Oesophagus, um medio-dorsal gegen das Ende des 1. Segments zum Rückengefäß zu konfluieren. Dorsale und Ventrale besitzen keine eigenen Wandungen, sondern stellen einfach Auseinanderweichungen der Lamellen ihrer respektiven Mesenterien längs des Darmes dar. In jedem Segment werden diese beiden Gefäße durch ein Paar Commissuralia verbunden. „Les anses vasculaires“ (das sind diese Commissuralia) „qui les“ (Dorsale und Ventrale) „réunissent dans le tronc sont creusées dans la paroi des dissépiments ou situées un peu en arrière“. FRAIPONT, 1887, p. 25.

Das Blutgefäßsystem von *Protodrilus* besteht aus einem zwischen Epithel und Peritonealbekleidung des Darmes gelegenen, den Darm umgebenden Blutsinus, der hinter dem Schlund in ein kontraktiles Rückengefäß übergeht. Dieses teilt sich vorn in zwei, in die Kopftentakel tretende Gefäßschlingen, welche, zurücklaufend, sich unter dem Schlund zu einem durch die ganze Länge des Körpers verlaufenden Bauchgefäß vereinigen. Nach CLAUS-GROBBEN, 1905.

### Rapacia.

#### A. Allgemeine auf das Blutgefäßsystem wirkende Organisationsverhältnisse.

Die Rapacia sind freischwimmende carnivore Räuber, und infolgedessen

a) trägt der Kopf wohlentwickelte Sinnesorgane: Antennen, Palpen, Tentakelcirren, Augen etc.;

b) trägt der Körper wohlentwickelte, stets von Aciculae gestützte, ein- oder 2-ästige Parapodien, normal mit je einem Dorsal- und einem Ventralcirrus;

c) ist der Rüssel kräftig, meist protraktil, mit komplizierter Armatur: Chitinkiefer etc. Die Protraktilität des Rüssels bedingt stets Modifikationen des Blutgefäßsystems in der Pharyngealregion; am häufigsten ist Dislokation der Hauptlängsstämme zu konstatieren, um die Gefäße vor dem Zerreißen zu schützen.

Die Dissepimente und Nephridien wiederholen sich regelmäßig durch den ganzen Körper, denn Röhrenbau kommt im allgemeinen nicht vor, und die wenigen Formen, die diese Kunst verstehen, bauen sich bloß temporäre Unterkunftsräume.

## B. Das Blutgefäßsystem der Sylliden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Die Haut- und Darmatmung ist meist ausreichend; Kiemen finden sich nur ausnahmsweise (Branchiosyllis); oft sind die Cirren etwas modifiziert, so daß sie als Respirationsorgane dienen können. Der Rüssel ist protraktil und zeigt maximale Komplikation. Die Sylliden sind kleine, nicht leicht zu beobachtende Würmer, mit vielsegmentigem, verlängertem und abgeplattetem Körper. Parapodien einästig, aber zur Zeit der Geschlechtsreife tritt auch das Notopodium auf.

b) Das Blutgefäßsystem. Bei den einfachsten Formen findet sich einfach ein Rücken- und ein Bauchgefäß, die vorn verbunden sind durch ein Paar Commissuralia. Zur Zeit der Geschlechtsreife treibt das Bauchgefäß noch ein blindes Genitalgefäß in die Genitalregion, an dem sich die Gonaden entwickeln (Autolytinae). Bei einer Anzahl anderer enthält jedes Segment dazu noch ein Paar Dorso-ventrocommissuralia (viele Syllinae und Eusyllinae). Syllis und einige andere haben noch ein vom Ventrals abgehendes Suboesophageale unter dem hinteren Rüsselteil, Proventrikel und Ventrikel.

Das Rückengefäß hat bei den Sylliden keinerlei Beziehung zum Darmkanal, obgleich es in eine Falte desselben eingesenkt ist, sondern bleibt durch das dorsale Mesenterium an der Körperwand aufgehängt. MALAQUIN (1893) hat seine Kontraktilität nur im vorderen Teil konstatieren können. Vorn gabelt es sich, die beiden Aeste krümmen sich um den Pharynx herum, fast den Schlundkommissuren parallel laufend, um sich medio-ventral im ersten Borstensegment zur Bildung des Bauchgefäßes zu vereinigen.

Das Bauchgefäß liegt im Gegenteil eng dem Darm an und ist nicht an der Körperwand befestigt. Nur in der Pharyngealregion senkt es sich, dem protraktilen Rüssel ausweichend, auf die horizontale Mesenteriallamelle.

Rücken- und Bauchgefäß gehen hinten über in eine undifferenzierte Zone; die Gefäße nehmen die Form einfacher Zellmassen an, in denen das Blut in Kontakt kommt mit der Cöomflüssigkeit.

Von den Commissuralia sagt MALAQUIN (1893), p. 267: „Cette anse située à la face antérieure du dissépiement auquel elle est intimement accolée est peu développée en général et est quelquefois très difficile à trouver. Elle est

pourtant d'un calibre assez considérable chez certaines espèces, entre autres chez de grands exemplaires ♀ de *Syllis hamata* CLAPD.“

Das Blut ist farblos.

### C. Das Blutgefäßsystem der Hesioniden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Keine Kiemen. Rüssel viel kürzer und einfacher als bei den Sylliden. Körper ziemlich kurz, abgeplattet, im allgemeinen aus 22 Segmenten bestehend. Parapodien einästig mit großen, vielgliedrigen Cirren.

b) Das Blutgefäßsystem verhält sich gleich wie das der Sylliden.

### D. Das Blutgefäßsystem der Nereiden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Kiemen sind nicht vorhanden, dagegen spielt die Hautatmung eine kapitale Rolle. Es ist ein reich entwickeltes Hautgefäßnetz vorhanden, das ist der wichtigste Unterschied des Blutgefäßsystems von *Nereis* gegenüber dem von *Nephtys*. Der Rüssel ist protraktil und zeigt maximale Komplikation. Körper lang, vielsegmentig. Parapodien meist 2-ästig und komplett ausgerüstet.

b) Das Blutgefäßsystem wurde von JAQUET untersucht (1885) an *Nereis*. Ich gebe ein Resumé wieder:

Das Rückengefäß ist geradlinig, überall gleich dick und durchscheinend; es schmiegt sich mehr der Innenseite der Körperwand als dem Darm an.

In jedem Segment gibt es ab ein Paar Dorso-parapodialia und ein Paar kräftigerer geschlängelter Dorso-intestinalia. Zuvorderst sind diese Dorso-parapodialia durch Dorso-ventrocommissuralia ersetzt.

Das Bauchgefäß, ziemlich vom Darm entfernt verlaufend, gibt ab pro Segment ein Paar Ventro-intestinalia, deren Verzweigungen mit denen der Dorso-intestinalia auf dem Darm ein äußerst fein verzweigtes Gefäßnetz bilden. Am Pharynx angekommen, gabelt sich das Ventrals, und die beiden Aeste begleiten denselben bis vorn ins Prostomium, allwo sie medio-dorsal zur Bildung des Rückengefäßes konfluieren, nachdem sie sich mit den merkwürdigen Blutsäcken in dieser Region in Verbindung gesetzt haben. Diese Teilung des Bauchgefäßes unter dem Rüssel ist augenscheinlich eine Schutzvorrichtung gegen das Zerrissenwerden beim Vor- und Rückstülpen des Pharynx.

### E. Das Blutgefäßsystem der Phyllocociden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Die für die Familie charakteristischen blattförmigen Cirren übernehmen die Kiemenfunktion. Rüssel lang, protraktil. Körper sehr lang, vielsegmentig. Parapodien unbedeutend.

b) Das Blutgefäßsystem ist sehr schwierig zu studieren wegen der Tegumentpigmentation und der Farblosigkeit des Blutes und war deshalb lange fast unbekannt, bis GRAVIER (1896) uns darüber Kenntnis verschaffte.

Das Blutgefäßsystem der Phyllocociden zeigt große Einfachheit und Gleichförmigkeit in der ganzen Familie: es besteht aus einem Rückengefäß und einem Bauchgefäß, die beide vorn verbunden sind durch ein einziges Paar Commissuralia.

Das Dorsale ist fast geradlinig und entweder durch das dorsale Mesenterium an die Körperwand aufgehängt (Phyllococe laminosa), oder aber es wird durch in der Mediane verschmolzene Längsmuskelbündel gehalten.

Das Ventrale wird nur durch die Dissepimente fixiert, dazwischen flottiert es frei in der Leibeshöhle. Unter dem 3. Bauchmarkganglion bifurkiert es, und die beiden Aeste umgreifen, schräg vorwärts ziehend, den Pharynx, um im Lobus cephalicus unmittelbar hinter dem Gehirn zum Dorsale zu konfluieren.

Hinten unmittelbar vor dem Pygidium ist eine undifferenzierte Zone, wo sich die Wände sowohl des Dorsale als des Ventrale auflösen, so daß das Blut mit der Cölomflüssigkeit in Kontakt treten kann; überhaupt unterscheidet sich das Blut in nichts von der Cölomflüssigkeit, es scheint bloß einen kanalisierten Teil derselben darzustellen.

Auf p. 65 macht GRAVIER 1896 die merkwürdige Angabe, das Blut verlaufe im Bauchgefäß von hinten nach vorn (!) und umgekehrt im Dorsale. Die Wände beider Gefäße sollen kontraktile sein.

### F. Das Blutgefäßsystem der Typhloscoleciden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Es handelt sich um sehr modifizierte, kleine, pelagische Formen mit lauter blattförmigen Cirren an den reduzierten Parapodien.

b) Vom Blutgefäßsystem ist nichts Sicheres bekannt.

### G. Das Blutgefäßsystem der Tomopteriden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Es gehört hierher ein einziges pelagisches Genus (*Tomopteris*) mit glashell-durchsichtigen, aus wenig (18—20) Segmenten bestehendem Körper, dessen 2-lappige Parapodien als äußerst kräftige Ruder funktionieren.

b) Vom Blutgefäßsystem ist nichts Sicheres bekannt.

### H. Das Blutgefäßsystem der Sphärodoriden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Für die kleine Familie mit einfachen, warzenförmigen Parapodien und unbewaffnetem Rüssel sind am charakteristischsten die kugeligen Dorsal- und Ventralcirren.

b) Ueber das Blutgefäßsystem weiß man nichts Sicheres.

### J. Das Blutgefäßsystem der Aphroditiden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. *Acoetinae*, *Polynoinae*, *Hermioninae* tragen Elytren statt der Kiemen. Die Elytren zeigen oft fingerförmige, baumförmige Expansionen, deren Bedeutung nur in der Oberflächenvergrößerung gesucht werden kann. *Polylepineae*, *Sigalionidae* haben kein Blutgefäßsystem, für deren Hautexpansionen ist daher der Name „Kieme“ eigentlich unberechtigt.

Der cylindrische, mit 2 Ober- und 2 Unterkiefern bewaffnete Rüssel ist protraktil. Mit Ausnahme der *Hermioninae* und einiger *Polynoinae* mit kurzem, gedrungenem Körper, haben wir auch hier langgestreckte Formen. Die Parapodien sind 2-ästig im allgemeinen. Das Notopodium trägt Elytren statt der Cirren entweder auf allen Segmenten oder aber alternierend immer auf dem anderen, während die dazwischen liegenden ihre Cirren behalten (Hauptfamiliencharakter).

b) Das Blutgefäßsystem ist in dieser Familie größtenteils, sicher bei *Polylepineae* und *Sigalionidae*, total verschwunden, bei einem kleinen Teil hingegen (*Trib. Hermioninae* und Gen. *Polynoë*) noch in sehr reduzierter Form erhalten.

Die Untersuchung des Blutgefäßsystems ist hier besonders schwierig wegen der Kleinheit der Gefäße und der fast völligen Farblosigkeit des Blutes. JAQUET hat (1885) das Blutgefäßsystem untersucht von *Hermione hystrix*; ich gebe ein Resumé seiner Befunde:

Das Rückengefäß<sup>1)</sup> begleitet den Darm von vorn nach hinten, diesem eng aufliegend und überall denselben Durchmesser beibehaltend. Es gibt ab segmental je ein Paar Dorso-parapodialia. Vorn gabelt es sich, und die beiden Aeste krümmen sich um den Pharynx herum, um sich medio-ventral zur Bildung des Ventrals zu vereinigen.

Das Bauchgefäß verläuft etwas vom Darm entfernt, wie gewöhnlich, und gibt ab segmentale Ventrö-parapodialia.

Ein Vas subneurale ist vorhanden, das segmental je ein Paar Subneuro-parapodialia abgibt. Zwischen je 2 Paar Subneuro-parapodialia gibt es noch ab je 2 Paar Subneuro-parietalia. JAQUET hat dieses Gefäß (das Subneurale) durch Injektion gefunden, vielleicht ist es kein eigentliches Gefäß, sondern bloß ein Hohlraum zwischen Bauchmark und dessen Markscheide. Jedenfalls wäre das der einzige Fall, wo innerhalb der Polychäten ein Subneurale aufträte, die Angabe ist also mit starkem Zweifel aufzunehmen. Also im großen und ganzen liegen in dieser Familie wieder ähnliche Verhältnisse vor wie bei den Sylliden, nur haben wir es dort mit primärer, hier aber mit sekundärer Einfachheit zu tun.

Ganz dieselbe Einfachheit weist auch das Blutgefäßsystem von Polynoë auf: Dorsale, Ventrals, verbunden durch die septalen Commissuralia.

#### K. Das Blutgefäßsystem der Palmyriden.

a) Spezielle anatomischen Verhältnisse. Dem einzigen hierher gehörigen Genus *Chrysopetalum* mit 2-ästigen Parapodien fehlen die Kiemen, und die Dorsalcirre abortiert je auf dem anderen Segment. Der Rüssel ist nicht protraktil, aber mit 2 Kiefern bewaffnet.

b) Das Blutgefäßsystem ist nicht näher bekannt.

#### L. Das Blutgefäßsystem der Nephthyden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Unter jedem Notopodium ist eine hakenförmige Kieme inseriert. Der Rüssel ist mächtig und protraktil, er zeigt maximale Komplikation. Der Körper ist prismatisch und sehr lang. Die Parapodien sind 2-ästig.

---

1) Nach PERRIER (97) soll das Dorsale von *Hermione* auch seitliche Blindäste an die Darmblindsäcke abgeben.

b) Das Blutgefäßsystem, im allgemeinen ähnlich dem der Nereidae, wurde uns beschrieben von JAQUET 1885. Ich gebe das Resumé (vide beigelegtes Schema):

Reich entwickelter Darmgefäßplexus.

Das Rückengefäß liegt eng dem Darm auf. Am Anfang des Rüssels biegt es dorsalwärts aus, um, der Körperwand anliegend, das Vorderende des Körpers zu erreichen. Da gabelt es sich, und die beiden Aeste ziehen, einander dicht parallel, auf der Rüsselscheide nach rückwärts, um dann, in Windungen die Pharynxscheide umgreifend, medio-ventral zur Bildung des Bauchgefäßes

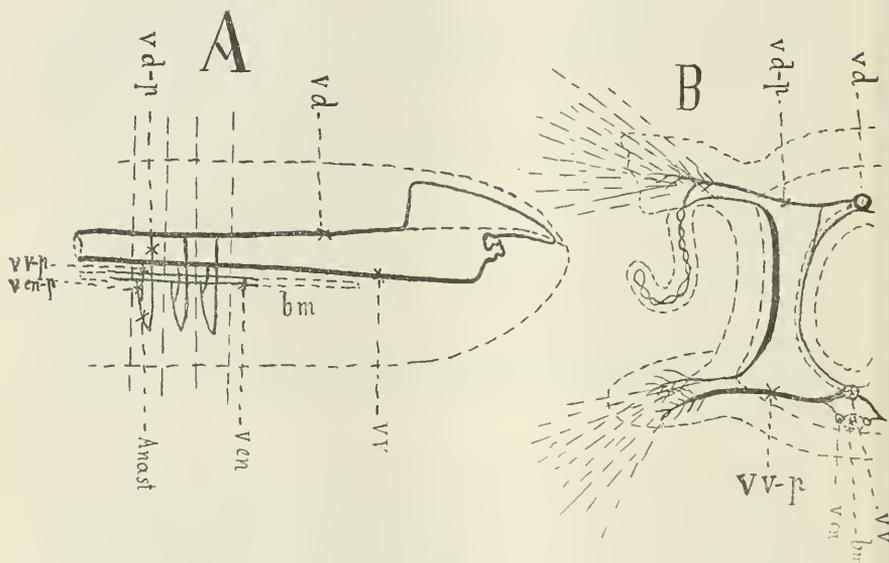


Fig. 1. Schema des Blutgefäßsystems von *Nephthys scolopendroides*. A Lateralansicht kombiniert nach JAQUET 1885, B schematischer Querschnitt nach JAQUET 1885.

zu konfluieren. Diese Einrichtung in Verbindung mit entsprechenden Modifikationen der von diesen abgehenden Gefäße und einer außerordentlichen Elastizität derselben verhindert deren Zerreißen beim Ein- und Ausstülpen des Rüssels. In jedem Segment, und zwar nach JAQUET (1885) fast in der Mitte desselben (!), geht ab ein Paar Dorso-parapodialia — von denen jedes nach dem ersten Drittel ein Dorso-parapodio-intestinale zur Darmversorgung abgibt — und vom 27. Segment an je ein Paar Ventro-parapodialia, an denen sich die Geschlechtsprodukte entwickeln, die durch spontan entstandene Blindäste von diesem Ventro-parapodiale reichlich mit Blut versorgt werden. Vom 27. Segment an

werden Dorso-parapodiale und Ventro-parapodiale in ihren Verästelungen durch eine in der Körperwand verlaufende (nach JAQUET 1885 und PERRIER 1897) Anastomose, bezw. deren Verästelungen miteinander verbunden.

Das Bauchgefäß liegt dem Darm dicht an.

Zwei Extraneuralia sind vorhanden, die durch Commisuralia mit den Ventro-parapodialia verbunden sind.

Die Kieme wird durchzogen von zwei dem Dorso-parapodiale bezw. der Anastomose entspringenden Vasa branchialia.

Bemerkung. Daß die Dorso-parapodialia, Anastomososen und Ventro-parapodialia ungefähr in der Segmentmitte verlaufen sollen, ist sonderbar und bedarf jedenfalls der Nachprüfung, da sonst überall diese Gefäße an den Dissepimenten zu verlaufen pflegen. Falls aber tatsächlich diese Angabe als zu recht bestehend sich erweisen sollte, wäre noch zu prüfen, ob vielleicht sekundär diese Ablenkung zu stande gekommen sei.

#### M. Das Blutgefäßsystem der Glyceriden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Einzelne Arten zeigen komplizierte Kiemen; überhaupt beobachtet man in dieser Familie eine schöne Kiemenentwicklungsreihe. Der Rüssel ist lang, mit 4 starken Kieferzähnen armiert und sehr protraktil. Der Körper ist schlank, cylindrisch und besteht aus zahlreichen geringelten Segmenten. Die Parapodien, mit Ausnahme derjenigen der 2 ersten Segmente, die inkomplett sind, stehen auf einem Stiel.

b) Ein von der Leibeshöhle gesondertes Blutgefäßsystem fehlt. Das rote Blut ist der Cölomflüssigkeit (Hämolymphe) beigemischt.

#### N. Das Blutgefäßsystem der Euniciden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Lumbrico-nerinae, Staurocephalinae, Lysaretinae haben keine Kiemen, aber bei den Lysaretinae übernimmt der blattförmige Dorsalcirrus die Funktion der Kieme.

In der Tribus Eunicinae finden sich außer den Dorsalcirren auch Kiemen, und zwar findet man alle Uebergänge von einfachen zu verzweigten Kiemen. In dieser Familie sind die Kiemen überall eng mit der Dorsalcirre verbunden. Der Rüssel ist nicht protraktil, stellt aber einen sehr komplizierten, dem Pharyngealrohr unten anhängenden Kiefersack dar. In dieser Familie kommt ein Nebendarm vor (wie bei den Capitelliden), der eine rings und hinten geschlossene, vorn in den Darm mündende Röhre dar-

stellt. Der Körper ist sehr lang und vielsegmentig und dorso-ventral abgeplattet. Die Parapodien sind im allgemeinen einästig, gewöhnlich mit rudimentären Ventral- und wohlentwickelten Dorsalcirren nebst Kiemen. Am 1. und oft auch am 2. Segment fehlen die Parapodien, aber die Cirren sind da. Die Parapodien sind an allen Segmenten unter sich gleich, doch zeigen viele Anklänge an Zonenbildung.

b) Das Blutgefäßsystem. Von Interesse ist hier die Verdoppelung des Rückengefäßes vom Rüssel an auf ganzer Länge, offenbar eine Folge des Auftretens zweier Längsreihen Dorsalkiemen und der beträchtlichen Körperverbreiterung. Ich habe diese Verdoppelung in Roscoff beobachtet an *Marphysa sanguinea*. Die beiden Hälften liegen nebeneinander, sind aber völlig voneinander getrennt. Jedes Teilgefäß gibt die Branchialia seiner Seite ab, und zwar ein Paar pro Segment. Jedes Dorso-branchiale schickt ein Intestinale ab an den sehr gedrängten Darmgefäßplexus.

Das Bauchgefäß gibt ab in jedem Segment ein Paar Ventro-branchialia, deren jedes zuerst ein Intestinale abschickt, dann anschwillt zu einer eiförmigen Blase, dann nochmals zu einer kontraktilen, V-förmigen, gebogenen Ampulle „constituant un veritable cœur“, PERRIER 1897, p. 1575. Also hier haben wir die interessante Tatsache, daß auch ein Ventro-branchiale kontraktile Partien entwickeln kann.

In der Rüsselregion gibt es 4 Paar Dorso-ventrocommissuralia; hinter dem letzten Paar führt ein Spezialzweig, vom Ventrale abgehend, das Blut ins Pharynxnetz, also ähnlich wie Nephthys.

Jedes Branchialfilament enthält 2 Branchialia, die an ihren Außenenden direkt miteinander kommunizieren und auf ihrem Verlauf durch zahlreiche Kommunikationen miteinander verbunden sind.

Es ist ein reich entwickeltes Hautgefäßnetz vorhanden. Die Hautkapillaren sind unter sich verbunden auf ganzer Länge der dorsalen Medianen durch ein *Vas subparietale*.

Die Geschlechtsprodukte erscheinen auf blinden, frei in der Leibeshöhle flottierenden Transversalgefäßen, deren Zahl der der Segmente entspricht. Sie fehlen in den vorderen und letzten Segmenten.

### **Amphinomorpha.**

Das Blutgefäßsystem der Amphinomiden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Die Kiemen der Amphinomiden zeigen maximale Komplikation. Sie sind fiederig oder baumförmig. Am selben Segment können jederseits bis 8 Kiemenbäumchen sitzen, in eine Querreihe angeordnet, wie die Tentakelfilamente der Cirratuliden und wie die cirrenförmigen Kiemen von Thelepus (Terebelliden). Solche Kiemen haben nichts mehr mit Cirren zu tun, sie scheinen zu den Kopfkümmen der Serpuliden überzuführen. — Der Rüssel ist protraktil, aber unbewaffnet. Der Körper ist dick-oval oder wurmförmig. Die Parapodien sind komplett.

b) Das Blutgefäßsystem kompliziert sich hier noch gegenüber dem der Euniciden, da der Körper noch breiter und die Kiemen mehr entwickelt sind. Euphrosyne hat nicht weniger als zwei dorsale Längsgefäße und drei ventrale, von denen das mittlere Zweige an den Darm abgibt.

## **IV. Sedentäre Polychäten.**

### **Spioniformia.**

#### **A. Allgemeine auf das Blutgefäßsystem wirkende Organisationsverhältnisse.**

Es handelt sich um Röhrenbewohner. Die Dorsalcirren erreichen eine beträchtliche Größe und funktionieren am größten Teil des Körpers als Kiemen. Die Dissepimente und Nephridien sind regelmäßig entwickelt. Der Rüssel ist protraktil, aber unbewaffnet. Der Körper ist bi- oder triregional, wenigstens äußerlich, innen aber ohne entsprechende Differenzierung. Die Parapodien sind komplett, aber nur wenig vorspringend, mit einfachen Borsten.

#### **B. Das Blutgefäßsystem der Ariciiden.**

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Zungenförmige Kiemen, die nahe der dorsalen Mittellinie inseriert sind. Die Wimpern des Kiemenepithels sind in zwei Längsreihen angeordnet (bei den Spioniden nur in eine). Die Kiemensprößchen von Aricia Latreilli enthalten nicht ein auf- und ein absteigendes Gefäß, sondern eine Blutlücke wie bei den Spioniden. Der Rüssel ist kurz, unbewaffnet. Der Körper besteht aus zahl-

reichen kurzen Segmenten und ist nahezu cylindrisch, diregional, aber die Regionen sind schwach ausgeprägt: die Ariciiden sehen fast wie *Errante* aus. Die Parapodien sind 2-ästig, mehr oder weniger gegen den Rücken zurückgeschlagen und tragen außer den Kiemen noch Cirren.

b) Das Blutgefäßsystem. *Aricia foetida* hat in der ganzen Thoraxregion ein Bauchgefäß und ein Rückengefäß. Beide sind verbunden in jedem Segment durch eine zu einem Blutreservoir erweiterte Schlinge, die den größten Teil der Segmenthöhle innehat. Nach PERRIER (1897) und CLAPARÈDE (1873) gibt es noch eine zweite „anse vasculaire“, dem Bauchgefäß entspringend, die sich in die Körperwand, in die Parapodien, Cirren und Kiemen verzweigt. In der Abdominalregion verschwinden diese Blutreservoirs, dafür ist das Rückengefäß, ganz wie bei den Sabeliden, ersetzt durch einen Darmblutsinus.

### C. Das Blutgefäßsystem der Spioniden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Die Kiemen sind sehr einfache, cirrenförmige Sprößchen, von denen jedes mit dem sie tragenden Parapodialast durch eine Membran verbunden ist. Sie enthalten eine unverzweigte Blutlakuine, im Gegensatz zu den Kiemen fast aller anderen Polychäten, die ein zu- und ein abführendes Gefäß beherbergen, verbunden durch kleine Transversaläste oder sogar durch ein kompliziertes Gefäßnetz. Die Wimpern des Kiemenepithels sind in einer einzigen Längsreihe angeordnet (bei den Ariciiden in zwei). Der Rüssel ist deutlich und protraktil, aber immer unbewaffnet. Es handelt sich um meist kleine durchscheinende Formen. Die Parapodien sind gewöhnlich 2-ästig, mit einfachen Borsten. Cirren können in beschränktem Umfang vorhanden sein an den vorderen Segmenten; hinten treten an Stelle der Dorsalcirren die Kiemen, und die Ventralcirren verschwinden ganz.

b) Das Blutgefäßsystem. Konstatiert ist ein Rückengefäß und ein Bauchgefäß. Vorn gabelt sich das Rückengefäß, und jeder Ast geht in einen der beiden für die Spioniden charakteristischen Tentakel. Bei *Polydora* gibt es in jedem Segment gerade hinter dem Septum („en arrière de chaque dissépiement, PERRIER, 1897), also offenbar auch an demselben, ein Paar Dorso-ventrocommissuralia. Die riesige Erweiterung des Bauchgefäßes von *Magelona* (von W. BLAXLAND BENHAM be-

schrieben 1897) muß mit speziellen, noch näher zu untersuchenden Verhältnissen zusammenhängen.

#### D. Das Blutgefäßsystem der Chätopteriden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Kiemen fehlen. Die Nephridien im Vorderkörper fehlen, aber hinten gibt es überall je ein Paar. Der Körper hat ein bizarres Aussehen; seine Anhänge sind die verschiedensten und interessantesten Modifikationen eingegangen; sie sind es namentlich, welche die 3 ganz verschiedenen Regionen bedingen. Die Parapodien zeigen merkwürdige Adaptationen; der untere Parapodialast ist, wenigstens am Hinterkörper, 2-ästig. Die Dorsalcirren des Mittelkörper haben die Form gelappter und verschmolzener Flügel.

b) Das Blutgefäßsystem. Das Blutgefäßsystem ist, wie andere Organsysteme, hochgradig modifiziert, wahrscheinlich reduziert. Vorhanden ist ein Bauchgefäß und ein Rückengefäß; vorn sind die beiden verbunden durch einen Peribuccalring, und hinten öffnen sie sich einfach — für das Bauchgefäß ist es zweifelhaft, aber jedenfalls das Rückengefäß — in die Leibeshöhle, so daß das Gefäßsystem als ein nicht geschlossenes zu bezeichnen ist.

Das Rückengefäß beschränkt sich auf die vorderste Region. Es liegt im dorsalen Mesenterium. Vorn, d. h. am Hinterrande des Buccaltrichters, verschwindet es im Peribuccalring. In den hintersten Segmenten der vorderen Region erweitert es sich beträchtlich in einen geräumigen Sinus, der bei Beginn des Mittelkörpers einfach seine Wände verliert.

Das Bauchgefäß, etwas dünner als das Rückengefäß, durchsetzt, im ventralen Mesenterium verlaufend, den Körper von vorn nach hinten. Es gibt keine Aeste ab und behält auf seinem ganzen Verlauf fast dasselbe Kaliber. Im Mittel- und Hinterkörper bildet es das einzige Gefäß. Vielleicht öffnet es sich hinten auch frei in die Leibeshöhle.

Am Peribuccalring hat JOYEUX-LAFFUIE (1890) jederseits zwei Abzweigungen beobachtet, die eine zur Antenne, die andere zum Kragenlappen.

Den CLAPARÈDESCHEN (1873) Darmblutsinus hat dieser Forscher nicht entdecken können.

Das Blut ist farblos, deshalb und auch aus anderen Gründen bietet die Untersuchung des Blutgefäßsystems in dieser Familie besonders große Schwierigkeiten.

### E. Das Blutgefäßsystem der Ammochariden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Der Mund ist weit, ähnlich wie der von Chaetopterus, und dorsal und lateral von einer Membran umgeben, die in lange vaskularisierte Filamente zerschnitten ist, die also eine Art Kopfkümmen bilden. Die Nephridien sind auf wenige Paare reduziert. Einige vordere Segmente sind länger als die hinteren. Die Stellung ist unsicher: PERRIER und HATSCHKE-CLAUS-GROBEN stellen sie zu den Maldaniden, aber gewisse Erscheinungen gemahnen auch an die Sabelliden.

b) Das Blutgefäßsystem. Die Ammochariden zeigen an ihrem Gefäßsystem ähnliche Reduktionen wie die Sabelliden, tragen sie doch auch Kopfkümmen wie diese. Nach CLAPARÈDE (1873) ist ein Darmblutsinus vorhanden, und zwar auf ganzer Länge des Darmtrakts. Ein Rückengefäß fehlt völlig; der Darmblutsinus löst sich vorn auf in ein die Kopfkümmen versorgendes Gefäßbüschel. Das den ganzen Körper durchziehende Ventralsinus vermittelt „anses latérales“ — es sollen bis 35 in einem Segment vorkommen!? — mit dem Darmblutsinus verbunden.

### Drilomorpha.

#### A. Allgemeine auf das Blutgefäßsystem wirkende Organisationsverhältnisse.

Es sind meist Röhrenbewohner von regenwurmartigem Habitus. Besondere Kümmen finden sich selten, und jedenfalls stehen sie nur auf einem beschränkten Körperabschnitt. Die Dissepimente fehlen streckenweise. Der Rüssel ist vorstülplbar, aber unbewaffnet. Bei den Sternaspiden und Flabelligeriden legt sich der Darm in Schlingen. Die Parapodien sind schlecht entwickelt oder fehlen. Ventralcirren fehlen, und selten sind als Kümmen funktionierende Dorsalcirren vorhanden. Bei Sternaspis ist der Vorderkörper in den Hinterkörper einstülplbar, bei den Flabelligeriden der Kopf. Die Nephridien sind auf wenige Paare reduziert und alle unter sich gleich.

#### B. Das Blutgefäßsystem der Opheliiden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Es gibt Thorakal- und Abdominalkümmen; sie sind im allgemeinen fadenförmig, jedenfalls sehr einfach. Den Polyophtalminen aber fehlen die Kümmen. Die Nephridien sind auf eine bestimmte Körper-

partie beschränkt. Bei Polyopthalmus wird das Cölo m durch schräge Transversalmuskelbänder der Länge nach geteilt in eine unpaare Darmkammer und 2 kleinere, ventro-laterale Lateral-kammern. Mit Ausnahme von Dissepiment 4/5, 5/6 und 6/7 finden sich im Vorder- und Mittelkörper keine Dissepimente; erst vom drittletzten Rumpfsegment an nach hinten durch den ganzen Kaudalabschnitt treten vollständige Dissepimente auf. Außerdem gibt es in dieser Partie noch sagittale und horizontale Längssepten, die, zwischen Darm- und Körperwand ausgespannt, die einzelnen Zonithöhlen wieder in eine Reihe übereinander liegender Kammern teilen. Das Peritoneum scheint nur fragmentarisch vorhanden zu sein. — Für alle gilt folgendes: Der Rüssel ist nicht protraktil. Der Körper ist kurz, besteht nur aus wenigen Metameren. Die Körperregionen sind nicht auffällig, daher sehen diese Formen fast wie Errante aus. Die Parapodien sind nur ganz wenig vorspringend.

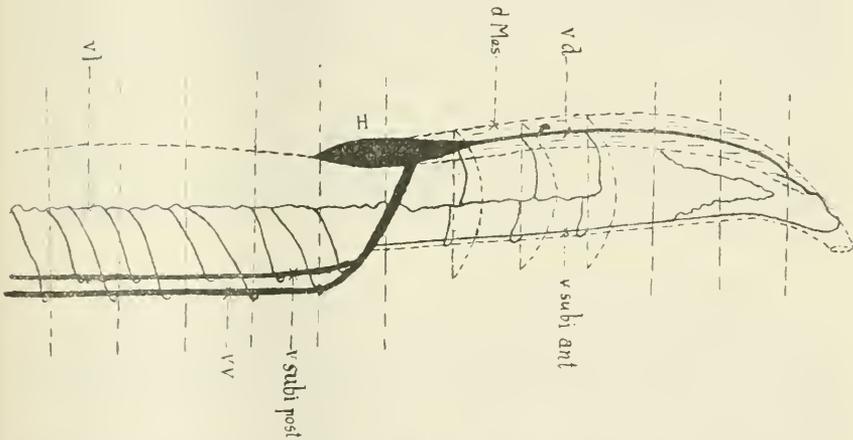


Fig. 2. Schema des Blutgefäßsystems von Polyopthalmus pictus CLAP. Nach Text und Abbildungen von ED. MEYER 1882.

b) Das Blutgefäßsystem. Dasselbe ist des näheren bekannt von Polyopthalmus pictus CLAP. durch EDW. MEYER (1882). Ich habe seine Angaben und Abbildungen kurz in einem Schema wiedergegeben, auf das ich für alle Details verweise, nur die Grundzüge will ich hier anführen:

Der ganze Mitteldarm wird umhüllt von einem maschigen Darmgefäßplexus, der vorn und hinten zu einem Darmblutsinus verschmilzt. Dem vorderen Darmblutsinus entspringt ein mächtiges Herz mit einem Herzkörper. Dieses setzt sich nach vorn fort ins Rückengefäß, das mit dem dorsalen Mesenterium

an die Körperwand aufgehängt ist. Das Dorsale ist nur ein kurzes Stück weit pulsierend. Außerdem sendet das Herz ab ein Paar pulsierender Cirkumösophagealstämme, die medioventral zur Bildung des Bauchgefäßes konfluieren. Vorn gabelt sich das Dorsale, und die beiden Aeste ziehen ventralwärts, vereinigen sich da aber nicht, sondern ziehen parallel, die ventrale Mediane begleitend, nach rückwärts bis zum Beginn des Mitteldarmes, wo sie zur Bildung des Subintestinales konfluieren. Außerdem existiert ein Paar Lateralia. Bezüglich der Commissuralia verweise ich auf das Schema. Bezüglich ihrer Lage gibt MEYER an, daß die Ventro-laterocommissuralia aus dem Ventrale „genau auf der Grenze zwischen je zwei Segmenten“ abgehen, und daß die Latero-subintestinalia je „am Ende des betreffenden Segmentes dicht vor den Borstentaschen von den Lateralgefäßen abgehen“, und das vorderste Paar Dorso-laterocommissuralia „nimmt auf dem Niveau des ersten Dissepiments, welches das 4. Körpersegment von dem 5. scheidet, seinen Ursprung und läuft längs diesem an der Innenseite der dorsalen Längsmuskulatur“ etc. Die 2 letzten borstentragenden Segmente, das 27. und 28., sowie die 8 borstenlosen Analsegmente haben gar keine Blutgefäße aufzuweisen; diese gehen auf in den letzten Sinocommissuralia. Das Blut ist rötlich. (Fig. 2.)

### C. Das Blutgefäßsystem der Scalibregmiden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Die Scalibregminae haben im allgemeinen 4 Paar dichotomisch verästelter Kiemen, die Lipobranchinae gar keine. Jedes Segment trägt jederseits 2 kleine Parapodialwarzen mit Aciculae.

b) Blutgefäßsystem. Darüber haben wir Kenntnis erhalten durch ASHWORTH (1902), der Scalibregma inflatum RATHKE untersucht hat. Ich habe nach seinen Angaben und Zeichnungen ein Schema entworfen und kann mich deshalb in der Darstellung kurz fassen.

Hinten ist ein Darmblutinus vorhanden, auf der vordersten Partie des Mitteldarmes und auf dem Magen ein Darmgefäßplexus. Vorn ist ein Rückengefäß vorhanden; hinter dem 12. Borstensegment taucht es ein in den Darmblutinus. Die zwei Anschwellungen auf dem Magen scheinen konstant zu sein, ebenso der Bulbus am Anfang des Oesophagus. Man findet keine Spur eines Herzkörpers. Die 4 Paar Dorso-branchialia „run

along the corresponding diaphragms to the gills“, p. 260. Das Bauchgefäß durchzieht, auf dem Bauchmark liegend, den ganzen Körper. Es verläuft im ventralen Mesenterium, welches sowohl proximal als distal seines Gefäßes erhalten ist. Auch die 4 Paar Ventr-branchialia verlaufen an den Septen. Dahinter gibt das Ventrale in jedem Segment ein Paar Ventr-parietalia ab und in der Magenregion 6 unpaare, mediane Ventr-intestinalia in der eingezeichneten Anordnung. Im Bereich des Mitteldarms findet sich ein Subintestinale, welches in jedem Segment ein Paar Subintestino-parietalia abgibt. Blut rot. (Fig. 3.)

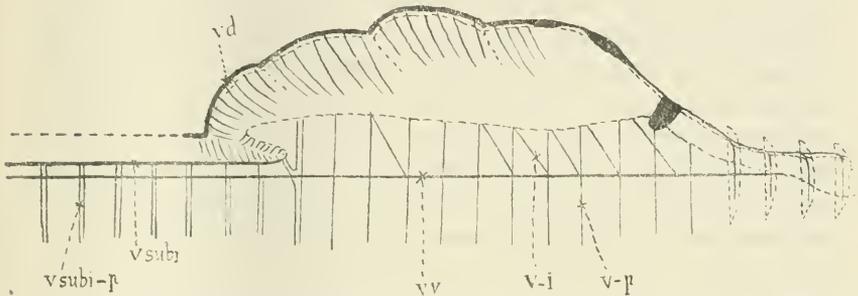


Fig. 3. Schema des Blutgefäßsystems von *Scalibregma inflatum* RATHKE. Nach Text und Zeichnungen von ASHWORTH 1902.

#### D. Das Blutgefäßsystem der Maldaniden.

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Keine Kiemen. Nephridien wie bei den Arenicoliden auf wenige Paare reduziert. Körper drehrund, in 2—3 wenig auffällige Regionen geschieden; einige mittlere Segmente können länger sein als die übrigen. Die Parapodien sind 2-ästig; der obere Ast verschwindet am Hinterkörper, der untere ist vorn ersetzt durch einen Querwulst (Torus).

b) Blutgefäßsystem. Keine Angaben, vermutlich ähnlich wie bei *Arenicola*.

#### E. Das Blutgefäßsystem der Arenicoliden.

(Vide vorn, eigene Untersuchungen.)

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Der Mittelkörper trägt baumförmig verästelte, quastenförmige Kiemen. Im Mittelkörper fehlen die Dissepimente; die Nephridien sind auf 6 Paar reduziert. Der Rüssel ist protraktil, mit Papillen besetzt. 3 Körperregionen sind deutlich ausgeprägt: Thorakal-, Abdominal-

und Kaudalregion, letztere ist verschmälert. Die Parapodien sind 2-ästig, die Neuropodien bilden Toren mit Hakenborsten.

b) Das Blutgefäßsystem ist hier am kompliziertesten und erinnert am meisten an das der Lumbriciden. Das Spezielle siehe vorn.

#### F. Das Blutgefäßsystem der Flabelligeriden.

Paradigma: *Flabelligera diplochaïtos* (Siphonostoma). Resumé aus JAQUET (1885).

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Das Prostom trägt eine Anzahl als Kiemen funktionierende Tentakel, die kranzförmig den Mund umstellen. Am Cölom ist das Interessanteste, daß nur 2 (Trophonia) oder nur 1 Dissepiment (Siphonostoma) vorhanden ist, das vor der Körpermitte liegt und eine mächtige rückwärts gerichtete Tasche bildet, welche einen Teil der Darmschlingen enthält, und die 2 oder 4 Exkretionsnephridien. Unter dem Oesophagus bildet der Darm eine eigenartige Anschwellung und dahinter eine mächtige Schlinge. Im Anschluß an diese Verhältnisse ist das Blutgefäßsystem außerordentlich modifiziert.

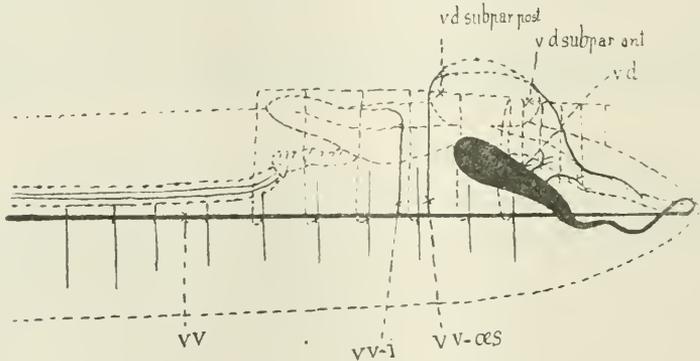


Fig. 4. Schema des Blutgefäßsystems von *Flabelligera* (Siphonostoma) *diplochaïtos*. Nach Text und Zeichnungen von JAQUET 1887.

b) Das schwierigste Problem stellt uns der Propulsionsapparat. Dazu gehört einmal ein kontraktiles Rückengefäß über dem Oesophagus. Das ist aber ein ganz merkwürdiges Gebilde, vielleicht gar nicht einmal ein echtes Blutgefäß. Vorn auf dem Darm gabelt es sich, und die beiden Aeste vereinigen sich, den Oesophagus umgreifend, medio-ventral zur Bildung des Bauchgefäßes. Dann zieht es frei über dem Oesophagus in vielen sich beständig ändernden Windungen nach rückwärts, dabei immer

weiter werdend, bis es sich als mächtiger Gefäßstumpf in der Konkavität des nierenförmigen Magens anlegt. Diese Verbindung ist offenbar fremd. Der Gefäßstumpf ist auch nicht eigentlich blind, sondern ergießt hier sein Blut in die Magenwand durchziehende Lakunen, und diese Lakunen setzen sich auch fort auf den gewundenen Darm hinter dem Magen. Ob es sich da um einen Darmblutsinus handelt, vermag ich der JAQUETSchen Beschreibung nicht zu entnehmen. Von da an gibt es kein besonderes Dorsale mehr.

Bevor sich das Rückengefäß anlegt an den Darm, gibt es noch 2 Aeste ab an den Oesophagus, welche, in Verbindung mit Aesten des Bauchgefäßes, einen reichen Gefäßplexus bilden. Dann gibt es ab besonders 2 auffällige Zweige, die sehr nahe nebeneinander entspringen, aufwärts ziehen an die Dorsalwand und von da, der eine nach vor-, der andere nach rückwärts, diese, sich daran anschmiegend, begleiten. Ich will diese Gefäße nennen Dorso-subparietalia. Das Merkwürdigste an ihnen ist, daß sie kontraktile sind; also gibt es hier 2 kontraktile Gefäßlängsstämme übereinander, und es ist fraglich, welcher von beiden das Homologon des eigentlichen Vas dorsale ist. Diese Dorso-subparietalia geben ab (nach JAQUET, 1885, „à espaces réguliers“) augenscheinlich intersegmental paarige Parapodialia das vordere kleinere, Ventro-commissuralia (6 Paar) hingegen das stärkere hintere.

Das Blutgefäßsystem auf dem eigentlichen geradlinigen Darm lokalisiert sich wieder auf zwei, auf der Ventralseite des Darmes einander begleitende Parallelgefäße, die unter sich nicht in Verbindung stehen. In jedem Körpersegment, d. h. im Niveau jedes Parapods, schickt jedes dieser Gefäße Blut in einen Sinus, der seitwärts halbringförmig an der Darmwand hinaufsteigt, auf seinem Verlauf die Parapodien versorgt und schließlich sich auflöst in ein Hautgefäßnetz.

c) Das Bauchgefäß ist, wie gewöhnlich, wohlentwickelt. Es gabelt sich vorn, und die beiden Aeste konfluieren medio-dorsal, nachdem sie den Darm umgriffen haben, zur Bildung des Rückengefäßes. Es gibt ab segmentale Ventro-parietalia, die auf ihrem Verlauf Aeste abgeben an Körperwand und Parapodien. Das Bauchgefäß versorgt auch mittels besonderer Zweige die frei im Körper liegenden 8 oder 12 Gonaden. Dann gibt es ab ein Ventro-oesophageale, das auf seinem Verlauf auch den Magen versorgt. Vorn läuft einer seiner Zweige bis auf den Oeso-

phagus und bedeckt diesen mit einem reichen Gefäßnetz. Unmittelbar daneben entspringt ein Ventr-intestinale, das auf seinem geschlängelten Verlauf überall mit den Blutsinussen in Verbindung steht.

d) Das Innere der Kiemenfilamente ist fast ganz erfüllt von 2 Blutgefäßen, die gegen außen eine Menge kleiner, birnförmiger Auftreibungen zeigen, offenbar zur Vergrößerung der Oberfläche bestimmt. An ihrem Außenende kommunizieren die beiden Kanäle miteinander.

e) Das Blut ist grün, daher für die Familie auch der Name Chlorhämiden. (Fig. 4.)

### G. Das Blutgefäßsystem der Sternaspiden.

(Nach den Angaben von PERRIER, 1897.)

a) Spezielle anatomische Verhältnisse. Um die Afterpapille findet sich jederseits ein Büschel Analkiemen. Der Darm macht merkwürdige Windungen. Der Körper ist sehr kurz, seltsam geformt, er besteht aus dem aus 7 Segmenten gebildeten einstülpbaren Vorderkörper und dem aus 12—13 Segmenten gebildeten Hinterkörper. Parapodien sind äußerlich kaum mehr wahrzunehmen, und am Hinterkörper bleiben sogar die Borsten unter der Haut. Entsprechend diesen tiefgreifenden anatomischen Abweichungen ist auch das Blutgefäßsystem stark modifiziert.

b) Das Rückengefäß folgt zum größten Teil dem Darmkanal, nur vorn (vor dem Magen) wird es flottierend eine Strecke weit, um schließlich einzutreten in die Achse der doppelten Oesophagealspirale. Vorn bifurkiert es, und die beiden Aeste wenden sich gegen die Hirnganglien. Hinten teilt es sich auch in 2 Aeste, die sich auflösen ins Gefäßbüschel der Analkiemen. Auf der ganzen Strecke, wo es dem Darm anliegt, bleibt es in Verbindung mit dem Lakunennetz des Darmes.

c) Das Bauchgefäß, vorn mit 2 Aesten dem Pharynxnetz entspringend, versorgt besonders das Bauchmark, welches von einem wahren Gefäßnetz umhüllt ist. Hinten auf dem Rectum macht das Bauchgefäß eine eigentümliche Umbiegung, welche, der Wimperrinne folgend, zahlreiche Aeste abgibt in einen „sinus satellite“ (PERRIER, 1897) derselben, in den auch alle Darmkapillaren konvergieren. Das Bauchgefäß gibt ab ebensoviele Paare Parietalia, wie Segmente da sind; mit Ausnahme der 4 ersten Paare entspringen alle dem hinteren Drittel des Gefäßes, eine augenscheinliche Folge der Einstülpbarkeit des Vorderkörpers. Die 2 letzten

Paare lösen sich auf ins Kiemenbüschel und tragen, wie die 2 vorangehenden, mit Blutampullen versehene Verzweigungen, die in traubiger Anordnung den ganzen Schild bedecken.

### Cirratuliden.

#### 12. Fam. Cirratuliden.

(Namentlich auf Grund des MEYERSchen Materials [1887] zusammengestellt.)

#### A. Allgemeine auf das Blutgefäßsystem wirkende Organisationsverhältnisse.

a) Kiemenverhältnisse. Die hintere Körperregion ist kiemenlos, die vordere, mehr oder weniger weit nach hinten reichend, hat Kiemen in Form sehr langer kontraktiler Fäden. Es gibt zwei Sorten solcher Kiemenfäden: eigentliche Rückenkiemen, in denen die Kiemengefäße eine respiratorische Schlinge bilden, und Rückenfühler<sup>1)</sup> (nach ED. MEYER, 1887, vermutlich nach hinten gerückte Kopffühler) mit einem einzigen, distal blind endigenden Achsengefäß. Normal steht an jedem Segment, und zwar an der Segmentgrenze, ein Paar solcher Kiemenfäden, und dazu können dann noch an gewissen vorderen Segmenten dazwischen stehende Fühlerfäden kommen. Interessant ist das Verhalten von Chaetozone filigerus (ED. MEYER, 1887, hat darauf aufmerksam gemacht), wo die Kiemenfäden eben von ihrer ursprünglichen Lage an den Segmentgrenzen wegzurücken beginnen gegen die Segmentmitte zu.

b) Cölomverhältnisse. Die Dissepimente sind überall erhalten und teilen den Körper in eine ununterbrochene Serie vorn und hinten vollständig abgeschlossener Kammern. Auch die hämalen und neuralen Darmmesenterien sind erhalten; dadurch werden die Zonithöhlen eigentlich paarig, und die rechte ist von der linken vollkommen geschieden. Nur ganz lokal können die medianwärts ihrer Gefäße liegenden Mesenterien fehlen, so bei Chaetozone setosa in den 2 ersten Segmenten. Die Abgrenzung von Darm- und Nierenkammern durch Quermuskelbänder ist, wenigstens bei Chaetozone setosa, unvollständig.

c) Darmkanal. Der Pharynx ist nicht protraktil.

d) Die Parapodien sind schwach entwickelt.

---

1) Die Rückenfühler sind meist auch länger als die Kiemen und mit einer Cilienrinne versehen.

## B. Das Blutgefäßsystem.

Paradigma: *Chaetozone setosa*.

a) Darmblutsinus. Im kienemlosen Hinterkörper ist ein Darmblutsinus, aus dem dann mit Beginn der Kiemenregion das mächtige, kräftig pulsierende Rückengefäß seinen Ursprung nimmt. Darmblutsinus und Rückengefäß bilden miteinander das aktive Zentralorgan des Gefäßsystems. „Im ganzen hinteren und mittleren Leibesabschnitt repräsentiert der Darmsinus die einzige, aber zugleich sehr inhaltreiche Blutbahn des Mitteldarmes, welchen er rings herum umgibt. Nachdem sich das Vas dorsale von diesem Sinus getrennt hat, setzt sich derselbe noch eine recht ansehnliche

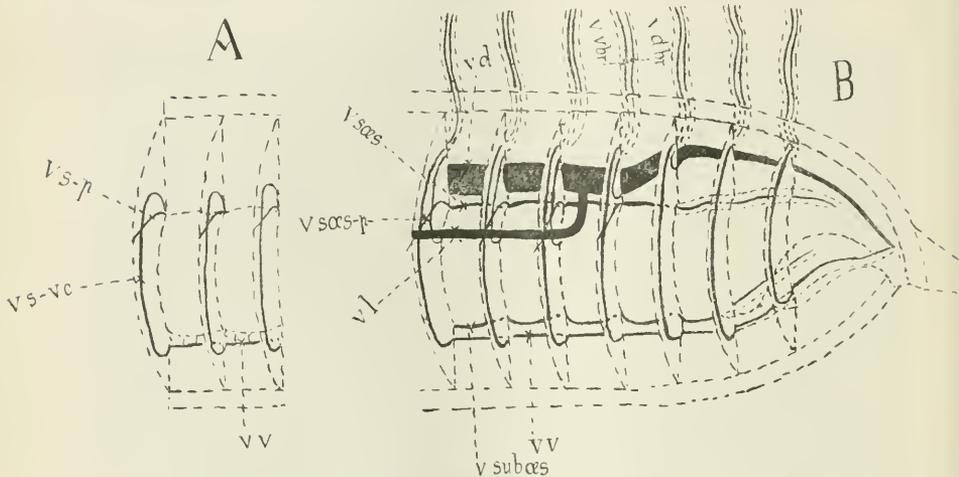


Fig. 5. Schema des Blutgefäßsystems von *Chaetozone setosa*. A Hinterkörper, B Vorderkörper. Nach den Angaben und Abbildungen von ED. MEYER 1887.

Strecke weit nach vorn fort und gehört dann in diesem Teil ausschließlich dem Verdauungstraktus an. — Etwa im 11. Zonite“ (gilt für *Chaetozone setosa*) „erreicht er sein vorderes Ende und sendet von hier über und unter der Speiseröhre je einen Längsstamm, das obere und das untere Oesophagealgefäß, aus, die sich beide in der Schlundregion spalten und paarig werden.“ MEYER, 1887, p. 693 u. 694.

b) Das Rückengefäß entspringt dem Darmsinus, bei *Chaetozone setosa* erst in der vorderen Körperhälfte, also noch im Bereich des Mitteldarmes, verläuft als ein dicker, medianer Längsstamm, der wie auch der Sinus intestinalis, der Darm und die vorderen Nierenschläuche intersegmentale Einschnürungen zeigt, über dem

Verdauungskanal nach vorn und wird im 3. Segment, wo es seine kontraktilen Wandungen verliert, auf einmal sehr viel enger, so daß es nunmehr als einfaches, ziemlich dünnes Gefäß bis zum Gehirn seinen Weg fortsetzt. Hier gabelt es sich zur Bildung der zirkumoralen Blutbahnen und Gefäße des Kopflappens, die uns hier nicht interessieren. Da das Rückengefäß nur im Bereich der Kiemen sich findet und die größte Menge seines Blutes diesen Atmungsorganen abgibt, erscheint es als ein echtes Kiemenherz, Es enthält auch einen Herzkörper, bestehend aus drei langen, soliden Strängen von schwarzbrauner Farbe, welche das Rückengefäß, ohne an seinen Wänden befestigt zu sein, von einem Ende zum anderen durchziehen.

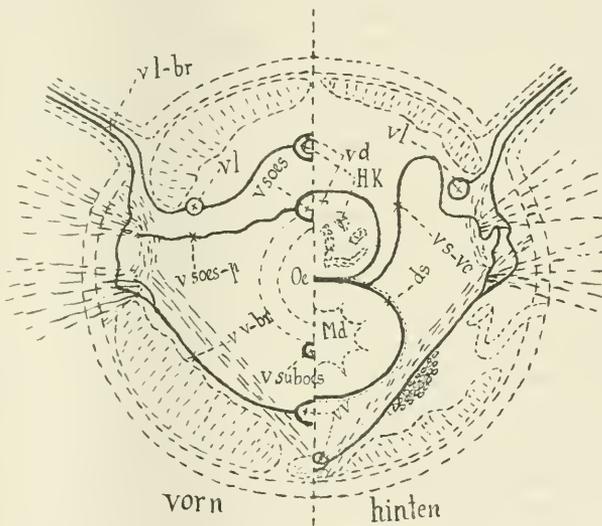


Fig. 6. Blutgefäßsystem von *Chaetozone setosa*. Schematischer Querschnitt durch Oesophagus und Mitteldarm, vereinfacht nach ED. MEYER 1887.

c) Das Bauchgefäß liegt seiner ganzen Länge nach in den Darmkammern dicht über dem Bauchstrang und reicht vom 3. Segment bis ans Hinterende des Tiers, indem es vorn die Schlundringgefäße und durch Vermittlung dieser das Blut aus den 2 Paar vordersten Kiemenvenen erhält, alle folgenden aber, sowie hinten die Dorso-ventrocommisuralia („distale Ringgefäße“ MEYER 1887) direkt aufnimmt, erscheint es als Hauptvene des Körpers, aus welcher die Blutflüssigkeit mittels kleiner, unpaarer, im ventralen Darmmesenterium aufsteigender Stämmchen wieder in den Sinus intestinalis zurückgeführt wird.

d) Die Branchialia. In den vordersten 4 Kiemensegmenten gibt das Rückengefäß ab je ein Paar Dorso-branchialia („vordere Kiemenarterien“ MEYER 1887). Diese „entspringen auf den bezüglichen (1./2.—4./5.) Zonitgrenzen direkt vom Rückengefäß, verlaufen längs der Vorderseite der Dissepimente etc.“ und treten dann also in die Kiemen ein. Alle übrigen Kiemenpaare erhalten das Blut aus dem Rückengefäß indirekt, nämlich: ungefähr in der Mitte des 5. Segments entspringen vom Rückengefäß ein Paar „kontraktiler oberer Bogengefäße“, welche im Bogen nach unten und hinten herablaufen und, das 5. Dissepiment passierend, in den auch pulsierenden Seitengefäßen, also Vasa lateralia ihre weitere Fortsetzung finden; diese nun liegen der unteren Grenze der hämalen Längsmuskulatur an und senden längs der vorderen Seite der transversalen Septen, die sie durchsetzen, die Kiemenarterien für die mittlere Körperregion aus, welche somit viel kürzer sind als die vorderen, da ihnen die entsprechenden oberen Stücke jener fehlen.

„Innerhalb der Rückenkiemen, welche sich bei Chaetozone setosa als paarige, von vorn nach hinten kürzer werdende Hohlfäden auf den Segmentgrenzen zu beiden Seiten des Körpers erheben, bilden die Kiemengefäße eine der Länge der ersteren entsprechende respiratorische Schlinge, kehren dann wieder in die Leibeshöhle zurück und verlaufen in parietaler Lage an der Vorderseite der Dissepimente medianwärts nach unten, um sich mit dem Bauchgefäß zu vereinigen; dieses wären die Kiemenvenen“ — ich nenne sie Vento-branchialia — „die im ganzen Körper dasselbe Verhalten beurkunden. Eine Ausnahme hiervon bilden nur die 2 vordersten Zonite, wo diese Venen in die beiden Schlundringgefäße einmünden und daher mit ihren proximalen Enden ziemlich weit voneinander entfernt sind.

Der hinteren Leibesregion fehlen die Kiemen ganz, weshalb dort auch keine respiratorischen Gefäßschlingen vorkommen; ferner reichen die seitlichen Längsstämme nicht bis in diesen Abschnitt hinein, sondern hören schon früher auf, und schließlich ist hier kein Rückengefäß vorhanden. Infolgedessen verhalten sich auch die intersegmentalen, den Quersepten angehörigen Blutbahnen anders: von Kiemenarterien und -venen kann nicht mehr die Rede sein, da sie nun auf jeder Seite zu einheitlichen Bögen vereinigt sind; vom Darnsinus ausgehend und im Vas ventrale zusammentreffend, bilden sie einfache distale Ringgefäße.“ MEYER, 1887, p. 692 und 693.

e) „Das Haut-Muskelgefäßsystem nimmt bei unserer Cirratulidenart seinen Ursprung von dem oberen Teil des Darmgefäßsystems. Es geht nämlich auf den Zonitgrenzen je ein Paar transversaler Seitenzweige, die Haut-Muskelarterien“ — ich nenne sie Supraösophageo- bzw. Sino-parietalia — „vorn vom Vas supraoesophageale, hinten vom Sinus intestinalis ab, die nach Art der Kiemengefäße anfangs an den Dissepimenten verlaufen, bis sie in der Nähe der Leibeswand angelangt sind; nun verästeln sie sich, und die so entstehenden Gefäße begeben sich in den Bezirk der benachbarten Segmente hinein, wo sie die Parapodien und Längsmuskelfelder versorgen, sich neural wieder vereinigen und dann in die Kiemenvenen einmünden.“

Außerordentlich wichtig ist, was MEYER (1887) sagt im Kapitel: Histologie des Gefäßsystemes. Nachdem er betont, daß alle einfachen Gefäße aus einer einzigen Schicht bestehen, nämlich der Peritonealwandung, und daß bei den selbständig pulsierenden Gefäßen (Vas dorsale, Darmsinus, kontraktile obere Bogengefäße und die beiden Vasa lateralia) noch eine muskulöse Auskleidung hinzukommt, fährt er fort: „Interessant sind die Beziehungen derjenigen Gefäße, welche an oder in den Scheidewänden der Leibeshöhle verlaufen. So die Kiemenarterien und -venen, sowie deren hintere Homologa, die distalen Ringgefäße, die den transversalen Septen an der Vorderseite fest anliegen: ihre peritonealen Wandungen stehen in Kontinuität mit dem jeweilig vorderen Blatte der Dissepimente und erscheinen gewissermaßen als Falte des letzteren, wonach ihr Lumen als Teil des zwischen den beiden Lamellen eingeschlossenen, im übrigen von Muskelfasern erfüllten Raumes betrachtet werden muß. Ebenso verhalten sich auch die Hautmuskelarterien. Ferner müssen wir hierher noch die kontraktilen, oberen Bogengefäße rechnen; mehr in der Mitte des betreffenden Zonites vom V. dorsale entspringend, sind sie doppelblättrige Ligamente, mit der vorderen Membran des nächstfolgenden Dissepimentes verbunden, gehören demnach der letzteren an und entsprechen somit den oberen Teilen der vorderen Kiemenarterien.“

Aehnlich ist das Verhalten der medianen Längsstämme zu den longitudinalen Septen des Körpers“

(MEYER meint die Mesenterien). „Die rechte und linke Hälfte der peritonealen Wandschicht des Rücken- und Bauchgefäßes, des unpaaren oberen und unteren Oesophagealgefäßes und endlich des Sinus intestinalis finden in den entsprechenden Blättern der Darmmesenterien ihre direkte Fortsetzung und die Lichtung dieser Blutbahnen gehört dem intraseptalen Raume an, was hier noch viel deutlicher hervortritt als dort“ ... (zum Teil auch von MEYER hervorgehoben).

Das Gefäßsystem der übrigen Cirratuliden ist nach Einsichtnahme EDW. MEYERS in die zwar wenig umfangreiche Literatur — hauptsächlich von DELLE CHIAJE, KEFERSTEIN und CLAPARÈDE — ähnlich demjenigen von *Chaetozone setosa*. Interessant ist das Vorkommen zweier Paare übereinander gelegener Seitengefäße bei *Chaetozone filigerus*. EDW. MEYER sagt darüber folgendes (1887, p. 697 und 698): „Meinen Beobachtungen nach stehen die oberen Seitengefäße zu den Respirationsorganen in gar keiner Beziehung, sondern gehören vielmehr dem Hautmuskelgefäßsystem an; sie liegen ganz und gar im Bereich der hämalen Längsmuskelfelder und sind wahrscheinlich durch eine sekundäre Verschmelzung entsprechender, horizontaler Nebenäste der Hautmuskelarterien zu stande gekommen, zwischen denen sie auf jeder Seite von einem Segment zum anderen die Verbindung herstellen. Vom unteren Paare unterscheiden sich diese seitlichen Längsstämme, welche sich recht hoch am Rücken befinden, durch einen weniger regelmäßigen, häufig zickzackartigen Verlauf und geben außer anderen parietalen Blutbahnen die Parapodialgefäße ab. Die Hautmuskelarterien gehen auch hier, den Dissepimenten anliegend, unten von der oberen Partie des Darmsinus und vorn vom oberen Oesophagealgefäß aus ...

Die unteren Seitengefäße sind nun die eigentlichen arteriellen Längsstämme des mittleren und zum größten Teil auch hinteren respiratorischen Gefäßsystemes, sie haben kontraktile Wandungen, verlaufen an der unteren Grenze der hämalen Längsmuskulatur und erhalten das Blut aus dem Vas dorsale durch ein Paar pulsierende, obere Bogengefäße, um es dann weiter in die entsprechenden Kiemenarterien zu befördern.

Vorn, wo keine unteren Seitengefäße vorhanden sind, entspringen die Kiemenarterien wiederum direkt vom Rücken-

gefäß, aber, was dabei zu beachten ist, alle ungefähr aus einem Punkte, nämlich vom vorderen Ende desselben, das sich in einem vom Kopfe ziemlich weit nach hinten entfernt liegenden Zonite befindet; auch hier lehnen sich diese Gefäße an die resp. Dissepimente an, was jedoch nur dadurch möglich ist, daß auch die Septen mit ihren oberen Teilen in gleicher Richtung bis zur Spitze des Vas dorsale zusammengedrückt sind. An derselben Stelle gehen von dem letzteren auch die kontraktile Bogengefäße und ganz vorn ein Paar Gabeläste aus, welche die arteriellen Hauptstämme für die transversalen Rückenfühler bilden.

Nach dem Gesagten endet somit das Rückengefäß bei *Ch. filigerus* schon lange vor dem Kopfmundsegment. Infolgedessen hat bei dieser Form das Vas supraoesophageale, welches sich bis ans Gehirn fortsetzt, die Versorgung des prä- und postoralen Teiles vom 1. Zonite übernommen; sich gabelnd, gibt es sowohl den Blutbahnen des Kopflappens als den Schlundringgefäßen den Ursprung.“

Ein Darmblutsinus findet sich bei allen Cirratuliden.

#### IV. Sedentäre Polychäten.

##### Capitelliden.

##### 11. Fam. Capitelliden.

##### A. Allgemeine auf das Blutgefäßsystem wirkende Organisationsverhältnisse.

Die meisten haben Kiemen und zwar Cöliacalkiemen. Der Name „Lymphkiemen“ wäre unpassend, weil die Flüssigkeit der allgemeinen Leibeshöhle nicht bloß Lymphe ist, sondern die Funktion der Lymphe mit der des Blutes vereinigt. Diese Cöliacalkiemen sind übrigens einfache cirrenförmige Dorsalsprößchen, welche bei gewissen Formen der Capitelliden (*Dasybranchus*, *Mastobbranchus*) mit verzweigten Expansionen koexistieren können. Die Lage dieser Anhangs ist nicht einmal fest, bei *Dasybranchus* liegen sie auf der Neuralseite der Parapodien, bei *Mastobbranchus* auf der Hämalseite. Beim Erwachsenen sind die Thorakalnephridien atrophiert, und bloß die Abdominalnephridien funktionieren. Es ist ein Nebendarm vorhanden, der wahrscheinlich die Darmatmung ergänzt. Der Körper ist biregional:

Thorax und Abdomen. Der Thorax trägt einästige, wärzchenförmige Parapodien mit einfachen Borsten, aber ohne Anhänge, das Abdomen hingegen Wülste (Toren) mit einfachen oder verzweigten Kiemen.

### B. Das Blutgefäßsystem.

Die Capitelliden entbehren eines von der Leibeshöhle gesonderten Blutgefäßsystemes, aber Mastobranchus zeigt noch Rudimente eines Darmblutsinus. Dies ist der erste Teil des Blutgefäßsystems, der sich anlegt, davon aus bilden sich die übrigen Gefäße, wie SALENSKY an Terebella fand. Es sind Anzeichen vorhanden, daß das Fehlen des Blutgefäßsystems in dieser Gruppe ein sekundäres ist. Das Blut ist der Leibesflüssigkeit, der Hämolymphe beigemischt.

### Terebelloiden.

Terebelloiden	{	13. Fam. Terebelliden. 14. Fam. Ampharetiden. 15. Fam. Amphicteniden.
---------------	---	---

(Besonders mit Benutzung des MEYERSCHEN [1857] Materials, aber auch von anderen: JAQUET [1886] etc.)

### A. Allgemeine auf das Blutgefäßsystem wirkende Organisationsverhältnisse.

a) Kiemenverhältnisse. Diesbezüglich finden wir eine aufsteigende Entwicklungsreihe von den Polycirrinae, ohne Kiemen und ohne Blutgefäße, bis zu Amphitrite, mit 3 Paar stark verästelten Kiemen an den vordersten Segmenten, am übrigen Körper fehlen die Kiemen stets. Im allgemeinen sind 3 Paar Kiemen an den vordersten Körpersegmenten vorhanden, und zwar sind sie sekundär in die Segmentmitte gerückt und haben die Gefäße von den Dissepimenten weggezogen. (Nach EDW. MEYER, 1857.) Außer den Kiemen trägt das Prostomium ein oft zweigeteiltes Büschel langer Tentakelfilamente, das außer Sinnes- und Nahrungsaufnahme- auch Respirationsfunktion hat.

b) Cölovverhältnisse. Am Körper kann man 2 Regionen unterscheiden: eine Thorakal- und eine Abdominalregion. Der Thorax wird durch ein Diaphragma in 2 ungleiche Kammern geteilt, deren Dissepimente völlig oder bis auf Rudimente reduziert sind. Die Vorderkammer ist die kleinere, umfaßt bloß Kopfmundsegment und die kientragenden Segmente.

In einzelnen Fällen ist Dissepiment  $1/2$  vorhanden. Diese Kammer birgt die Exkretionsnephridien, gewöhnlich 3 Paar. In der hinteren Thorakalkammer finden sich die Genitaldrüsen und die Genitalschläuche, normal auch 3 Paar letzterer, ersterer hingegen metamer zahlreiche Paare oft bis ins Abdomen hinein. Jedenfalls erfüllen die abgestoßenen Geschlechtsprodukte infolge der Durchbrechungen der Abdominalsegmente auch die ganze Abdominalregion, treten aber niemals, infolge des absoluten Diaphragmahindernisses, in die vordere Thorakalkammer. Im Abdomen treten die Dissepimente regelmäßig auf, aber auch hier nicht immer gleich von Anfang an. Sie sind meistens an bestimmten Stellen lochartig durchbrochen, so daß alle Hinterleibskammern unter sich und mit dem hinteren Thorakalraum in offener Verbindung stehen.

Es gibt eine Reihe von Hindeutungen darauf, daß die Terebelloidenvorfahren im ganzen Körper intersegmentale Dissepimente gehabt haben müssen, und daß ihr Schwund im Thorax sekundär erfolgte infolge Anpassung an die tubikole Lebensweise. EDW. MEYER (1887) zitiert die folgenden:

1) Der allgemeine Grundplan des Annelidenkörpers.

2) Gelegentliches Auftreten eines vollständiges Septums zwischen Kopfmundsegment und 2. Zonit.

3) Die Darmkammersepten als Rudimente kompletter Dissepimente.

4) Die Nierenkammersepten und ihre Beziehung zu den Blutgefäßen bei *Melinna*.

5) Tatsächlich kommen solche Septen vor im ganzen Vorderkörper der jungen Larve von *Polymnia nebulosa*, verschwinden aber wieder sehr frühzeitig.

Bei *Amphitrite rubra* zerfallen die Darmkammern im Bereich des ganzen Mitteldarmes (hintere Thorakalkammer und Abdomen) noch in eine rechte und linke Hälfte durch hämale unpaare, und neurale paarige Aufhängemuskeln des Darmes; erstere ersetzen das hämale Mesenterium.

Wohl überall werden durch schiefe Muskelbänder von den Darmkammern die Nephridialkammern abgetrennt.

c) Darmkanal. Der Pharynx ist nicht protraktil. Bei den Amphictenidae kommt Schlingenbildung vor (Petta).

d) Allgemeine Körperform. Stark prononcierte Regionenbildung: Thorax und Abdomen. Die relative Segmentlänge ist sehr bedeutend, so daß im Körper große Spannungen entstehen (EDW. MEYER, 1887).

e) Parapodien. Die Notopodien sind Haarborsten tragende Warzen; die Neuropodien haben die Form quer verlängerter Wülste mit Hakenborsten.

### B. Das Blutgefäßsystem.

Paradigmata: Amphitrite, Lanice, Melinna, Terebella.

a) Darmblutsinus. Es existiert ein Darmblutsinus wie in der hinteren Darmregion der Cirratuliden.

b) Das Rückengefäß. Die ganze kontraktile Partie des Rückengefäßes ist beschränkt auf eine verhältnismäßig kurze Strecke über dem Oesophagus. Die Länge dieser Strecke ist abhängig vom Oesophagusanfang: an der Stelle eben, wo der Darm sich einengt zum Oesophagus, da beginnt das Herz. Es ist ein mächtig aufgetriebener pulsierender Schlauch, der dem Oesophagus nicht ganz aufliegt. Hier ist der Name „Herz“ berechtigt, denn das ist die einzige kontraktile Stelle am ganzen Blutgefäßsystem. Das Herz enthält hier 2 Herzkörper von verschiedener Form; bei den Cirratuliden findet sich nur einer, aber ein verzweigter. Vorn läuft das Herz in einen dünnen Faden aus, von dem die Branchialia abgehen; diese können aber auch einem vom Rückengefäß entspringenden Truncus arteriosus abgehen. Bei *Terebella Meckelii* sind es 3 Paar Branchialia entsprechend den 3 Paar Kiemen.

Hinten spaltet sich das Rückengefäß in 2 den Darm umgreifende Aeste, die sich medio-ventral des Darmes zur Bildung eines diesem dicht anliegenden Subintestinale vereinigen, das dann an Stelle des Rückengefäßes den Darm unten bis ans Hinterende des Körpers begleitet. Bei *Terebella Meckelii* liegen die Verhältnisse etwas anders; da zieht das Subintestinale bzw. hier Suboesophageale nur ein kurzes Stück weit nach hinten, dann gabelt es sich wieder, und die beiden Aeste krümmen sich um den Darm, um sich medio-dorsal auf demselben zur Bildung eines bis ans Hinterende des Körpers den Darm begleitenden, aber nicht kontraktilen, Rückengefäßes zu vereinigen.

Aber nach JAQUET (1886) fehlen, wenigstens bei *Terebella Meckelii*, sowohl Dorsale über dem Oesophagus als Subintestinale unter dem Darm nicht völlig, sondern sind ersetzt durch ganz dünne Längsäste, die von den Gabelpunkten ihrer Hauptstämme aus nach hinten gehen. Nach EDW. MEYER (1887) scheint außer Dorsale und Ventrale, von ersterem ausgehend, sowohl ein Supraoesophageale als ein Suboesophageale allgemein zu sein.

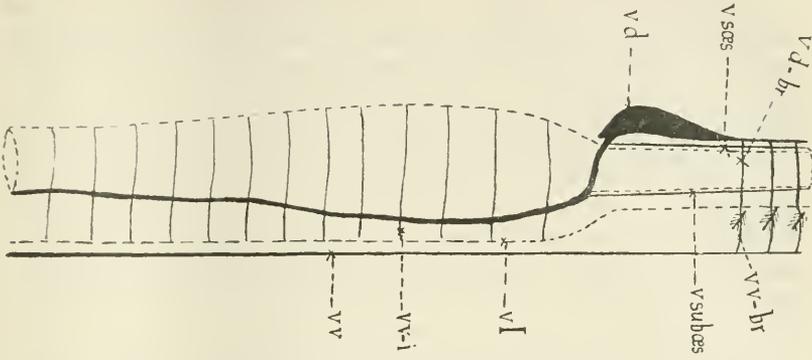


Fig. 8.

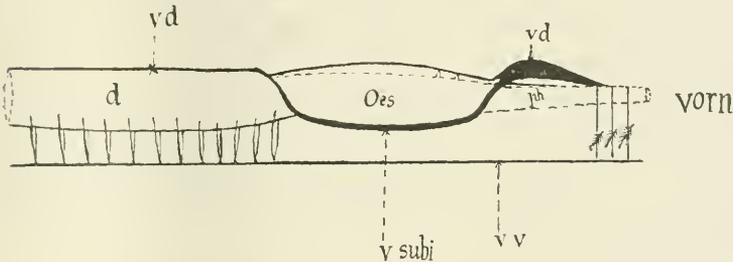


Fig. 9.

Fig. 8. Schema des Blutgefäßsystems der Terbelloidea. Nach Angaben und Abbildungen von ED. MEYER 1887.

Fig. 9. Schema des Blutgefäßsystems von Terbella Meckelii, nach JAQUET (1885) vereinfacht.

Fig. 7. Blutgefäßsystem von Amphitrite rubra. Schemat. Querschnitt, vereinfacht nach ED. MEYER 1887.

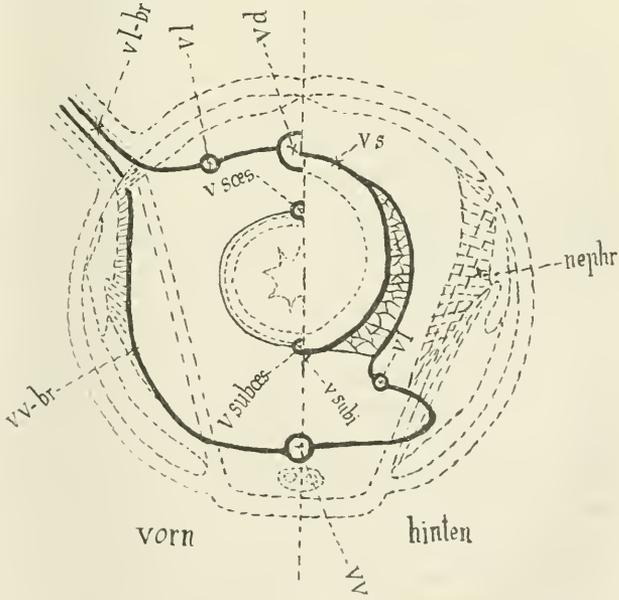


Fig. 7.

b) Das Bauchgefäß. Es verläuft auf dem Bauchmark und, da dieses in die Körperwand eingesenkt ist, dieser innen dicht anliegend. Vorn gibt es die entsprechende Zahl Paare Ventrobranchialia ab, wie das Rückengefäß Dorsobranchialia. Dann schickt es die intersegmentalen Ventro-intestinalia ab. Daß diese, wie überhaupt alle Quergefäße, tatsächlich intersegmental verlaufen, ergibt sich aus verschiedenen Stellen in MEYER (1887), obwohl dieser Autor nicht direkt auf das Blutgefäßsystem eingeht. Ich habe diese Stellen gleich unten im Anhang zusammengestellt. In der Genitalregion versorgt das Ventrals die Gonaden.

c) Vasa lateralia. Ein Paar merkwürdiger Gefäße tritt auf bei *Amphitrite rubra*; MEYER (1887) nennt sie Vasa lateralia oder Seitengefäße, ein Name, den ich so beibehalten will, trotzdem er leicht zu Verwechslungen mit Verhältnissen bei den Hirudineen Anlaß geben könnte. Es sind das in den Verlauf der langen, frei im Cölom verlaufenden, hinten Ventro-intestinalia, vorn Dorsobranchialia eingeschaltete Längsgefäße, über deren Bedeutung eine genauere, besonders entwicklungsgeschichtliche Untersuchung Klarheit bringen muß.

### C. Theoretische Betrachtungen.

Das Blutgefäßsystem der Terebelloiden stellt eine Fortentwicklung dar der bei den Cirratuliden vorhandenen Verhältnisse. Neu ist hier vor allem die Reduktion der Kiemen auf wenige, höchstens 3 Paare an den vordersten Körpersegmenten und die Resorption der Thorakalsegmente behufs Schaffung einer einheitlichen geräumigen Leibeshöhle: augenscheinliche Einwirkungen der tubikolen Lebensweise. Natürlich unterlag von jeher auch das Blutgefäßsystem diesen Eindrücken. Wenn das Rückengefäß über dem ganzen Darm komplett oder fast vollständig verschwindet, dafür aber vorn über dem Oesophagus zu einem mächtigen pulsierenden Schlauch sich erweitert, so sind dafür namentlich folgende Umstände verantwortlich zu machen. Einmal der Druck der den Körper umschließenden Röhre: ein langes pulsierendes Gefäß würde dadurch zu sehr beengt; einzig geeignet wäre vielleicht die Stelle über dem im Verhältnis zum Darm bedeutend verengten Oesophagus. Und in der Tat, das ganze Dorsale hat sich hierher lokalisiert, die Einbuße an Länge durch Annahme eines größeren Kalibers ersetzend. Auch noch aus einem allgemeinen Grund ist diese vorderste Körperpartie die geeignetste für ein pulsierendes Gefäß: sie

ragt frei aus der Röhre hervor, und auch, wenn sie sich, Schutz suchend, in dieselbe zurückzieht, liegt sie immerhin im vordersten, weitesten Röhrenbezirk. Und schließlich ist es noch die Lokalisation des Kiemenapparates auf die vordersten Körpersegmente, welche offenbar eine große Anziehungskraft auf das Zentralorgan des Kreislaufsystems ausgeübt hat.

Was die Verlagerung des Rückengefäßes in Form des Subintestinalen unter den Darm betrifft, so ist das augenscheinlich eine Folge des Schutzbedürfnisses einerseits, vielleicht des Röhrendruckes andererseits. Das Gefäß ist zweifelsohne unter dem Darm, in der Leibeshöhle, besser geborgen als über dem Darm, wo es direkt unter die exponierte Körperwand zu liegen käme.

D. Belege aus der MEYERSchen Arbeit (1887) für die intersegmentale bzw. septale Lage der Quergefäße.

MEYER beschreibt das Blutgefäßsystem nicht direkt, sondern macht bloß einzelne Bemerkungen im Anschluß an die Darstellung des Nephridialsystems, gibt aber gute Abbildungen.

„Hinter dem Diaphragma sind es metamere, intersegmentale Gefäßpaare, welche, quer über die neurale Längsmuskulatur, die hinteren Gänge und die Seitenlinie verlaufend, den Parapodial- und Nephridialgefäßen den Ursprung geben“ . . . . (p. 623 u. 624, bezieht sich auf *Lanice*).

„Dieses erste Dissepiment führt an seiner Vorderseite ein Paar vom Vas supraoesophageale entspringender Ringgefäße“ . . . . (p. 627, bezieht sich auf *Melinna*).

„Im ganzen hinteren Thorakalraume sind bei *Melinna* Nierenkammersepten vorhanden, welche sich von denjenigen bei *Amphitrite rubra* dadurch unterscheiden, daß sie mit ihrer ganzen Außenkante die betreffende Segmentgrenze genau einhalten und mit distalen, vom Vas ventrale zu den Blutbahnen des Darmkanals verlaufenden Ringgefäßen verbunden sind“ . . . . (p. 627).

„Bei *Polynnia* und *Lanice* liegen die lymphoiden Drüsen in entsprechender Weise an intersegmentalen Hautgefäßen, welche in Bezug auf ihren Verlauf die Lage der Außenkante jener Septen nachahmen“ (p. 644).

„Vor allem sind es die Kiemenvenen, welche infolge ihrer Beziehungen zu den Wimpertrichtern für die Gestaltung der letzteren eine Bedeutung haben; sie entstehen zusammen mit den

Oberlippen der vorderen Nephridialtrichter aus denselben intersegmentalen Peritonealzellengruppen wie diese. Es verdickt sich nämlich die freie Kante der faltenartigen Lippenanlage derart, daß ihre Zellen, welche sich strecken, der Länge nach sich zuerst in 2 Reihen anordnen, darauf weichen die beiden Peritonealblätter der Falte unter der Umbiegungskante, wo die vordere Lamelle in die hintere übergeht, auseinander und bilden zwischen sich einen Hohlraum, welcher das Lumen der in Entwicklung begriffenen Kiemenvene vorstellt. . . . Wie sich die Kommunikation der Kiemenvenen mit dem Vas ventrale herstellt, und wie die Kiemenarterien entstehen, muß ich vorläufig dahingestellt sein lassen“ (p. 657 und 658, bezieht sich auf die Entwicklung von *Polymnia nebulosa* MONT.).

„Die Darmkammersepten und bei *Melinna* auch die Nierenkammersepten erscheinen je als proximale und distale Rudimente von echten Dissepimenten; ihre Lage, ihr histologischer Bau und ihre ähnlichen Beziehungen zu metameren, distalen Ringgefäßen, welche auf den Segmentgrenzen vom Vas ventrale sich abzweigen, rechtfertigen eine derartige Deutung. Wenn wir ferner in Erwägung bringen, daß die bezeichneten Blutbahnen im Abdomen den Dissepimenten fest anliegen (und auf Grund anderweitiger Untersuchungen und theoretischer Betrachtungen möchte ich behaupten, daß das ursprüngliche Entstehen der ersteren durch den Bildungsmodus der intersegmentalen Scheidewände bedingt war), so dürften bis zu einem gewissen Grade auch die distalen Gefäßringe selbst, sowie die Kiemenarterien und -venen, die zusammengenommen jenen homolog sind, von einem früheren Vorhandensein typischer Dissepimente Zeugnis ablegen“ (p. 666).

„Wenn wir nun wie oben die Lage der distalen Gefäßringe an den Abdominalsepten von *Amphitrite variabilis*, wo sie an der Vorderseite und in der Nähe der parietalen Insertionslinie dieser Scheidewände verlaufen, also in der Ebene der Segmentgrenzen bleiben, als eine dem ursprünglichen Zustande sehr nahe kommende anerkennen wollen, so müßten die entsprechenden Gefäße im Vorderkörper der *Terebelloiden* sekundär nach vorn gerückt sein, wobei sie die vordere Dissepimentlamelle, von der ihre Wandungen her-

rühren, als Mesenterium mit sich zogen. Auf diese Weise könnte ein Vorrücken der Kiemen- oder der distalen Ringgefäße von den Zontgrenzen in das davorliegende Segment hinein das Entstehen der oberen Trichterlippen verursacht haben“ . . . (p. 668).

„Bei *Melinna* inserieren die Nierenkammersepten des hinteren Thorakalraumes mit ihrer ganzen Außenkante genau auf den Segmentgrenzen an der Leibeswand und werden von distalen Gefäßringen begleitet, welche vorn an der Basis dieser Doppelmembranen, und zwar an deren vorderer Oberfläche, hinten an deren medianer Kante verlaufen; somit erscheinen sie als distale Rudimente von echten Dissepimenten“ (p. 670 u. 671).

### E. Die Polycirriden

sind gefäßlos, sie haben nach MEYER (1887) ähnlich wie die Capitelliden eine „Hämolymphe“ (EISEG).

### Serpulimorpha.

Serpulimorpha { 16. Fam. Sabellariidae.  
17. Fam. Serpulidae.

#### A. Allgemeine auf das Blutgefäßsystem wirkende Organisationsverhältnisse.

a) Kiemenverhältnisse. Die exquisit tubikole Lebensweise, die hier ihren Höhepunkt erreicht, hat den gesamten Atmungsapparat ans orale Körperende gedrängt; hier umstellt er als Koptkiemenkranz die terminale Mundöffnung: Serpuliden, oder aber wird ersetzt durch 2 große laterale Tentakel: Sabellariiden. Die Kiemen haben in dieser Gruppe den mächtigsten Einfluß gewonnen auf das Blutgefäßsystem.

b) Cölomverhältnisse. Dissepimente und Mesenterien sind wohl überall erhalten. Der Körper ist biregional: Thorax und Abdomen. Im Vorderkörper kommt nur ein einziges Paar Exkretionsnephridien vor, deren Schleifen sich durch mehrere Segmente erstrecken, mit ihren distalen Enden sich median auf dem Rücken vereinigen und durch einen unpaaren, nach vorn gerichteten Ausführungsgang in der Nähe des vorderen Körperendes nach außen münden. Dann kommt eine Lücke, und in der Abdominal-

region beginnen die Genitalschläuche, regelmäßig in Paaren angeordnet.

c) Darmkanal. Kein protraktiler Rüssel. Bei einigen Genera ist der Darm gewunden: *Fabricia*, *Filograna*, *Spirorbis*, oder schraubig gewunden: *Spirographis*.

d) Parapodien 2-ästig, oberer Ast warzen-, unterer wulstförmig.

### B. Das Blutgefäßsystem der Serpuliden.

a) Ein kontraktiler Darmblutsinus umgibt den ganzen Darmkanal bis zum Beginn des Oesophagus, wo er übergeht in ein sehr kurzes, aber mächtiges Rückengefäß. Dazu wird oft der Vorderdarm noch von einem besonderen, dichten Netz kapillarer Blutbahnen umspinnen: *Myxicola*.

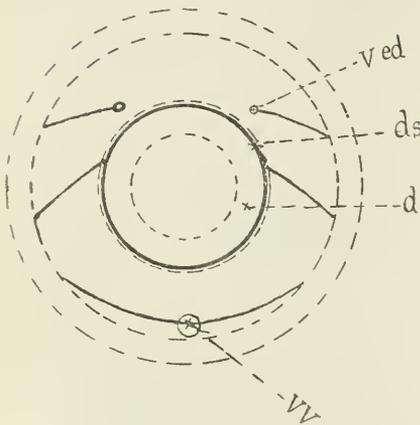


Fig. 10.

Fig. 10. Blutgefäßsystem von *Spirographis Spallanzanii*. Schema, nach JAQUETS (1886; Angaben).

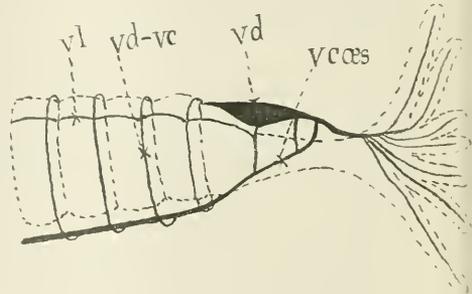


Fig. 11.

Fig. 11. Schema des Blutgefäßsystems der Serpulimorphen.

b) Dieses Rückengefäß gabelt sich hinter dem Gehirn, und die beiden Gabeläste ziehen sich seitlich, mehrere Segmente durchziehend, neuralwärts, um medio-ventral zur Bildung des Bauchgefäßes zu konfluieren. Nach JAQUET (1886) soll bei *Protula intestinum* das Rückengefäß als Subintestinaler unter den Darm verlagert sein, vom Herzen weg rückwärts. Oben geben die Circumoesophagealia nach vorn die beiden großen Gefäßstämme der Kopfkriemen ab, die sich in diese verzweigen. Jede Kiemenfeder beherbergt sonst in ihrer Schaftrinne ein zu- und ein ab-

führendes Gefäß, aber bei den Serpuliden wird jede Kiemenfeder von einem einzigen Gefäß durchzogen. Bei den Formen mit Thorakalmembran gibt das Rückengefäß auch ab intersegmentale, wie ich sie nennen will, *Dorso-membranacea* — MEYER nennt sie „paarige, metamere Gefäße der Thorakalmembran“ —. Diese Gefäße lösen sich in der Thorakalmembran in ein reich verzweigtes Gefäßnetz auf, dessen Verzweigungen terminale Ampullen tragen; diese pulsieren auch und treiben das Blut wieder durch dieselben Kanäle zurück. Solche mit Terminalampullen versehene Blindschläuche scheinen überhaupt in dieser Gruppe eine häufige Erscheinung zu sein. Man beobachtet sie auch in den Fiederchen der Kopfkümmen, im Halskragen und im Innern des Körpers. Ueberhaupt ist es nach MEYER eine für diese Würmer charakteristische Erscheinung, daß das Blut vielfach in denselben, selbst größeren, Gefäßen hin- und zurückfließen muß. Und noch ist darauf hinzuweisen, daß auch bei den Oligochäten solche Gefäßampullen sich finden, z. B. an den Nephridien der Lumbriciden.

c) Das Bauchgefäß durchzieht den ganzen Körper in gewöhnlicher Lage.

d) *Vasa lateralia* treten auch hier auf; sie stellen eigentlich bloß Längsverbindungen dar zwischen den *Dorso-ventrocommissuralia*, die sie in zwei Bogenstücke teilen. Sie verlaufen oberhalb der hämalen Chätopodien an der Außenseite der Längsmuskulatur des Rückens. Sie sind nur im Abdomen vorhanden bei *Amphigene* und *Myxicola*; für letztere kann ich die CLAPARÈDSche Angabe (1873) aus eigener Anschauung bestätigen. Ganz fehlen sie bei *Manayunkia* und *Haplobranchus* und nach BRUNOTTE bei *Branchiomma*.

e) *Commissuralia*. Das Rückengefäß gibt gewöhnlich 2 Paar „distaler Ringgefäße“ (MEYER, 1887) ab, welche sich bezw. auf der 1./2. und 2./3. Segmentgrenze in die *Circumoesophagealia* ergießen. Alle übrigen *Commissuralia* sind *Sino-ventrocommissuralia*: sie gehen vom *Sinus intestinalis* aus. Alle sind intersegmental und liegen in der Regel den *Dissepimenten* an. Die *Commissuralia* machen häufig vor ihrer Einmündung ins Bauchgefäß eine S-förmige Schleife, ein Verhalten, das für die Sabeln charakteristisch zu sein scheint. Bei *Manayunkia* und *Haplobranchus* fehlen im Vorderkörper die „distalen Ringgefäße“.

Anmerkung. Eine merkwürdige Notiz findet sich bei MEYER, 1857. Nachdem er sozusagen alle Gefäße angeführt hat — *Darmblutsinus*, *Dorsale*, *Commissuralia*, *Lateralia* — macht er

die Bemerkung: „Alle diese beschriebenen Blutbahnen haben fast immer alle kontraktile Wandungen.“ Ob da Commissuralia und Lateralia auch pulsieren? Für die Lateralia wäre es immerhin nicht etwas so sehr Besonderes: sie sind ja auch bei den Cirratuliden kontraktil.

### C. Das Blutgefäßsystem der Sabellariiden.

Paradigma: *Sabellaria alveolata*. Auszug aus MEYER, 1887.

Alle wichtigeren Gefäße der Serpuliden treffen wir auch hier, nur ist ihr Verhalten mit Bezug auf die einzelnen Körperabschnitte in mehrfacher Hinsicht ein ziemlich verschiedenes.

a) Der Darmsinus ist nur im Abdomen vorhanden und geht schon am hinteren Ende des 1. abdominalen Segments in das dicke (b) Rückengefäß über, welches in seinem Verlauf durch den Thorax allmählich dünner werdend, bis dicht an das Gehirn heranreicht und somit die Länge von 6 Somiten hat. Das Rückengefäß enthält einen wohlausgebildeten Herzkörper. Vorn gabelt es sich, und die beiden Aeste vereinigen sich medioventral wieder zur Bildung des Bauchgefäßes. Diese Verhältnisse, sowie die spezielle Vaskularisierung des Kopfes mit seinen Anhängen ist ganz ähnlich wie bei den Serpuliden.

b) „Das *Vas ventrale* hat im Thorax eine mediane, im Abdomen aber eine unsymmetrische Lage, indem es auf einer Seite neben dem einen der beiden weit auseinandergerückten Bauchstränge verläuft.“

c) „Die beiden *Vasa lateralia* sind bei *Sabellaria* stark entwickelt, verbinden jederseits die aufeinander folgenden Kiemenarterien, bevor dieselben in die betreffenden Kiemen eintreten, und stellen somit ein Paar arterielle, respiratorische Längsstämme vor; sie beginnen vorn an der 4./5. Segmentgrenze und setzen sich von dort ab durch das letzte Thorakalsomit und die ganze Abdominalregion weiter fort“; sie liegen der Innenseite der hämalen Längsmuskeln an.

d) „Die intersegmentalen Ringgefäße, welche, angefangen vom 2. Somite in allen Körpersegmenten vorhanden sind, bilden innerhalb der Rückenkiemen eine lange Schlinge, so daß die oberen Bogenstücke als Kiemenarterien und die unteren als Kiemenvenen erscheinen; vorn entspringen sie vom Rückengefäß und hinten vom Darmsinus, jedoch an diesem ziemlich weit unten . . . Die metameren Ringgefäße liefern nun auch die Gefäße für die Körperwand und die Disseimente, für die Nephri-

dien, Chätopodien, Bauchcirren und die Bauchschilde; von ihnen sind die Kiemenvenen im 3.—5. Thorakalsegmente stark gewunden, alle übrigen aber an der Vorderseite der resp. Dissepimente angeheftet.

Die sehr spezialisierten Gefäßverhältnisse im 1. Segment interessieren uns hier nicht.

#### D. Theoretische Betrachtungen.

Der Einfluß der tubikolen Lebensweise auf die Organe, insbesondere auf das Blutgefäßsystem erreicht bei den Serpulimorphen sein Maximum. Der Darmblutsinus greift hier am weitesten nach vorn, und das Rückengefäß ist in seiner Länge auf ein Minimum reduziert. Augenscheinlich sind dafür dieselben Faktoren — namentlich Röhrenbau und, damit zusammenhängend, Konzentration der Kiemen auf den Kopfkienenkranz — verantwortlich zu machen, wie ich sie für die Serpuliden angegeben habe, nur haben sie hier noch, entsprechend ihrer vollkommeneren Ausbildung, einschneidender gewirkt.

### V. Oligochäten.

#### Oligochäten.

##### 1. Fam. Aeolosomatidae.

Bei den meisten ist vorhanden ein Darmgefäßnetz, seltener kommt vor ein Darmblutsinus. Das Darmgefäßnetz bzw. der Darmblutsinus geht vorn in der Oesophagealregion in ein pulsierendes, dicht dem Oesophagus aufliegendes Rückengefäß über, das sich unter dem Gehirnganglion in 2 Aeste gabelt, die sich um den Darm herum krümmen, um medio-ventral zur Bildung des Bauchgefäßes zu konfluieren.

Im Rückengefäß von *Aeolosoma quaternarium*, und auch von anderen Arten wurde solches beschrieben, fand VEJDOVSKY zellige Gebilde, bestehend aus rundlichen, gruppenartig angeordneten Körperchen, welche an der Rückenwandung des Gefäßes in einer Reihe sitzen (VEJD., 1884).

Verdoppelung hat EHRENBERG<sup>1)</sup> angegeben 1828 bei *Aeolosoma decorum*.

1) G. CH. EHRENBERG, Symbolae phys. seu icones et descriptiones animalium evertebr., Decas I, Berolini 1828.

Ein Bauchgefäß ist stets vorhanden und verläuft nach BEDDARD (1895) ganz frei in der Leibeshöhle, auf seinem Verlaufe zahlreiche, oft unregelmäßig abgehende Seitenäste in die Wandungen des Magendarmes abgebend, die dort das Darmgefäßnetz bilden. Blut farblos.

#### Zusammenfassung.

An Gefäßen kommen vor:

Ein Darmgefäßnetz, seltener ein Darmblutsinus, der vorn in der Oesophagealregion übergeht in ein gesondertes pulsierendes Rückengefäß. Dieses gabelt sich unter dem Gehirnganglion, und die beiden Aeste, sich um den Darm herumkrümmend, konfluieren medio-ventral zur Bildung des Bauchgefäßes.

Commissuralia finden sich noch nicht.

Blut farblos.

#### 2. Fam. Naididae.

Es ist vorhanden ein Darmblutsinus oder ein Darmgefäßnetz.

Bezüglich des Verhaltens des übrigen Blutgefäßsystems zerfallen sie in 2 Gruppen:

I. Gruppe. Paradigma: *Dero vaga* LEIDY. Da sind die Verhältnisse ähnlich wie bei *Aeolosoma*; nur in den vordersten Segmenten, zuweilen nur in einem: *Chaetogaster* und *Pristina equiseti*, finden sich je ein Paar Dorso-ventrocommissuralia. Diese Reduktion der Commissuralia, wie wir sie fast bei allen Naididen treffen, mit Ausnahme von *Nais josinae* VEJD., ist nach BEDDARD (1895) ein sekundäres Verhalten, da nach einer Beobachtung BURNES an den Embryonen von *Uncinai littoralis* noch in jedem Segment ein Paar Commissuralia sich findet. Danach stände *Nais josinae*, die einzige Form mit permanent erhaltenen Commissuralia in jedem Segment, den ursprünglichen Naiden am nächsten.

Bei *Dero* OKEN verläuft das Rückengefäß vom Magen weg frei nach vorn (VEJD., 1884); im hinteren Körperabschnitt ist es auf die Ventralseite des Darmes unmittelbar in die Nähe des Bauchgefäßes disloziert.

II. Gruppe. Einziges Beispiel: *Nais josinae* VEJD. Da sind die Verhältnisse ähnlich wie bei den Tubificiden. In allen Körpersegmenten findet sich je ein Paar Dorso-ventrocommissuralia („perienteric arches“, BEDDARD, 1895).

Bei *Nais josinae* VEJD. entsendet das sich nach vorn verjüngende Rückengefäß in den ersten 5 Segmenten ganz unregelmäßig feine Seitenäste, die, untereinander anastomosierend, ein feines Gefäßnetz bilden (VEJD., 1884).

Bei den meisten Arten existiert ein gesondertes Rückengefäß nur in der vordersten Körperpartie; hinten taucht es ein in den Plexus bezw. Sinus intestinalis. Nur bei wenigen Gattungen, wie *Nais*, *Ophidonais* etc., erstreckt es sich über die ganze Körperlänge.

Bei *Uncinaiis uncinata* OERST. verläßt das Rückengefäß im 5. Segment den Darm, steigt zur Körperwand empor und zieht dann nach vorn, segmental je ein Paar Seitenäste abgebend, die ein reich verzweigtes Hautgefäßnetz bilden (BRETSCHER, 1899).

Das Bauchgefäß durchzieht den ganzen Körper. Es teilt sich im 4. Rumpfsegment in 2 Seitenäste, die, den Darm schräg vorwärts umgreifend, vorn oben zur Bildung des Rückengefäßes konfluieren.

Die Dorso-ventralverbindung in den vordersten Segmenten bildet ein Hauptcharakteristikum für die Systematik, speziell für die Speciesenteilung. Bald sind diese Commissuralgefäße einfach und symmetrisch (*Naidium*, *Pristina*), bald unregelmäßig und verästelt (*Bohemilla*, *Ophidonais*), bald lösen sie sich in ein unregelmäßiges, aber zierliches Gefäßnetz auf, welches namentlich für *Nais josinae* VEJD. höchst charakteristisch ist; es findet sich aber auch bei anderen, z. B. *Paranais naidina* BRETSCHER.

*Pericorda*. Bei *Nais josinae* VEJD. bilden die Commissuralia nach BEDDARD (1895) „veritable hearts“ und liegen in der Mitte der genannten Segmente. Bei *Chaetogaster limnaei* K. BAER sollen die Commissuralia im Oesophagussegment herztartig angeschwollen sein. Bei *Dero* sind nach BEDDARD (1895) eine Anzahl, gewöhnlich 4, der vorderen Commissuralia kontraktile („hearts“). *Dero furcata* OKEN hat nach BRETSCHER (1895/96) 5 Paar „kontraktiler Herzen“, *Dero perrieri* BOUSFIELD 3—5 Paar „Seitenherzen“. Bei *Pristina leydigi* FRANK SMITH: „je ein Paar kontraktile Transversalgefäße verbinden das Rücken- und Bauchgefäß im 3.—7. Segment“ (MCHLSN., 1900).

*Commissuralia* (Fortsetzung). Bei *Naidium* sollen die Commissuralia im Gegensatz zu *Pristina* „dicht vor“ den Dissepimenten entspringen, dann aber nicht auf dem kürzesten Wege zum Bauchgefäß gehen, sondern links und rechts der Leibes-

wand entlang ziehen, um vorn in den Segmenten ins Bauchgefäß zu münden.

**Besonderheiten.** Bei Amphichaeta fehlen Transversalgefäße, und die Nephridien sind mit dem Bauchgefäß verwachsen, ohne Anteseptale. Bei Chaetogaster chrystallinus VEJD. sind die Blutgefäße der Pharyngealregion verkümmert oder ganz verschwunden (VEJD., 1884), und medio-ventral tritt ein Längsgefäß des Darmgefäßplexus besonders hervor und imponiert als Vas subintestinale (von LEYDIG entdeckt und von BÜLOW auch bei Lumbriculus nachgewiesen).

Blut farblos oder gelb.

### Zusammenfassung.

Darmgefäßplexus, seltener Darmblutsinus.

Meist ist auch hier das gesonderte kontraktile Rückengefäß beschränkt auf die vordere Körperpartie, indem es hinten in den Darmgefäßplexus bezw. Darmblutsinus eintaucht; bei einigen erstreckt es sich über die ganze Körperlänge.

Das Bauchgefäß gabelt sich vorn, und die beiden Aeste, den Darm umgreifend, konfluieren medio-dorsal zur Bildung des Rückengefäßes.

So weit sind die Verhältnisse ähnlich wie bei den Aeolosomatidae. Nun kommen hier noch neu hinzu:

die Commissuralgefäße (Vasa dorso-ventrocommissuralia), je ein Paar pro Segment, offenbar intersegmental und auch mit den Dissepimenten in Beziehung stehend. Meist sind sie hier, wahrscheinlich sekundär, beschränkt auf die vordere Körperpartie (Ausnahme Nais josinae VEJD.). Bei einigen sind eine Anzahl Commissuralia, 3—7 Paar, pericordal entwickelt.

Blut farblos oder gelb.

### 3. Fam. Tubificidae.

Hier ist das Blutgefäßsystem komplizierter als bei den Naididen und auch als bei den Lumbriculiden, und erinnert in manchen Beziehungen an das der Lumbriciden.

Darmgefäßplexus. Darmblutsinus?

Kontraktiles Rückengefäß durchzieht, auf dem Darm liegend, den Körper von vorn nach hinten. Bei Branchiura liegt das Rückengefäß nur vorn bis zum 10. Segment auf dem Darm,

von da weg nach hinten ist es disloziert unter den Darm neben das Bauchgefäß.

Das Bauchgefäß ist überall vorhanden und nach BEDDARD (1895) überall frei vom Darmkanal. „It is (apparently always) non contractile“ (BEDDARD, 1895). Bei *Telmatodrilus* ist nach BEDDARD (1895) das Bauchgefäß neben das Rückengefäß disloziert.

Hier tritt zum ersten Mal auf ein zweites, medio-dorsales Längsgefäß, ein *Vas supraintestinale*. Es ist beschränkt auf die Oesophagealregion, verläuft unter dem Peritoneum direkt dem Oesophagus aufliegend, und vorn und hinten verstreicht es. BEDDARD (1895) vergleicht es mit dem Extraoesophageale der Lumbriciden, doch ist zu betonen, daß dieses letztere nicht medio-dorsal, sondern lateral auf dem Darm verläuft und paarig ist. Dieses *Supraintestinale* ist für mehr als die Hälfte der Genera dieser Familie konstatiert, ausdrücklich als fehlend bezeichnet es BEDDARD (1895) nur für *Ilyodrilus*. Es soll vorkommen bei *Bothrioneurum*, *Limnodrilus*, *Clitellio*, *Tubifex*, *Lophochaeta*, *Psammoryctes*, *Branchiura*, *Phreodrilus*.

Auf Grund von STOLCS Zeichnungen — *Lophochaeta* und *Bothrioneurum* —, die BEDDARD (1895) kopiert hat auf p. 241, und auf die er sich stützt, muß ich dieses *Vas supraintestinale* der Tubificiden etwa so beschreiben: In der Region des 6., 7., 8. und 9. Segmentes entfernt sich das Rückengefäß vom Darm, dem es hinten überall eng aufliegt, und spaltet etwa im 9. Segment einen Ast ab, der nun an Stelle des eigentlichen Rückengefäßes, das etwas höher oben durchgeht, den Darm, ihm dicht aufliegend, begleitet. Dieser vom Rückengefäß abgespaltene Längsast, der sich auf diese wenigen Segmente beschränkt, hinten noch zusammenhängt mit dem Stammgefäß, vorn aber verstreicht und also, medio-dorsal dem Darm eng aufliegend, parallel unter dem Rückengefäß durchverläuft, das ist das *Vas supraintestinale* der Tubificiden.

Außer dem *Supraintestinale* tritt in dieser Familie auch auf ein *Vas subintestinale*, und zwar stehen diese Gefäße in der Beziehung zueinander, daß bei all den Formen, die das letztere aufweisen, auch ersteres auftritt. Nach derselben Zeichnung in BEDDARD (1895) ist dieses *Subintestinale* entsprechend dem *Supraintestinale* zu charakterisieren als ein zweites medio-ventrales Längsgefäß, das, soweit das Bauchgefäß durch Wegtreten vom Darm ihm Raum läßt, unmittelbar auf dem Darm verläuft.

BEDDARD (1895) vergleicht dieses „subintestinal vessel“ mit PERRIERS und BOURNES „intestino-tegumentary vessel“ und BEN-

HAMS „lateral longitudinal vessels“, doch ist hervorzuheben, daß diese letzteren meine Extraoesophagealia bezeichnen, also seitlich zu beiden Seiten längs des Oesophagus verlaufen und paarig sind.

Dieses Subintestinale scheint auf die Tubificiden beschränkt zu sein, kommt übrigens auch hier nicht bei allen Genera vor. Konstatiert ist es bloß bei *Bothrioneurum*, *Lophochaeta*, *Tubifex*, *Psammorectes*, *Limnodrilus*.

*Vasa commissuralia* finden sich in jedem Körpersegment ein Paar. Davon sind einige in einer Anzahl aufeinander folgender vorderer Segmente ausgebildet als *Pericorda*. Bei *Telmatodrilus* sind 5 Paar Commissuralgefäße pericordal entwickelt, und zwar sind sie hier ausnahmsweise wenig erweitert, besonders die vorderen, nach hinten successiv mehr, bloß kontraktil. Auch bei *Ilyodrilus* sind sie nicht aufgetrieben, bloß kontraktil. *Branchiura* hat ebenfalls 5 Paar *Pericorda*. Alle übrigen haben nur 1 oder 2 Paar *Pericorda*, und zwar *Supraintestino-pericorda* im 8. und 9. Segment bezw. in einem von beiden — 1 bei *Tubifex* und *Lophochaeta*, 2 bei *Limnodrilus* und *Bothrioneurum* —. Diese *Supraintestino-pericorda* entsprechen augenscheinlich den „intestinal hearts“ der terrikolen Oligochäten (*Pontodrilus* etc.). Bei *Branchiura* findet sich im 8. Segment außer dem *Dorso-ventrocommissurale* noch ein *Supraintestino-ventrocommissurale*. Nach *BEDDARD* sind hier alle *Dorso-ventrocommissuralia* kontraktil, aber nur etwa 3 Paar sind aufgetrieben.

#### Zusammenfassung.

Darmgefäßplexus	} auch hier vorhanden.
Rückengefäß	
Bauchgefäß	

*Commissuralia* finden sich in allen Segmenten je ein Paar.

Neu tritt auf bei den meisten Formen ein *Vas supraintestinale* und ein *Vas subintestinale*. *Pericorda* kommen allgemein vor in den vorderen Segmenten, meist 1 oder 2 Paare, seltener mehr, etwa 5, und ganz selten (*Branchiura*) sind alle *Commissuralia* kontraktil. Die mit einem *Supraintestinale* ausgestatteten Formen haben *Supraintestino-pericorda*.

#### 4. Fam. Lumbriculidae.

Darmgefäßplexus.

Das Rückengefäß ist mächtig pulsierend, dicht dem Darm aufliegend und mit Chloragogen überkleidet. Bei *Stylodrilus*

gabretae VEJD. bildet das Rückengefäß im 6. und 7. Segment je eine „herzartige“ Anschwellung. Auch im 1. und 2. Segment von Rhynchelmis finden sich am Rückengefäß solche ampullenartige Anschwellungen.

Das Bauchgefäß ist, wohl überall, vorhanden. Bei einigen ist es streckenweise doppelt, und zwar liegen die beiden Hälften nebeneinander, so bei Rhynchelmis in den ersten 5 Segmenten, Sutroa rostrata EISEN in den ersten 8 Segmenten, Sutroa alpestris in den ersten 6 Segmenten.

Die Commissuralia und Blindsäcke. Das Rückengefäß zeigt meist in jedem der mittleren und hinteren Körpersegmente je 2 Paar — auch etwa nur 1 oder mehr als 2 Paar — mehr oder weniger verästelte oder einfache, kontraktile Blindsäcke, die charakteristisch sind für diese Familie. Diese Blindsäcke zeigen rhythmische Pulsationen wie das Rückengefäß, und zwar so, daß eine Systole des rechten Blindsackes einer Diastole des entsprechenden linken entspricht, und die Kontraktionen je zweier folgender Paare alternieren auch. Am lebenden Tier, z. B. Lumbriculus variegatus, sieht man schon von außen das zierliche Spiel dieser wechselnden Pulsationen.

Bei Lumbriculus variegatus gibt es vom 8. Segment an nach hinten in jedem Segment ein Paar, nach VEJDovsky (1884) „präseptaler“, unverästelter Dorso-ventrocommissuralia, „die dicht vor den hinteren Dissepimenten der betreffenden Segmente aus dem Rückengefäß entspringen“ (VEJD., 1884). Vom 17. Segment an bis ans hintere Körperende fehlen diese Commissuralia gänzlich. Mit dem 13. Segment beginnen nach hinten immer mehr sich verästelnde, kurze Blindsäcke des Rückengefäßes — je ein Paar pro Segment —, die durch kontraktile Fasern an die Leibeswandung befestigt sind. Diese Blindsäcke pulsieren intensiv und sind wohl als Reservoir der durch das Rückengefäß zur Zirkulation bestimmten Blutflüssigkeit zu betrachten. Mit entsprechenden Modifikationen wiederholt sich derselbe Typus des Gefäßsystems bei allen Lumbriculiden (nach VEJD., 1884, p. 116; VEJD. gibt auch gute Abbildungen).

Bei Rhynchelmis gibt es in jedem Segment ein Paar Dorso-ventrocommissuralia, und vom 7. Segment an kommen dazu noch 6—8 Paare — pro Segment eines — verzweigte Rückengefäßblindsäcke. An geschlechtsreifen Tieren treten besondere Gefäße auf zur Ernährung der Gonaden.

Trichodrilus und Stylodrilus haben keine Rücken-

gefäßblindsäcke, dafür *Trichodrilus* 2—5 Paar „contractile perigastric branches“ (BEDDARD, 1895), also *Pericorda* vermutlich, und *Stylodrilus* ein zweites Paar Dorso-ventrocommisuralia in jedem Segment: ein Paar „dicht hinter“ den vorderen Dissepimenten und ein zweites Paar „vor“ den hinteren Dissepimenten (nach VEJD., 1884). *Stylodrilus gabretae* VEJD. soll im 6. und 7. Segment auch *Pericorda* haben.

Bei *Claparèdeilla* findet sich nach VEJD. (1884) in jedem Segment des Mittel- und Hinterkörpers „dicht hinter“ dem vorderen Dissepiment ein Paar Dorso-ventrocommisuralia, und in der Segmentmitte dieser Körperabschnitte je ein Paar fiederige, verzweigte Rückengefäßblindsäcke; dazu tritt hier noch etwas Neues auf: auch die Commisuralia tragen pulsierende Blindsäcke. Bei *Claparèdeilla meridionalis* nämlich schwellen die Commisuralia vor ihrer Mündung in das Bauchgefäß an, und aus dieser Anschwellung zweigen sich 3—4 mächtig pulsierende Blindschläuche ab, die quastenartig in die Leibeshöhle hineinragen. VEJDOVSKY faßt sie auch auf als Blutreservoir.

*Sutroa* zeigt im Vorderkörper bis zum 6. oder 7. Segment je ein Paar, von da an je 2 Paar Dorso-ventrocommisuralia; und die vom 8. Segment an sind sämtlich mit 2 Zeilen Blindsäcken besetzt.

#### Zusammenfassung.

Darmgefäßplexus	} wie bei vorigen.
Rückengefäß	
Bauchgefäß	

Das Bauchgefäß soll bei einigen vorn doppelt sein.

Dorso-ventrocommisuralia finden sich im allgemeinen je ein Paar pro Segment „dicht hinter“ dem vorderen Dissepiment; *Stylodrilus* und *Sutroa* vom 8. Segment an besitzen deren 2 Paar, das zweite vor dem hinteren Dissepiment.

Mit Ausnahme von *Trichodrilus* und *Stylodrilus* scheinen *Pericorda* zu fehlen.

Neu und charakteristisch für die Familie treten hier auf die pulsierenden und meist verzweigten Gefäßblindsäcke; besonders am Rückengefäß und zwar paarig: 1, 2 und mehr Paare pro Segment. Nur *Trichodrilus* und *Stylodrilus*, die mit *Pericorda* ausgestattet sind, haben keine solchen Rückengefäßblindsäcke. Diese beiden Bildungen scheinen sich also gegenseitig zu ersetzen.

Bei Claparèdeilla und Sutroa kommen auch an den Commissuralia pulsierende Blindsäcke vor.

#### 5. Fam. Enchyträiden.

Das Blutgefäßsystem ist sehr einfach und erinnert in manchen Beziehungen an das der Aeolosomatiden.

Hinten ist ein Darmblutsinus vorhanden, und im Vorderkörper ein aus demselben entspringendes Rückengefäß, das oft einen Herzkörper besitzt (!). Die Lage der Ursprungsstelle des Rückengefäßes aus dem Darmblutsinus ist systematisch verwertet worden. Bei einigen sind „herzartige“ Anschwellungen konstatiert worden am Rückengefäß. Auch Chloragogen ist ausgebildet.

Das Bauchgefäß ist überall vorhanden.

Dorsale und Ventrale sind nur im Vorderkörper durch wenige, meist 3 Paar, Commissuralia verbunden, von denen einige pericordal entwickelt sind, bei *Henlea leptodera* (nach VEJD., 1884) z. B. 2 Paar, im 7. und 8. Segment.

#### Zusammenfassung.

Blutgefäßsystem primitiv.

Hinten Darmblutsinus, vorn aus demselben entspringendes Rückengefäß.

Bauchgefäß vorhanden.

Im Vorderkörper wenige Paare (meist 3) Commissuralia, davon einige pericordal entwickelt.

Blut farblos, gelb bis rot.

#### 6. Fam. Alluroididae.

(Den Lumbriculiden nahestehend.)

Vermutlich Darmgefäßplexus.

Rückengefäß, Bauchgefäß und Commissuralgefäße vorhanden.

Gefäßblindsäcke fehlen.

#### 7. Fam. Haplotaxidae.

Darmgefäßplexus.

Dorsale und Ventrale in jedem Segment durch ein Paar Commissuralia verbunden.

BEDDARD (1895) spricht auch von „hearts“, sie seien „long, thin and much convoluted“.

*Haplotaxis gordioides* G. HARTM. (*Phreoryctes Menkeanus* HOFFMSTR.) hat ein sehr schön ausgebildetes Magendarmgefäßnetz, welches durch unpaare Anastomosen mit dem Rückengefäß kommuniziert (nach VEJD., 1884). Die „Gefäßschlingen“ sollen nur dem Bauchgefäß angehören und nicht mit dem Rückengefäß zusammenhängen, also dasselbe Verhalten wie in der hinteren Magen-darmregion der Chätogastriden.

Bei *Haplotaxis* ist nach CLAPARÈDE das Bauchgefäß kontraktile. Das ist die einzige mir bekannt gewordene positive Angabe von einem kontraktilen *Vas ventrale*.

#### 8. Fam. *Moniligastridae*.

Sehr gut untersucht wurde das Blutgefäßsystem von *Moniligaster grandis* durch A. G. BOURNE, 1894.

Darmgefäßplexus vermutlich.

Das Rückengefäß verläuft im dorsalen Mesenterium etwas über dem Darm. Distal des Gefäßes ist das Mesenterium resorbiert. Intersegmentale Klappen, wie bei *Megascolex coeruleus* (auch von A. G. BOURNE untersucht 1891), verhindern das Zurückströmen des Blutes, und solche Klappen gibt es auch am Ursprung der *Dorso-intestinalia*.

Das Rückengefäß ist stellenweise doppelt, bei *Moniligaster viridis* BEDD. im 11. Segment, ebenso bei *Moniligaster houteni* HORST.

Das Bauchgefäß hat keine Klappen (BOURNE, 1894).

Stets sind eine Anzahl *Pericordapaare* vorhanden, bei *Moniligaster grandis* 4 Paar in den Segmenten 6, 7, 8 und 9; die Lage der letzteren ist systematisch in weitgehendem Maße verwertet worden.

Bei *Desmogaster* findet sich eine Besonderheit: Die 2 letzten Paar *Pericorda*, in den Segmenten 10 und 11, scheinen doppelt zu sein. „The outer vessel is the larger, and is sinuous in its course; the inner vessel closely embraces the oesophagus. At its origin the outer vessel, which is the true heart communicates with the inner by a short branch. The inner vessel communicates above the oesophagus with its fellow of the opposite side, but has no direct communication with the dorsal vessel; the end in two lateral vessels, which run along the body-wall.“ BEDDARD 1895.

Bezüglich Verbindung der *Pericorda* macht BOURNE die interessante Angabe: „The hearts stand out well from the walls of

the oesophagus, but each is attached to the wall along its whole length by a double fold of mesentery.“ Ob diese Verbindung nicht wie bei den Lumbriciden an die Dissepimente geht?

Kein Vas supraintestinale und also auch kein Subintestinale.

Neu treten hier auf nach BOURNES Benennung „latero-longitudinal vessels“ (vide BOURNES Abbildungen auf Pl. XXV und Pl. XXVI), paarig, bei *Moniligaster grandis* von Segment 10 bis 5. Es sind selbständige Längsgefäße, die weit vom Darm weg (!) das Bauchgefäß begleiten. Im 9. Segment nehmen sie auf ein Paar „hearts“, die in diesem Segment zu den gewöhnlichen Pericorda hinzukommen, indem sie das Ursprungsästchen aus dem Dorsale mit diesen gemein haben und, einwärts liegend, dieselben begleiten als innere Pericorda. Ob diese „latero-longitudinal vessels“ losgelöste Extraoesophagealia sind oder vielleicht etwas zu tun haben mit den Vasa lateralia der Polychäten, ist natürlich schwer zu sagen; vielleicht handelt es sich um Bildungen eigener Art.

Zum ersten Male tritt hier auf ein Vas subneurale, wenigstens vom 14. Segment an nach hinten, vorn fehlt es. Sein Blut gibt es ab in einen der hinteren Aeste der „latero-longitudinal vessels“.

Extraneuralia fehlen noch.

#### Zusammenfassung.

In dieser ersten Familie der terrikolen Oligochäten stellt das Blutgefäßsystem einen höheren Typus dar.

Darmgefäßplexus.

Das Rückengefäß verläuft im proximal erhaltenen, distal resorbierten dorsalen Mesenterium. Es hat Klappen und ist in seltenen Fällen stellenweise doppelt.

Bauchgefäß vorhanden.

Stets sind im Vorderkörper eine Anzahl Pericorda-Paare vorhanden. Zu den gewöhnlichen Pericorda kommen bei *Moniligaster* und *Desmogaster* in ein oder 2 der hintersten Pericordalsegmente noch innere Pericorda.

Dorso-ventrocommisuralia fehlen.

Neu tritt auf ein Paar „latero-longitudinal vessels“, die schwer mit etwas anderem zu vergleichen sind, und ein Vas subneurale.

Extraneuralia sind noch nicht da.

## 9. Fam. Megascolecidae.

In dieser Familie ist das Blutgefäßsystem noch sehr wenig bekannt. Genauer ist es beschrieben nur von folgenden Formen:

Megascolex coeruleus TEMPLETON durch BOURNE, 1891,

Megascolides australis durch SPENCER, 1888,

Pontodrilus durch EDM. PERRIER, 1881,

Diplocardia H. GARMAN durch SMITH und BARETT, 1903.

Außerdem finden sich Angaben besonders bei BEDDARD, 1895.

Im allgemeinen ist es nach demselben Plane gebaut wie bei den meisten terrikolen Oligochäten.

Darmgefäßplexus.

Das Rückengefäß zeigt das gewöhnliche Verhalten. Es finden sich Klappen an den septalen Durchtrittsstellen. Besonderheiten:

Das Dorsale ist eingeschlossen in ein „pericardium“ oder in einen „coelomic space“ (BEDDARD, 1895) bei *Deinodrilus benhami* und *Megascolides australis* MC COY.

Das Dorsale ist im 7. und 8. Segment erweitert bei *Megascolex coeruleus* TEMPLETON.

Verdoppelungen des Rückengefäßes — und zwar liegen die beiden Teilstämme nebeneinander — kommen vor, besonders bei den neuseeländischen Formen. Vollkommen doppelt von hinten nach vorn ist das Dorsale bei

*Octochaetus multiporus*

„ *thomasi*

„ *antarcticus*

„ *levis* F. V. HUTT.

*Deinodrilus* BEDD.

Doppelt, aber an den dissepimentalen Durchtrittsstellen vereint ist das Rückengefäß bei den neuseeländischen *Acanthodrilus*-species und bei einigen *Diplocardia*-arten — zum Teil doppelt bei einigen *Megascolex*- und *Megascolidesspecies* — nirgends doppelt, aber mit dorsalen Einfaltungen in gewissen Segmenten bei *Megascolex coeruleus* TEMPLETON.

Das Bauchgefäß zeigt das gewöhnliche Verhalten.

Das Vas supraintestinale der Tubificiden tritt hier wieder auf. In der Beschreibung von *Pontodrilus* gibt PERRIER (1881) davon folgende Charakteristik, die er durch ein gutes Bild illustriert (p. 215): „... un vaisseau dorso-intestinal ou sus-intestinal“ (vas supraintestinale) „situé immédiatement au-dessous du premier“ (du vaisseau dorsal) „et exactement appliqué sur

Intestin“. Er vergleicht es dann mit dem Vas typhlosolare anderer Terrikoler. Die Pericorda haben doppelten Ursprung bei dieser Form: ein Ast kommt aus dem Dorsale, der andere aus dem Supraintestinale. Es gibt 2 Paar solcher stark erweiterter Pericorda mit doppeltem Ursprung, nämlich im 12. und 13. Segment; aber davor gibt es noch eine Anzahl Commissuralia, die kontraktile sind, aber weniger stark aufgetrieben, also sind sie auch als Pericorda zu bezeichnen; sie entspringen nur aus dem Rückengefäß.

Von *Megascolex coeruleus* TEMPLETON beschreibt es BOURNE (1891) auf p. 59 folgendermaßen. Da tritt es vorn in Zweizahl auf, und die beiden Paralleläste verlaufen „closely adherent to the intestinal walls and widely separated side by side“ in den Segmenten 9—13. Beide sind verbunden durch je ein Paar von „commissural vessels“ in den Segmenten 10—13. „In segment 9 they lose themselves in the intestinal capillary network, and in segment 14 they join, and a very small median supra-intestinal vessel runs on into segment 16, where it bifurcates and joins the dorso-intestinal vessels of that segment.“ Gute Abbild. auf Pl. VIII. „It is not continued into the region of the intestine properly so called, there is consequently no typhlosolar trunk.“ Der vordere Teil dieses kompliziert verlaufenden Gefäßes entspricht wahrscheinlich den Extraoesophagealia der Lumbriciden.

Ein Vas subintestinale ist nicht vorhanden.

Commissural- und Pericordalverhältnisse. Nach BOURNE (1891) skizziere ich die Verhältnisse von *Megascolex coeruleus*, welche Form ich als Paradigma wähle.

Der Autor versteht unter dem Begriff „heart“ „all rhythmically contractile, circularly disposed vessels“. Diese „hearts“ entspringen entweder alle aus dem Dorsale: „lateral hearts“, oder einige nur aus diesem, andere aus dem Supraintestinale, letztere „intestinal hearts“, oder einige nur aus dem Dorsale, andere aus beiden, letztere „latero-intestinal hearts“. Bei *Megascolex coeruleus* gibt es im ganzen 8 Paar von „rhythmically contractile branches of the dorsal vessel“: die 3 vorderen Paare in den Segmenten 6, 7 und 8 sind gewöhnlich Pericorda, einfach aus dem Dorsale entspringend, die 5 hinteren Paare (das letzte im 13. Segment) haben den bekannten doppelten Ursprung. Vom 14. bis 16. Segment gibt es dann aber noch weitere „herzartige“ Commissuralgefäße, aber es fehlen ihnen die rhythmischen Kontraktionen, und es fehlt ihnen der den übrigen „hearts“ so konstante Ringmuskel am distalen Ende. BOURNE macht mit Recht in einer kleinen An-

merkung aufmerksam auf die Nutzlosigkeit, einfach die Zahl der Herzen zu zählen, ohne sich über deren morphologischen Charakter des näheren Rechenschaft zu geben, wie so viele Systematiker tun. Ueberhaupt zeigt die Pericordalform von vorn nach hinten meist eine progressive Entwicklung; falls es noch andere gibt als Pericorda mit einfachem Ursprung aus dem Dorsale, so sind das immer die hinteren.

Bei den anderen Genera dieser Familie sind die Verhältnisse ähnlich. Die Zahl der Pericorda wechselt; gewöhnlich sind 2, 3, 4, 5 Paare vorhanden. Die Lage der hintersten wird systematisch verwertet.

Vas extraintestinale (bei den Lumbriciden Vas extraoesophageale). Dieses tritt hier zum ersten Male auf. BOURNE (1891) beschreibt dieses paarige Gefäß von *Megascolex coeruleus* unter dem Namen „intestino-tegumentary vessels“, den er von PERRIER acceptiert. Er macht darauf aufmerksam, daß *Megascolex* solche in allen Segmenten aufweise und verwendet den Namen für die ganze Serie. Dann tritt er speziell ein auf die vorderen, seit PERRIER bekannten: „the main trunks of the anterior pair of intestino-tegumentary vessels run from the sides of the pharynx, lie freely in the body cavity in the region of the gizzard, and then gradually take up a more ventral position, passing to the inside of the hearts, without being connected with them, till they become adherent to the ventral wall of the oesophageal (calceiferous) glands“. Die hinteren „intestino-tegumentary vessels“ bilden keinen einheitlichen Längsstamm, sondern diskontinuierliche, ganz kurze Stücke, je eines pro Segment, und „lie closely adherent to the body wall just behind a septum“. Das innere Ende löst sich auf ins Darmgefäßnetz, das äußere ins Hautgefäßnetz.

Bei *Pontodrilus* liegen nach PERRIER (1881) p. 220 die Verhältnisse so: „Comme d'habitude, ces derniers“ (trons intestino-tégumentaires = unsere Extraoesophagealia) „sont d'abord étroitement accolés à l'intestin et à la face inférieure de celui-ci; mais à partir du quinzième anneau ils remontent graduellement sur les côtés en même temps qu'ils deviennent indépendants de la paroi intestinale; ils continuent cependant à en être très voisins, accompagnent le tube digestif jusqu'à la région buccale et demeurent enfermés avec lui dans le cercle formé par les dernières branches annulaires qui unissent le vaisseau dorsal au vaisseau ventral.“ — Dann hebt er hervor, daß es sich hier nicht um

eigentliche „trons intestino-tégumentaires“ handle, denn sie entspringen nicht dem Darmgefäßnetz, sondern dem Rückengefäß.

Von den Acanthodrilidae bemerkt BEDDARD, 1895, p. 520: . . . „There is often, perhaps always, a pair of lateral vessels running along the body-wall in the anterior segments; according to HORST these vessels arise from the dorsal vessel, instead of arising as do their homologues in Perichaeta from the oesophageal plexus.“ — Dazu gibt er auf p. 521 eine Zeichnung.

Bei der gut untersuchten Form *Megascolex coeruleus* TEMPLETON scheint sowohl das Subneurale als die Extranuralia zu fehlen, und sie sollen in dieser Familie bei den meisten Formen fehlen.

SMITH und BARETT haben 1903 untersucht *Diplocardia communis* GARMAN aus Illinois. Ich resumiere ihre Befunde: Hinter dem 2. Segment ist das Dorsale doppelt in jedem Segment. Von 9—14 gibt es ein distinktes Supraintestinale, welches vorn einmündet in den Gefäßplexus der Oesophagealwand. Ventrals ist vorhanden. Sub- und Extranuralia fehlen. Von 9—13 gibt es ein Paar „lateral-longitudinal vessels“, offenbar Extraoesophagealia. Paarige Dorso-pericorda finden sich in den Segmenten 5—9 und 3 Paar „dorso-intestinal hearts“ in Segment 10—12.

#### Zusammenfassung.

Darmgefäßplexus	}	vorhanden.
Rückengefäß		
Bauchgefäß		

Häufig ist das Rückengefäß komplett oder partiell verdoppelt. Vorhanden ist ein Vas supraintestinale, nicht aber ein Subintestinale.

Pericorda finden sich überall in mehreren Paaren und mit mannigfaltigen Formübergängen.

Ein Extraoesophageale ist vorhanden.

Subneurale und Extranuralia fehlen zumeist.

#### 10. Fam. Glossoscolecidae.

Darmgefäßplexus.

Das Rückengefäß ist auf längere Strecken doppelt, aber an den septalen Durchbruchsstellen stets einfach bei *Pontoscolex hawaiiensis* BEDD., (*Urochaeta* PERRIER), *Microchaetus* und *Homogaster* im Hinterkörper.

Bei *Pontoscolex* gabelt sich das Rückengefäß vor dem Gehirn, und die Aeste krümmen sich um den Darm herum, um medio-ventral zum Bauchgefäß zu konfluieren.

Das Bauchgefäß ist vorhanden.

Das *Vas suprainestinale* ist bei einigen vorhanden, aber meist fehlend. PERRIER (1881) betrachtet dieses *Suprainestinale* bei Formen ohne *Typhlosolis* als Repräsentant des *Vas typhlosolare* bei Formen mit *Typhlosolis*; bei *Pontoscolex* hat er nämlich beobachtet, wie das *Typhlosolare* allmählich ins *Suprainestinale* übergeht.

*Extraintestinalia*, oder vielleicht entsprechen sie den *Lateralia* der Polychäten, finden sich jedenfalls überall. Von *Pontoscolex* (*Urochaeta* PERRIER) beschreibt sie PERRIER 1874, p. 460, so: Es sind „deux troncs symétriques longitudinaux, courant de chaque côté de l'intestin un peu au-dessous de lui, depuis la naissance de la partie moniliforme de l'intestin jusqu'à l'extrémité antérieure du corps. Dans toute cette étendue les troncs sont libres de toute adhérence avec le tube digestif; ils lui envoient plusieurs branches, mais leur indépendance est toute aussi grande que celle des autres vaisseaux longitudinaux que nous venons de décrire. Par leur extrémité postérieure, au contraire, ils font en quelque sorte corps avec la paroi intestinale et semblent creusé dans son épaisseur; ils sont d'ailleurs d'abord situés à la partie inférieure de l'intestin et très rapprochés de la ligne médiane; mais peu à peu ils s'en écartent, remontent sur les côtés, et au point où finit le *typhlosolis* finissent par se confondre avec les anneaux vasculaires, qui entourent l'intestin et aboutissent au vaisseau dorsal.“ — Also vorn sind diese Gefäße frei, hinten in die Darmwand eingelassen. Bei *Pontoscolex* sehe man diese *Extraintestinalia* am Lebenden schon äußerlich, indem sie durch die Haut durchschimmern.

Ein *Vas subneurale* ist bei *Pontoscolex* vorhanden, ebenso bei *Hormogaster*. Ueberhaupt beginnen in dieser Familie *Subneurale* und *Extraneuralia* häufiger vorzukommen; vor allem sind sie allgemein in der zu den *Lumbriciden* hinüberführenden Subfamilie der *Criodrilineae*.

*Commissuralia* und *Pericorda*. Bei *Pontoscolex* (PERRIER, 1874) sind die *Dorso-ventrocommissuralia* hinter der *Pericordalregion* ersetzt durch *Dorso-subneurocommissuralia*, also dasselbe wie bei den *Lumbriciden*. Bei *Microchaeta rappi* BEDD. gibt es in den Segmenten 5–11 *Dorso-ventrocommissuralia*, deren

letzte 4 Paare sind nach BENHAM „larger than the others and have a moniliform appearance“. Die Pericordalverhältnisse sind gleich wie bei den Megascoleciden. Bei Pontoscolex liegen die Pericorda nach PERRIER (1881) „immédiament en arrière de la cloison 12/13“. Bei Pontoscolex bestehen die Pericorda aus 4 oder 5 Ampullen, und auch bei Microchaetus modestus sind sie rosenkranzförmig (MICHAELSEN, 1900). Aus der ausführlichen Beschreibung des Blutgefäßsystem von Hormogaster redii ROSA durch PITZORNO (1899) zitiere ich folgendes: Die Pericorda seien frei in der Leibeshöhle und nur mittelst Muskelbündel an den Oesophagus befestigt, allein aus der Abbildung ergibt sich, daß sie unmittelbar vor den Dissepimenten liegen. Die Dorso-ventro-commissuralia „nascono dal vaso dorsale immediatamente all'inanzi del sepimento ...“

#### Zusammenfassung.

Darmgefäßplexus	} vorhanden.
Rückengefäß	
Bauchgefäß	

Auch hier findet sich wenigstens auf längere Strecken bei einigen Verdoppelung des Dorsale.

Ein Vas suprainestinalis findet sich bei einigen, fehlt aber meist.

Pericordalverhältnisse wie bei voriger Familie.

Ein Vas subneurale tritt hier auf und bedingt das Erscheinen von Dorso-subneurocommissuralia hinter der Pericordalregion, also dieselben Verhältnisse wie bei den Lumbriciden.

Extraoesophagealia bzw. Extraintestinalia sind wohl meist vorhanden.

#### 11. Fam. Lumbricidae.

Spezielles siehe vorn, hier Resumé:

Darmgefäßplexus	} vorhanden.
Rückengefäß	
Bauchgefäß	

Von Verdoppelung des Rückengefäßes ist nichts bekannt.

Eine Anzahl Paare wurst- oder perlschnurförmiger Pericorda finden sich um den Oesophagus.

Ein Subneurale ist allgemein, und das bedingt, daß die Commissuralia Dorso-subneurocommissuralia sind, mit Ausnahme der Pericorda, die bleiben Dorso-ventropericorda.

Auch Extraneuralia finden sich.

Extraoesophagealia kommen überall vor.

Supra- und Subintestinale fehlen gänzlich.

## VI. Zusammenfassung.

### A. Zusammenfassung der Resultate bei den Lumbriciden.

- I. Das Blutgefäßsystem ist streng metamer. Die Längsgefäße durchziehen natürlich alle Segmente gleichmäßig, aber die Metamerie drückt sich aus in den Quergefäßen:
- a) Vasa dorso-intestinalia, je 2 Paar pro Segment, und zwar interseptal.
  - b) Vasa dorso-typhlosolaria, je 2--3 Paar pro Segment, und zwar interseptal.
  - c) Vasa ventro-intestinalia, je 3 Paar pro Segment, und zwar interseptal.
  - d) Vasa extraneuro-parietalia, je 1 Paar pro Segment, und zwar interseptal.
  - e) Vasa ventro-parietalia, je 1 Paar pro Segment, und zwar interseptal.
  - f) Vasa dorso-subneurocommissuralia, je 1 Paar pro Segment, und zwar postseptal,
  - g) Vasa dorso-extraintestino-subneurocommissuralia, je 1 Paar pro Segment, und zwar präseptal.
  - h) Pericorda, je 1 Paar pro Pericordalsegment, und zwar präseptal.

Selbstverständlich sind auch die Derivate (Gefäße 3., 4. Ordnung) aller dieser Gefäße 2. Ordnung ebenso typisch metamer angeordnet, ebenso die mehr untergeordneten Nebenäste der Hauptgefäße, wie Dorso-extraoesophageo-septale und dergl., das kann man am besten aus den Zeichnungen sehen.

Abweichungen in der Metamerie werden überhaupt nur dadurch bedingt, daß eben die betreffenden Organe nur in beschränkter Zahl, also auf bestimmte Segmente lokalisiert, vorkommen. Es betrifft das die Geschlechtsorgane natürlich,

aber eigentlich kann man das nicht als Störung der Metamerie betrachten. Die MORRENSCHEN Drüsen sind auch so lokalisierte Organe, aber ihre Versorgung übernehmen einfach die schon vorhandenen Dorso-intestinalia. Lokalisiert ist das ganze Dorso-extraoesophageale, aber alle seine Zweige sind streng metamer.

II. Ganz frei im Cölom verläuft kein einziges Gefäß, es sind alle Gefäße gebunden an folgende typische Stellen:

a) Mesenterien:

Vas dorsale,

Vasa dorso-typhlosolaria,

Vas typhlosolare,

Vas ventrale,

Vasa ventro-intestinalia,

Vas subneurale (die Extraneuralia dienen nur der Versorgung des Bauchmarks und haben mit dem allgemeinen Kreislauf nichts zu tun).

b) Septen:

Vasa dorso-subneurocommissuralia mit ihren Parietalia,

Vas ventro-parietale,

Vasa dorso-extraoesophageo-subneurocommissuralia mit ihren Parietalia,

Pericorda,

Ramus transversus posterior vasis dorso-extraoesoph.

c) Peritonealüberzüge von Darm- und Körperwand, also Cölothelien:

Vasa dorso-extraoesophagealia,

Vasa dorso-intestinalia,

Verzweigungen sämtlicher Commissuro-parietalia.

III. Die typischen Gefäßschichten der Körperwand sind subcölotheliale Grenzlamelle einerseits, subepidermale Grenzmembran andererseits, von ersterer gelaugen die Gefäße in letztere durch lauter den Muskelbündeln folgende Kapillaren.

IV. Außer den sub- (Vasa dorso-intestinalia) bzw. supracölothelial (Vas dorso-extraoesophageale) verlaufenden Gefäßen gibt es ein Darmgefäßnetz, welches sich ausbreitet in der subenterodermalen Grenzlamelle, also direkt unter dem Darmepithel, und die Versorgung desselben geschieht offenbar auch durch den Muskelzügen folgende Kapillaren. Also abgesehen von

queren Verbindungskapillaren, gibt es weder in der Ekto-pleura noch zwischen den beiden Darmmuskelschichten irgendwelche Gefäße. Gefäßschichten sind überhaupt nur die subepi- und subcölotheliale Grenzlamellen. Vergl. CARL CAMILLO SCHNEIDER, 1902.

- V. Kontraktile sind einzig das Vas dorsale und die Pericorda, das Vas ventrale ist nicht kontraktile. Vas dorsale plus Pericorda bilden den ins Blutgefäßsystem eingeschalteten Propulsionsapparat, ein primitives Herz.
- VI. Nephridialkreislauforgane. Es gibt zweierlei Gefäße: Vasa dorso-subneurocommissuro-parieto-nephridialia (werden in der Pericordalregion abgelöst durch Dorso-extræoesophageo-subneurocommissuro-parieto-nephridialia) und Vasa ventroparieto-nephridialia. Ueber ihre Zahl, Anordnung, Beziehung zueinander etc. siehe mein Spezialkapitel. Die Gefäßampullen an den Nephridien sind überall vorhanden, in allen Lebensaltern, in allen Körperregionen und an Exemplaren der verschiedensten Lokalitäten, sowohl bei Lumbricus als Allolobophora.
- VII. Versorgung der Geschlechtsorgane gemäß Beschreibung.
- VIII. Der Verlauf des Vas ventroparietale ist typisch septal ein Stück weit, nämlich bis zur septalen Durchbruchsstelle; von da an findet in einer für Lumbricus und Allolobophora etwas verschiedenen Weise Ablenkung statt, und das Gefäß verläuft in der das Nephridium umhüllenden Peritonealfalte weiter.
- IX. Die septo-ektosomatische Schnittlinie ist nicht eine für Gefäße besonders prädestinierte Stelle.
- X. Die Mesenterien sind proximalwärts ihrer Longitudinalgefäße überall erhalten, distalwärts überall resorbiert.
- XI. Das Vas extraoesophageale ist aus vergleichend-anatomischen und topographischen Gründen tatsächlich als ein solches zu betrachten.
- XII. Die Form der Pericorda ist nicht eine postmortale, überhaupt keine sekundäre Erscheinung, sondern intravital konstant und typisch für die Genera Lumbricus und Allolobophora.

B. Zusammenfassung der Resultate bei den Arenicoliden.

Auch hier ist das Blutgefäßsystem streng metamer, und es gilt davon genau dasselbe wie bei den Lumbriciden mit folgenden Abweichungen:

- I. Es tritt ein Paar neuer Längsgefäße auf: die Vasa lateralia, und ein Paar bloß in der Nephridialregion sich findende Subnephridialia, dazu ein unpaares Subintestinale. Das Extraoesophageale setzt sich als Extraintestinale auch auf den Mitteldarm fort ein Stück weit. Ein Subneurale fehlt aus Raumangel, denn das Bauchmark ist ganz in die Leibeshöhle eingelassen, dafür sind die Extraneuralia stärker entwickelt.
- II. Von den Quergefäßen sind infolge Auftretens der Parapodien die Dorso-subneurocommissuralia ersetzt durch Dorso-parapodialia und Ventro- bzw. Subintestino-parapodialia. Der Pericordalapparat ist stark reduziert und modifiziert.
- III. Alle Quergefäße sind streng intersegmental und verlaufen in den Regionen mit noch erhaltenen Dissepimenten diesen eng angeschmiegt wie bei den Lumbriciden, und auch in der Abdominalregion, wo die Dissepimente resorbiert sind, werden sie noch von spärlichen Dissepimentresten begleitet.
- IV. Die Nephridialversorgung geschieht hier etwas anders als bei den Oligochäten entsprechend den stark veränderten Cöloilverhältnissen. Siehe darüber den speziellen Teil. Ebenso haben die Gonaden, da sie selbst nicht permanent sind, auch keine permanenten Gefäße.

C. Allgemeine Zusammenfassung.

Zunächst will ich zusammenstellen die Gruppen, in denen ein Blutgefäßsystem fehlt; es betrifft das die folgenden:

- |   |   |                           |
|---|---|---------------------------|
| 1) die Aphroditidae mit Ausnahme der<br>Hermioninae und Polynoë | } | errante Poly-<br>chäten.  |
| 2) die Glyceridae   |   |                           |
| 3) die Capitellidae   | } | tubicole Poly-<br>chäten. |
| 4) die Polycirrinae aus der Familie der<br>Terebelliden         |   |                           |

Sodann will ich hier sämtliche bei den Chätopoden vorkommenden Gefäße der Reihe nach durchgehen und besonders hervorheben ihre Hauptcharaktere, ihre Lage und ihre Verbreitung. Besonders die Verbreitung wird uns dann auch Anhaltspunkte liefern für die phylogenetische Beurteilung der Gefäße, denn was überall vorkommt, wird, wenn nicht spezielle auf etwas anderes hinweisende Verhältnisse vorliegen, mit großer Wahrscheinlichkeit wohl als das Aeltere, das Ursprüngliche betrachtet werden dürfen, und was bloß lokal vorkommt bei einer größeren oder kleineren Gruppe, besonders etwa im Anschluß an andere Eigentümlichkeiten in der Organisation, das wird offenbar mit ebenso großer Wahrscheinlichkeit als das Jüngere betrachtet.

1. Darmgefäßplexus bzw. Darmblutsinus. Er liegt zwischen Darmepithel und Darmmuskulatur. Der Darmgefäßplexus bildet die Regel, der Darmblutsinus die Ausnahme, dieser findet sich

a) bei einigen niederen Oligochäten:

einigen Aeolosomatidae,  
einigen Naididen,  
allgemein bei den Enchyträiden;

b) bei den meisten Spioniden:

Ariciden,  
Chätopteriden,  
Anmochariden;

c) bei vielen Drilomorphen:

mittlere Darmpartie der Scalibregmiden,  
Flabelligeriden,  
Sternaspiden;

d) bei allen Terebelliformia;

e) bei allen Serpulimorphen, doch bei den Sabel-  
lariiden nur im Abdomen.

} tubicole  
Polychäten.

Sämtliche errante Polychäten und alle höheren Oligochäten haben einen Darmgefäßplexus.

2. Bauchgefäß. Es verläuft im neuralen Mesenterium, bald mehr dem Darm, bald mehr dem Bauchmark genähert, und durchzieht den Körper von vorn nach hinten. Es ist sowohl bezüglich Form als Vorkommen das konstanteste aller Gefäße und findet sich ausnahmslos bei allen Chätopoden, die überhaupt

ein Blutgefäßsystem besitzen. Modifikationen kommen nur in verschwindend wenig Fällen vor:

Bei einigen Lumbriculiden soll es vorn doppelt sein.

Bei Haplotaxis ist es nach CLAPARÈDE kontraktil.

Die Amphinomiden sollen nach PERRIER (1897) 3 Bauchgefäße besitzen, doch fehlen nähere Angaben.

Im Abdomen der Sabellariiden liegt es unsymmetrisch.

Das Bauchgefäß ist nicht kontraktil und führt das Blut von vorn nach hinten.

3. Rückengefäß. Es verläuft im hämalen Mesenterium, bald mehr dem Darm, bald mehr der Körperwand genähert, und durchzieht in der Regel bei den Formen mit Darmgefäßplexus den Körper von hinten nach vorn, bei den Formen mit Darmblutsinus ist es zumeist auf den Vorderkörper beschränkt, indem es mehr oder weniger weit vorn dem Darmblutsinus entspringt, der es im Hinterkörper ersetzt. Es ist das mächtigste aller Längsgefäße und fehlt nur ganz den Ammochariden, wo es auf ganzer Länge durch den Darmblutsinus ersetzt ist.

In einigen Fällen ist das Rückengefäß ganz oder teilweise doppelt, so bei

a) einigen terricolen Oligochätenfamilien:

bei den Moniligastriden stellenweise,

bei den Megascoleciden komplett oder partiell verdoppelt,

bei den Glossoscoleciden auf längere Strecken doppelt;

b) den höchsten erranten Polychäten: Euniciden und Amphinomiden.

Ein Herzkörper im Dorsale wurde konstatiert bei Ctenodriliden, Cirratuliden, Terebelloiden, Sabellariiden, Opheliiden, Flabelligeriden.

Das Rückengefäß ist stets kontraktil und führt das Blut von hinten nach vorn.

4. Commissuralia, Quergefäße und Pericorda. Nur in den allerprimitivsten Fällen fehlen solche, ursprünglich wohl nur den Aeolosomatiden. In diesem Fall gabelt sich vorn das Dorsale und die beiden Aeste krümmen sich um den Oesophagus herum, um medio-ventral zur Bildung des Ventrals zu konfluieren. Dieser Modus der Verbindung von Dorsale und Ventrals kann als der gewöhnliche bezeichnet werden, nur kommen dann bei fast allen übrigen noch pro Segment ein Paar vorn oder hinten am Dissepiment verlaufende Commissuralia hinzu. Bei allen Oligochäten mit Ausnahme der

Aeolosomatiden sind eine Anzahl der vorderen Commissuralia pericordal entwickelt, bei keinem Polychäten hingegen finden sich eigentliche Pericorda, aber Anklänge wohl bei einigen Drilomorphen: Opheliiden und Arenicoliden. Bei den mit Kiemen ausgerüsteten Polychäten sind in der Branchialregion die Dorso-ventrocommissuralia ersetzt durch ebenfalls an den Dissepimenten, bezw., wenn Dissepimente fehlen in den Segmentgrenzen verlaufende Dorso-branchialia und Ventro-branchialia. Auch wo Kiemen fehlen, kann dieser Ersatz stattfinden durch Dorso-parapodialia und Ventro-parapodialia bezw. bei fehlenden oder stark reduzierten Parapodien durch Dorso-parietalia und Ventro-parietalia.

So weit ist das Blutgefäßsystem sämtlichen Chätopoden gemeinsam, so weit ist es also wohl auch ursprünglich und charakteristisch für die Chätopodenorganisation: Darmblutsinus bezw. Darmgefäßplexus zwischen Darmepithel und Darmmuskulatur; Bauchgefäß im neuralen Mesenterium; Rückengefäß im hämalen Mesenterium, kontraktil; Commissuralia bezw. Dorso- und Ventro-branchialia an den Dissepimenten verlaufend, wovon einige vordere als Pericorda entwickelt sein können. — Was jetzt noch folgt, sind bloß lokal vorkommende Spezialgefäße.

5. Vas supra- und suboesophageale bezw. -intestinale. Das Supraintestinale ist ein medio-dorsal unter dem Vas dorsale dem Darm eng aufliegendes Längsgefäß; und das Subintestinale ist ein medio-ventral über dem Vas ventrale dem Darm eng aufliegendes Längsgefäß. Ein Supraintestinale allein findet sich bei einigen Glossoscoleciden.

Ein Subintestinale bezw. Suboesophageale allein trifft man

- a) bei einigen Sylliden (Syllis z. B.), ein Suboesophageale, vom Bauchgefäß abgehend,
- b) bei einigen Drilomorphen:
  - Opheliiden,
  - Scalibregmiden,
  - Flabelligeriden, da sind 2 parallele Subintestinalia im Bereich des eigentlichen Darmes;
- c) bei den Terebelliden ist vom Oesophagus an nach hinten das Dorsale ersetzt durch das Subintestinale.

Supraintestinale plus Subintestinale haben die meisten Tubificiden.

Supra- plus Suboesophageale finden wir bei den Cirratuliden und Terebelloiden, also den Terebelliformia.

6. Extraoesophageale. Dieses ist ein lateral am Oesophagus unter dem Peritoneum verlaufendes Längsgefäß. Es findet sich bei den

Glossoscoliden	} terricole Oligochäten,
Megascoleciden	
Lumbriciden	

Arenicoliden (arenicole Polychäten),

also kurz bei allen jenen Chätopoden, welche sich ihre Gänge graben, indem sie die Erde bzw. den Sand vor sich her verschlingen. Die Arenicoliden sind unter den Polychäten die einzigen, die diese Lebensweise führen; man konstatiert das leicht am Gestade des Meeres an den gewundenen Sandhäufchen, die als Exkremeute aus den Gängen an die Oberfläche gestoßen werden und überall die Arenicoliden mit größter Sicherheit verraten. Diese Beobachtung wirft auch Licht auf die in der Stratigraphie als „Lumbricarien“ bekannten „Wurmspuren“, die man bis dato nicht ordentlich zu deuten wußte: es sind einfach Exkremeute von Arenicoliden, und das ist eines der sichersten Kriterien für litorale Bildungen, denn Arenicoliden finden sich nur am Ufer.

Was die mit diesem Extraoesophageale ausgerüsteten Oligochäten betrifft, so muß ich dieses Extraoesophageale betrachten als Teil jenes Bohrmechanismus, den der ganze Körper jener terricolen Oligochäten darstellt, speziell dürfte das Bedürfnis nach reicherer Vaskularisation des beim Bohren die Hauptarbeit verrichtenden Vorderdarmes (Pharynx plus Oesophagus) der Anlaß für sein Auftreten gewesen sein. Tatsache ist jedenfalls, daß der Vorderkörper der terricolen Oligochäten nicht bloß durch Auftreten des Extraoesophageale ausgezeichnet ist vor dem Mittel- und Hinterkörper, sondern noch eine ganze Reihe anderer Erscheinungen treten daran auf; ich nenne einige der auffälligsten:

verdickte Dissepimente,	} mechanische Verstärkung des Vorderkörpers.
verdickte Muskelschichten,	
schief ausgespannte Muskelfasern, die den	
Darm besser an der Körperwand befestigen,	
verschobene (Desmogaster, Moniligaster) oder ganz geschwundene Dissepimente (Pheretina),	
Fehlen der Rückenporen auf den vordersten Segmenten: Festigkeitseinrichtung,	

Fehlen der vorderen Nephridien,  
 Fehlen der Borsten an den vordersten Segmenten,  
 reichere Versorgung mit Sinneszellen.

Ueberhaupt hat der Vorderkörper beim Bohren die Hauptarbeit zu leisten; er fungiert gleichsam mit seinem Prostomium als Spitze eines Rundbohrers, dessen Hohlkehle der Darm darstellt, und bedarf deshalb auch einer außergewöhnlichen Blutversorgung, welchem Bedürfnis das Extraoesophageale nachzukommen hat. Also das Extraoesophageale betrachte ich als ein typisches Beispiel eines Anpassungscharakters; dieses Gefäß war in der Chätopodenorganisation nicht vorgesehen.

7. Subneurale und Extraneurale. Das Subneurale ist ein medio-ventral dem Bauchmark aufliegendes unter dem Peritoneum verlaufendes Längsgefäß, welches durch Aufnahme der sonst ins Ventrals mündenden Commissuralia einen wesentlichen Anteil nimmt am ganzen Blutkreislauf. Die Extraneuralia begleiten das Bauchmark lateral, ebenfalls unter dem Peritoneum verlaufend, und dienen bloß der Vaskularisation des Bauchmarkes. Beide Gefäße finden sich besonders bei den höchsten Oligochäten, nämlich:

Das Subneurale tritt auf bei den Moniligastriden, die Extraneuralia noch nicht.

Den Megascoleciden fehlen meist beide.

Bei den Glossoscoleciden trifft man wieder allgemein das Subneurale; es zieht hier alle Commissuralia mit Ausnahme der Pericorda an sich.

Dasselbe Verhalten zeigen die Lumbriciden, nur treten bei diesen noch die Extraneuralia dazu.

Bei den Polychäten findet sich ein Subneurale niemals, es wäre auch keines möglich, da das Bauchmark bei ihnen überall in die Körperwand hineingesenkt ist, wohl aber finden sich die Extraneuralia, aber einzig bei den Nephthydae.

- 8 Sporadische Gefäße. Dazu gehören
- a) die Lateralia, dieselben verlaufen entweder an der proximalen Grenze der dorsalen Längsmuskulatur unter dem Peritoneum:
    - Opheliiden,
    - Arenicoliden,
    - wahrscheinlich auch Maldaniden und Sabellariiden;

oder aber sie sind eingeschaltet in die langen Dorso-branchialia (Terebelliden) oder Dorso-ventrocommissuralia (Serpuliden);

- b) die Dorso-lateralia der Cirratuliden, siehe spezieller Teil;
- c) das Subparietale der Euniciden, das die Kapillaren des reich entwickelten Hautgefäßnetzes auf ganzer Länge der dorsalen Medianen verbindet; es entspricht wahrscheinlich den Lateralia;
- d) die kontraktilen Dorso-subparietalia der Flabelligeriden, wahrscheinlich den Dorso-lateralia homolog;
- e) die „latero-longitudinal vessels“ der Moniligastriden; sie entsprechen vielleicht den Lateralia der Polychäten;
- f) die intersegmentalen Dorso-membranacea der Serpuliden mit Thorakalmembran, die sich in dieser Membran in ein Gefäßnetz auflösen mit terminalen pulsierenden (!) Ampullen.

Ich wende mich zu der Frage: welche Gefäße sind kontraktil? Da treffen wir die folgenden:

1. Darmblutsinus und Rückengefäß ganz allgemein.
2. Bei den Oligochäten kommen hinzu die Pericorda. Sie finden sich bei allen, mit Ausnahme der Aeolosomatiden, die überhaupt keine Commissuralia haben, und der Lumbriculiden, wo sie ersetzt sind durch die pulsierenden Blindsäcke des Dorsale. Interessant ist bei diesen, daß Trichodrilus und Stylo-drilus, denen Dorsalblindsäcke fehlen, wieder Pericorda aufweisen.
3. Die Pericordaleinrichtung der Arenicoliden.
4. Die pulsierenden Circumoesophagealia der Opheliiden.
5. Die pulsierenden Dorso-lateralia der Cirratuliden.
6. Bei den Euniciden entwickelt jedes Ventro-branchiale eine kontraktile V-förmige Ampulle.

Also im allgemeinen ist das Rückengefäß das Propulsationsorgan des Chätopodenblutgefäßsystems, aber dazu können noch die verschiedensten anderen Partien kontraktil entwickelt sein.

Schließlich stelle ich noch zusammen die Hauptfaktoren, welche außer dem Organisationsplan, wie sich in der Einzeluntersuchung ergeben hat, wesentlich einwirken auf die spezielle Gestalt des Blutgefäß-

systems bei den einzelnen Gruppen. Ich finde da die folgenden, nach ihrer Wichtigkeit geordnet:

1. Ueberhaupt die größere oder geringere Kompliziertheit der übrigen Organsysteme, denn das Blutgefäßsystem ist ein sehr abhängiges System. Die festsitzende Lebensweise z. B. veranlaßt überhaupt eine größere Vereinfachung des Körpers, also selbstverständlich auch des Blutgefäßsystems; oder: ganz kleine Formen sind überhaupt einfach, also ist auch ihr Blutgefäßsystem sehr primitiv oder ganz fehlend.
2. Beschaffenheit des Atmungsapparates: ob Kiemen vorhanden sind oder fehlen; ob Kiemen am ganzen Körper vorkommen, oder aber auf Mittel- oder besonders Vorderkörper beschränkt sind.
3. Ausbildung und Kammerung des Cöloms: ob Mesenterien, Dissepimente und Horizontallamellen vorhanden oder reduziert oder verschwunden sind; ob das Cölom geräumig oder eng; ob in Zonen eingeteilt (etwa durch Reduktion der Nephridien) oder nicht.
4. Ausbildung und Modifikationen des Darmkanals, besonders
  - a) Auftreten eines vorstülpbaren Rüssels: carnivore unter den erranten Polychäten.
  - b) Schlingenbildung des Darmes bedingt Dislokation des ganzen Blutgefäßsystems. (Amphicteniden, Flabelligeriden, Sternaspiden). Auch innerhalb der Oligochäten findet sich ein Fall von spiralförmigem Mitteldarm, nämlich bei *Plagiochaeta punctata* BENH. (Megascolecide).
  - c) Stärkeres Vaskularisationsbedürfnis des Oesophagus: Extraoesophageale der terricolen Oligochäten und der Arenicoliden.
5. Allgemeine Körperform: ob rund im Querschnitt oder abgeplattet: Eunicidae und Amphinomidae; die relative Segmentlänge, sehr lange Segmente erzeugen große Spannungen und die Gefäße werden von ihren Dissepimenten weggezehrt (von EDW. MEYER hervorgehoben 1887); Regionenbildung: Tubicole; Einstülpbarkeit des Vorderkörpers: Sternaspiden.
6. Vorhandensein oder Fehlen von Parapodien mit Cirren und Kiemen.

Literaturverzeichnis.

- 1901 ASHWORTH, J. H., The Anatomy of *Scalibregma inflatum* RATHKE. Quart. J. Micr. Sc., Vol. XLV.
- 1883 BEDDARD, FRANK EVERS, Note on some Earthworms from India. Ann. and Magaz. of Nat. Hist.
- 1883 — On the anatomy and histology of *Pleurochaeta Moseleyi*. Transact. of the Royal Society of Edinburgh, Vol. XXX.
- 1891 — On the structure of two new genera of Earthworms belonging to the Eudrilidae, and some remarks on *Nemertodrilus*. Quart. J. Micr. Sc., N. S., Vol. XXXII.
- 1895 — A Monograph of the Order of Oligochaeta, Oxford.
- 1891 BENHAM, W. B., The Nephridium of *Lumbricus* and its Blood Supply. Quart. J. Micr. Sc., Vol. XXXII, p. 293.
- 1896 — Archiannelida, Polychaeta and Myzostomaria in HARMER and SHIPLEY's Cambridge Natural History, p. 239 ff.
- 1900 BERGH, R. S., Beiträge zur vergleich. Histologie. II. Ueber den Bau der Gefäße bei den Anneliden. 2. Mitt., MERKEL u. BONNETS Anat. Hefte, Bd. XV, Heft 3.
- 1891 BOURNE, A. G., On *Megascolex coeruleus* TEMPL. from Ceylon, together with a Theory of the Course of the Blood in Earthworms. Quart. J. Micr. Sc., N. S., Vol. XXXII, p. 49.
- 1894 — *Moniligaster grandis*. Ebenda.
- 1902 BOURNE, G. C., Comparative Anatomy of Animals, London.
- 1896 BRETSCHER, K., Die Oligochäten von Zürich in der Revue Suisse de Zoologie, T. III, Fasc. 4, Genf.
- 1899 — Oligochätenfauna der Schweiz. Genf. Diss.
- 1873 CLAPARÈDE, ED., Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, T. 22.
- 1905 CLAUS u. GROBBEN, Lehrbuch der Zoologie, Marburg in Hessen.
- 1895/96 EISEN, GUST., Pacific Coast Oligochaeta. Mem. of the Calif. Acad. of Sc., Vol. VII.
- 1887 EISIG, HUGO, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel, Berlin.
- 1897 FAUVEL, P., Recherches sur les Ampharétiens etc. Bull. sc. France Belgique, T. XXX.
- 1887 FRAIPONT, JUL., Le genre *Polygordius*. 14. Monogr. der Fauna und Flora des Golfes von Neapel.
- 1905 FREUDWEILER, HEDWIG, Studien über das Gefäßsystem niederer Oligochäten. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XL.
- 1904 GALVAGNI, E., Histologie des Genus *Ctenodrilus* CLAP. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, Bd. XV.
- 1900 GAMBLE and ASHWORTH, The Habits and Structure of *Arenicola marina*. Quart. J. Micr. Sc., N. S., Vol. XLI.
- 1897 GOODRICH, E. S., Notes on Oligochaetes. Quart. J. Micr. Sc., Vol. XXXIX.
- 1901 — On the Structure and Affinities of *Saccocirrus*. Quart. J. Micr. Sc., N. S., Vol. XLIV.

- 1896 GRAVIER, CHARLES, Recherches sur les Phyllocociens. Bull. sc. France Belgique, T. XXIX.
- 1900 — Contribution à l'étude des Annélides polychètes de la mer rouge. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris, 4. Serie, T. II u. III.
- 1873 GRUBE, A. E., Die Familie der Lycorideen. Jahresber. der Schles. Ges.
- 1876/79 — Ueber die Familien der Chlorhäminen, Euniceen, Phyllo-doceen und Hesioneen, in den Jahresberichten der Schles. Ges. f. vaterländ. Kultur.
- 1904 GUNGL, OTTO, Anatomie und Histologie der Lumbricidenblut-gefäße, Wien
- 1883 HASWELL, WILL. A., A Monograph of the Australian Aphro-ditea. Proceedings of the Linnean Soc. Sydney.
- 1884 — The Marine Annelides of the Order Serpulea. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol. IX. (Nicht zugänglich, aber ein Ref. im Zool. Jahresber. Vom Darmblutsinus von Eupomatus und Pomatocerus wird darin berichtet.)
- 1899 HARRINGTON, N. R., The calciferous glands of the earthworm with appendix on the circulation. Journ. of Morph., Vol. XV, Suppl. p. 105 ff.
- 1881 HATSCHKE, BERTH., Protodrilus Leuckartii. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. III.
- 1888/91 — Lehrbuch der Zoologie.
- 1893 — System der Anneliden. „Lotos“, N. F., Bd. XIII.
- 1894 HESSE, RICH., Zur vergleich. Anatomie der Oligochäten. Tübinger Zool. Arb., Bd. I, No. 3.
- 1885 HORST, R., Ueber ein rätselhaftes Organ bei den Chlorhämiden. Zool. Anz., Bd. VIII.
- 1885 HOWES, P. B., An Atlas of practical elementary Biology, London.
- 1904 JAMMES, LÉON, Zoologie pratique, Paris, Masson et Cie.
- 1886 JAQUET, MAURICE, Recherches sur le système vasculaire des Annélides. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. VI.
- 1902 JOHNSTON, J. B., and JOHNSON, SARAH W., The course of the blood flow in Lumbricus, in the American Naturalist, Vol. XXXVI, No. 424, p. 317.
- 1903 JOHNSTON, J. B., On the blood vessels, their valves and the course of the blood in Lumbricus in Biological Bull., Vol. V, No. 2.
- 1887 JOURDAN, ET., Études histologiques sur deux espèces du genre Eunice. Ann. Sci. nat., Sér. 7, T. II.
- 1887 — Étude anatomique sur le Siphonostoma diplochaetos OTTO. Ann. zool. Mus. Hist. nat. Marseille, Zool. Vol. III, Mém. 2.
- 1890 JOYEUX-LAFFUÏE, Etude monographique des Chétopères. Arch. de Zool. exp., 2. Sér., T. VIII, p. 311 ff.
- 1882 KENNEL J. v., Ueber Ctenodrilus pardalis CLAP. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. V.
- 1864/65 LANKESTER, E. RAY, The Anatomy of the Earthworm. Part I. Quart. J. Micr. Sc. N. S., Vol. IV u. V.

- 1870 LANKESTER, E. RAY, A contribution to the knowledge of the lower Annelids. Tr. Linn. Soc., London, Vol. XXVI.
- 1900 — A Treatise on Zoology, Part II. Chapter II, London.
- 1887 LANG, ARNOLD, Mittel und Wege phylogenetischer Erkenntnis, Jena, Gustav Fischer.
- 1888 — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 1. Abt., Jena.
- 1888 — Ueber den Einfluß der feststehenden Lebensweise auf die Tiere, Jena, Gustav Fischer.
- 1903 — Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVIII, N. F. XXXI.
- 1886 LEUNIS-LUDWIG, Synopsis der Tierkunde, 3. Aufl., Bd. II, Hannover.
- 1865 LEYDIG, FRANZ, Ueber Phreoryctes Menkeanus Hofm. nebst Bemerkungen über den Bau anderer Anneliden. Arch. mikr. Anat., Bd. I.
- 1893 MALAQUIN, A., Recherches sur les Syllidiens. Mém. de la Soc. des Sc. et Arts de Lille.
- 1875 MARION et BOBRETZKY, Étude des Annélides du Golfe de Marseille. Ann. Sc. nat.
- 1897 MÉSNIL et CAULBERY, Sur la position systématique du genre Ctenodrilus CLPDE, ses affinités avec les Cirratulien. Compt. rend., T. CXXV.
- 1882 MEYER, Ed., Zur Anatomie und Histologie von Polyopthalmus pictus CLPD. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXII.
- 1887 — Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. VII, Heft 4.
- 1890 — Die Abstammung der Anneliden. Biolog. Centralbl., Bd. X, No. 10.
- 1897 MICHAELSON, W., Organisation einiger neuerer und wenig bekannter Regenwürmer von Westindien und Südamerika. Zool. Jahrb., Bd. X.
- 1900 — Oligochaeta im Tierreich, 10. Lief.
- 1838 MILNE-EDWARDS, Circulation chez les Annélides. Ann. Sc. nat., Sér. 2, T. X. (Eine detaillierte Beschreibung des Blutgefäßsystems von Nephthys.)  
— Règne animal., Paris, Victor Masson.
- 1872 PERRIER, EDM., Recherches pour servir à l'histoire des Lombriciens terrestres. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris, T. VIII.
- 1874 — Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres im Arch. Zool. exp. de LACAZE-DUTHIERS, T. VIII, Paris, Reinwald & Co.
- 1881 — dto., T. IX.
- 1897 — Traité de Zoologie, Fasc. 4, Paris, Masson et Co.
- 1898/99 PICTON, L. J., On the Heart-body and Coelomic Fluid of certain Polychaeta. Quart. J. Micr. Sc., Vol. XLI.
- 1850 QUATREFAGES, A. DE, Sur la circulation des Annélides. Ann. Sc. nat., Sér. 3, T. XIV.
- 1865 — Histoire naturelle des Annélés marins et d'eau douce, Tome II, 2. Partie, Paris.

- 1882 RIETSCH, M., Etude sur le Sternaspis scutata. Ann. Sc. nat., Sér. 6, T. XIII.
- 1893 ROSA, DANIELE, Revisione dei Lumbricidi, Torino.
- 1897 SCHNEIDER, GUIDO, Ueber die Segmentalorgane und den Herzkörper einiger Polychäten. Arb. K. Nat. Ges. St. Petersburg, Bd. XXVII.
- 1902 SCHNEIDER, CARL CAMILLO, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
- 1887 (?) SELENKA, Das Gefäßsystem der Aphrodite aculeata. (Keine nähere Angabe.)
- 1903 SMITH, FRANK and BARETT, J. T., The vascular system and blood flow in Diplocardia communis GARMAN. Science, N. S., Vol. XIX, p. 216.
- 1883 STEEN, JOH., Anatomisch-histologische Untersuchung von Terebellides Stroemii M. Sars. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVI.
- 1895 UDE, H., Beiträge zur Kenntnis der Enchyträiden und Lumbriciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXI.
- 1879 VEJDOVSKY, FR., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden. I. Monographie der Enchyträiden, Prag.
- 1882 — Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von Sternaspis. Denkschr. Ak. Wien, Bd. XLIII.
- 1884 — System und Morphologie der Oligochäten, Prag.
- 1888 VOGT und YUNG, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, Braunschweig.
- 1885 WIRÉN, AXEL, Om Circulations- och Digestions-Organen hos Annelider af Familjerna Ampharetidae, Terebellidae och Amphictenidae. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. XXI, Stockholm.
- 1887 — Beiträge zur Anatomie und Histologie der limivoren Anneliden. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. XXII, Stockholm.

## Nachtrag.

- 1897 BENHAM, W. BL., The Blood of Magelona. In Quart. J. Microsc., Vol. XXXIX, p. 1.
- 1897 FAUVEL, PIERRE, Observations sur la circulation des Amphicténiens. (Annélides polychètes sédentaires.) Compt. Rend. Ac. Sc. Paris, T. CXXV, p. 616—618.
- 1902 JOHNSON, SARAH WANGH, The Course of Blood Flow in Lumbricus. In Science, N. S. Vol. XV, No. 380, p. 577—578. (Amer. Morphol. Soc.)
- 1902 OKA, ASAJRA, Ueber das Blutgefäßsystem der Hirudineen. Annot. Zool. Japon., Vol. IV, P. 2, p. 49—60.
- 1899 PITZORNO, MARCO, Sull'apparato circolatorio dell'Hormogaster Redii Rosa, con 1 tav. Monit. Zool. Ital., An. 10, Suppl., p. XLVII—LXIII.
- 1905 ZARNIK, BORIS, Ueber segmentale Venen bei Amphioxus und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri. Anat. Anz., Bd. XXIV, p. 609—630.

Figurenerklärung.

<i>Abd.reg</i> Abdominalregion	<i>Oes.tasch</i> Oesophagealtasche
<i>Bl. ab</i> Borstenlinie ab ( <i>Bl. cd</i> Borstenlinie cd)	<i>Ov</i> Ovarium
<i>bm</i> Bauchmark	<i>Ovd</i> Oviduct
<i>Caud.reg</i> Kaudalregion	<i>Pp</i> Parapodium
<i>d</i> Dissepiment ( <i>d.rest</i> Dissepimentreste)	<i>Ph</i> Pharynx
<i>H</i> Hirn	<i>Prost</i> Prostomium
<i>K</i> Kiemen	<i>R</i> Rechts
<i>L</i> Links	<i>Rec.sem</i> Receptacula seminis (Spermatotheken, Samentaschen)
<i>lm</i> Längsmuskelschicht	<i>rm</i> Ringmuskelschicht
<i>M</i> Magen	<i>Str</i> Samentrichter (Wimperrosetten)
<i>Mes</i> Mesenterium ( <i>v.Mes</i> ventrales Mesenterium; <i>d.Mes</i> dorsales Mesenterium)	<i>Test</i> Testis (Hoden)
<i>Mm</i> Muskelmagen	<i>Tgr</i> Typhlosolisgrenze
<i>Morr.Dr</i> MORRENSCHE Drüsen	<i>Thor.reg</i> Thorakalregion
<i>Neph</i> Nephridium	<i>V.def</i> Vas deferens
	<i>Ves.sem</i> Vesicula seminalis

Gefäße:

<i>V.d</i> Vas dorsale	neurocommissuro-parieto-nephridiale
<i>V.d-oe</i> Vas dorso-extraesophageale	<i>V.d-t</i> Vas dorso-typhlosolare
<i>r.tr.ant</i> Ramus transversus anterior	<i>V.v</i> Vas ventrale
<i>r.tr.post</i> Ramus transversus posterior	<i>V.v-i</i> Vas ventro-intestinale
<i>r.l</i> Ramus longitudinalis	<i>V.v-p</i> Vas ventro-parietale
<i>V.d-oe-i</i> Vas dorso-extraesophageo-intestinale	<i>V.v-p-n</i> Vas ventro-parieto-nephridiale
<i>V.d-oe-s</i> Vas dorso-extraesophageo-septale	<i>V.en</i> Vas extraneurale
<i>V.d-oe-subnc</i> Vas dorso-extraesophageo-subneurocommissurale	<i>V.en-p</i> Vas extraneuro-parietale
<i>V.d-i</i> Vas dorso-intestinale	<i>V.subn</i> Vas subneurale
<i>V.d-p</i> Vas dorso-parietale	<i>V.subn-enc</i> Vas subneuro-extra-neurocommissurale
<i>V.d-subnc</i> Vas dorso-subneurocommissurale	<i>V.oe</i> Vas extraesophageale
<i>V.d-subnc-n</i> Vas dorso-subneurocommissuro-nephridiale	<i>Vl</i> Vas laterale
<i>V.d-subnc-p</i> Vas dorso-subneurocommissuro-parietale	<i>V.subi</i> Vas subintestinale
<i>V.d-subnc-p-n</i> Vas dorso-sub-	<i>V.subi-p</i> Vas subintestino-parietale
	<i>V.subneph</i> Vas subnephridiale
	<i>V.c</i> Vas commissurale
	<i>V.d-vc</i> Vas dorso-ventrocommissurale
	<i>Pcor</i> Pericor

Tafel XXVI.

Fig. 1. *Lumbricus terrestris* L. Hautmuskelschlauch seitlich längs aufgeschnitten zur Demonstration der Topographie des Blutgefäßsystems.

Fig. 2. *Lumbricus terrestris* L. Optische Querschnitte; a aus der Pericordal-, b aus der mittleren Körperregion; a ist Vorderansicht, b Ansicht von hinten, da die Pericorda vorn den Dissepimenten anliegen, die übrigen Commissuralia aber hinten.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Nephridialgefäße von *Lumbricus terrestris* L.

Fig. 2. Nephridialgefäße von *Helodrilus (Allolobophora) caliginosus* SAV. var. *trapezoides* ROSA.

Fig. 3. Vaskularisation der Geschlechtsorgane von *Lumbricus terrestris* L.

Tafel XXVIII.

Fig. 1. *Arenicola marina* (L.) MALMGR. (*A. piscatorum* LAM.). Hautmuskelschlauch seitlich über den Parapodien längs aufgeschnitten und zurückgeschlagen zur Demonstration der Topographie des Blutgefäßsystems.

Fig. 2. *Arenicola grubei* CLPD. Querschnitt in der Region der Oesophagealtaschen.

Fig. 3. Dasselbe, in der Region des 1. Dissepimentes.

Fig. 4. *Arenicola grubei* CLPD. Horizontaler Längsschnitt durch ein embryonales Schwanzende.

# Beiträge zur Anatomie der Gattung *Iulus*.

Von

Dr. Hermann Krug.

Hierzu Tafel XXIX—XXXI und 8 Figuren im Text.

Für die Stammesgeschichte der Tracheaten sind nächst *Peripatus* die Tausendfüßler (*Myriapoda*) am wichtigsten. Die gleichmäßige Segmentierung der Chilopoden, bei welchen jedes Segment ein Beinpaar besitzt, ist offenbar eine ursprüngliche Eigenschaft der Arthropoden. Die Diplopoden besitzen zwar Doppelsegmente, welche sekundär entstanden sind, aber sie haben doch manche alte Charaktere bewahrt. Gerade die Gattung *Iulus* ist in dieser Hinsicht interessant, da sie offenbar ein hohes phylogenetisches Alter besitzt; nahestehende Formen kamen schon im Devon und Karbon vor.

Der Ausgangspunkt meiner Untersuchungen war das Tracheensystem der Diplopoden. Herr Prof. Dr. H. E. ZIEGLER hatte sich mit diesem Thema beschäftigt, um die Aehnlichkeit mit den Tracheen von *Peripatus* zu prüfen<sup>1)</sup>. Er schlug mir vor, bei *Iulus* das Tracheensystem genauer zu studieren und dann auch andere Organsysteme in den Kreis der Untersuchung zu ziehen. Denn die Anatomie der *Myriapoden* ist bis jetzt in der zoologischen Forschung relativ wenig bearbeitet worden, weil infolge des festen Chitinpanzers die Anwendung der modernen Technik mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft ist. Außer dem Respirationssystem habe ich auch das sehr beachtenswerte Wachstumsgebiet am Hinterende des Körpers, sowie den Darmkanal mit den zugehörigen Drüsen bearbeitet. Eine entsprechende Untersuchung an *Polydesmus* ist zur Zeit im hiesigen Institut von anderer Seite in Angriff genommen<sup>2)</sup>.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. E. ZIEGLER, sowohl für die Anregung zu dieser Arbeit als auch für die vielfache und mannigfaltige Unterstützung bei der Durchführung derselben meinen aufrichtigsten und verbindlichsten Dank auszusprechen.

1) H. E. ZIEGLER, Die Tracheen bei *Iulus*. *Zoolog. Anzeiger*, Bd. XXXI, 1907.

2) Eine vorläufige Mitteilung erscheint während des Druckes dieser Arbeit: EFFENBERGER, Die Tracheen bei *Polydesmus*. *Zoolog. Anzeiger*, Bd. XXXI, 1907.

Meine Arbeit gliedert sich in folgende Abschnitte:

- I. Material und Methode.
- II. Aeußere Gliederung.
- III. Das Respirationssystem.
- IV. Das Wachstumsgebiet am Hinterende.
- V. Der Darmkanal.

### I. Material und Methode.

Da ich die Arbeit im Monat Juli begann, war das Material an einheimischen doppelfüßigen Myriapoden nur knapp. Besonders waren ausgewachsene größere Tiere selten zu finden. Ich war daher froh, als mir ein Bekannter, der in Villefranche sur mer in der K. Russischen Zoologischen Station gearbeitet hatte, eine Anzahl schöner großer Exemplare von *Iulus mediterraneus* LATZEL, die er dort gesammelt hatte, zur Verfügung stellte. Auf diese Species beziehen sich die nachfolgenden Untersuchungen. Später fand ich in der Umgegend von Jena auch andere Species, *Iulus sabulosus*, *Iulus foetidus*, *Baniulus guttulatus*. Außerdem bin ich in der günstigen Lage gewesen, in unserem Institut eine größere Anzahl von Mappen mit Schnittserien von verschiedenen *Iulus*-Species vorzufinden. Diese sind von Dr. O. VOM RATH geschnitten und nach dessen frühem Tode von der Familie in dankenswertester Weise dem Zoologischen Institut zu Jena übergeben worden. Ich konnte daher diese Serien zum Vergleich der meinigen heranziehen.

Meine Exemplare sind in Alkohol fixiert gewesen. Da die Chitinringe, welche den Iulidenkörper bekleiden, außerordentlich spröde sind, versuchte ich sie zu entkalken, was mit Hilfe des HENNINGSchen Gemisches vorzüglich gelang. Dieses Gemisch hat folgende Zusammensetzung:

Pikrinsäure konz. in aqua	12	Teile
Sublimat konz. in Alk. 60-proz.	24	„
$\frac{1}{2}$ -proz. Chromsäure	16	„
konz. Salpetersäure	16	„
Alkohol abs.	42	„

Als Einbettungsmaterial erwies sich reines Paraffin als vollkommen ungenügend. Meine ersten Schnittversuche mißlangen völlig. Dagegen lieferte die Doppel einbettung Celloidin-Paraffin <sup>1)</sup>

1) Man verfährt dabei so, daß man das Objekt gut mit Celloidin durchtränken läßt; dann gibt man es in Chloroform, bis es zum Untersinken gekommen ist. Hierzu gibt man allmählich Paraffin und bringt das Schälchen in den Thermostaten, bis das Chloroform allmählich verdunstet ist, und das Objekt in reines Paraffin übergeführt

sehr gute Resultate. Ich bekam so Schnitte bis zu  $5\ \mu$ . Zur Färbung der Schnitte wurde die APATHYSche Doppelfärbung (Hämalaun-Rubinammoniumpikrat) mit gutem Erfolg verwendet. Die Chitinteile treten dabei sehr schön rot hervor.

## II. Außere Gliederung.

Ehe ich mit meinem eigentlichen Thema beginne, will ich einiges über die äußere Gliederung bei den Iuliden sagen, da ich deren Kenntnis bei der folgenden Darstellung voraussetzen muß. Allerdings sind diese äußeren Verhältnisse schon von früheren Autoren richtig beschrieben worden.

Der drehrunde Körper von *Iulus mediterraneus* besteht aus zahlreichen Segmenten, die aber nicht alle gleichmäßig ausgebildet sind. LATZEL gibt an, daß die Zahl der Segmente zwischen 40 und 50 schwanke, ich fand bei den meisten Exemplaren 48 bis 50 vor.

Die Doppelsegmente. Am 5. Körpersegment beginnen die doppelten Beinpaare. Diese Doppelsegmente will ich zuerst beschreiben.

Ein solches Segment besteht aus einem Chitiring, der ringsum in der Mitte eine schwache Kerbe besitzt. Von diesem Ring ist aber äußerlich nur die Hälfte, und zwar die hintere, sichtbar; die vordere ist unter den hinteren Teil des vorhergehenden Ringes geschoben. Die sichtbare Hälfte weist Riefen auf, die annähernd in der Längsrichtung des Körpers verlaufen (Textfig. 1). Jedes



Fig. 1. Doppelsegment, von der Ventralseite betrachtet.  $st_1$  Stigma der vorderen,  $st_2$  Stigma der hinteren Stigmentasche.

Doppelsegment besitzt 2 Gliedmaßenpaare, die von je 2 Paar selbständigen starken Muskeln bewegt werden<sup>1)</sup>. Ueber den

werden kann. Von da wird eingebettet, und man schneidet dann, wie wenn das Objekt nur in Paraffin eingebettet wäre.

1) Ich gehe nicht auf die Streitfrage ein, ob die Doppelsegmente der Diplopoden phylogenetisch durch Verschmelzung je zweier Segmente entstanden sind, oder ob eine Verdoppelung der Beinpaare auf je einem ursprünglichen Segment stattgefunden hat. Im Gegen-

Ansatz dieser Muskeln an 2 Paaren von Stigmentaschen wird später gesprochen werden (Abschnitt III).

Was das Chitinkleid jedes Doppelsegmentes angeht, so kann man nach SILVESTRI, der diese Verhältnisse an *Pachyiulus communis* studierte, 3 Teile an demselben unterscheiden:

- 1) die unpaare Ventralplatte auf der Unterseite des Körpers;
- 2) ein Paar sich lateral daran anschließender Sterniten und
- 3) die darüber liegenden, den Rücken deckenden Tergiten.

Pleura fehlen. Am ausgebildeten Tier ist die Ventralplatte leicht zu sehen, während die Sterniten und Tergiten nicht voneinander abgegrenzt erscheinen. ROSSI (l. c. p. 25) ist der Ansicht, daß die Einheitlichkeit des Ringes das Ursprüngliche ist, und daß man bei den Iuliden keinen Grund habe, am Umfang des Ringes verschiedene Teile zu unterscheiden, abgesehen von der Ventralplatte, auf welcher die beiden Beinpaare eingelenkt sind (Textfig. 1).

Jedem Doppelsegment kommt ein Paar „Wehrdrüsen“ zu (Glandulae odoriferae). Diese Drüsen besitzen eine laterale Öffnung, das „Saftloch“ (Foramen repugnatorium), und sind mit einem überriechenden Sekret gefüllt, das die Feinde abhalten soll. Eine Ausnahme machen, wie ich jetzt schon bemerken will, die 4 ersten Segmente und die 2—3 letzten Doppelsegmente, die der „Wehrdrüsen“ entbehren.

Die Doppelsegmente bilden den größten Teil des Körpers. Auf den Kopf folgen zunächst 4 einfache Segmente; dann kommt das erste Doppelsegment. Es folgen dann unter sich gleichartige Doppelsegmente bis zu der Analregion. Eine Ausnahme macht nur das 7. Körpersegment des Männchens, da hier die Kopulationsfüße die Stelle eines Beinpaares einnehmen. Wir müssen nun dem Kopf, den 4 einfachen Segmenten und der Analregion unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Der Kopf. Der Kopf setzt sich aus mehreren Segmenten zusammen, die sich, wie bei allen anderen Arthropoden, im Verlauf ihrer Entwicklung vereinigen. Die jüngsten Arbeiten, die auf diese Verhältnisse Bezug nehmen, sind die von HEYMONS (1901), ROSSI (1902) und SILVESTRI (1902). HEYMONS unterscheidet drei Segmente: ein Antennensegment, ein Mandibel- und ein Maxillarsegment. Dazu kommt dann noch ein ungliederter präantennaler Kopfabschnitt. Hinter dem Maxillarsegment folgt ein Postmaxillarsegment, welches keine Extremitäten trägt; der Rückenteil

satz zu vielen anderen Forschern ist ROSSI der letzteren Ansicht; er hält den Chitining des Doppelsegmentes für ein ursprünglich einheitliches Gebilde.

dieses letzteren wird zum „Halsschild“. ROSSI läßt den Kopf von *Iulus* aus 4 Segmenten entstehen, deren erstes die Antenne trägt; das 2. ist ohne Anhänge; das 3. trägt die Mandibeln und das 4. das Gnathochilarium. SILVESTRI stimmt mit ROSSI überein, er unterscheidet ein antennales, ein prämandibuläres, ein mandibuläres und ein maxilläres Segment, rechnet aber wie HEYMONS zum Kopf noch ein postmaxilläres oder occipitales Segment, welches das Halsstück (Halsschild) bildet.

Die 4 ersten Segmente. Auf den Kopf folgt eine Region, die aus 4 abweichend gebauten Ringen besteht, welche zusammen nur 3 Beinpaare besitzen. Das auf den Kopf folgende erste Körpersegment wird als „Halsschild“ bezeichnet. Es besteht aus einem Chitinstück, welches auf dem Rücken sehr breit ist und sich an der Seite nach unten hin verschmälert und ziemlich spitz ausläuft. Auf der Ventralseite ist der Ring nicht geschlossen. Der Halsschild trägt ein Beinpaar, welches an zwei Chitinplatten befestigt ist, die senkrecht in den Leib des Tieres hineinragen. Der Zusammenhang zwischen dem Halsschild und diesen Platten wird durch ein feines chitiniges Häutchen hergestellt. Diese Platten sind nicht einheitlich, sondern in der Mitte geteilt (Textfig. 5). Auch die Befestigung der Beine an diesen Platten ist bemerkenswert. Während nämlich in den Doppelsegmenten die Beine mit richtigen Gelenkköpfen in den dazu bestimmten Gelenkhöhlen an der Ventralplatte befestigt sind, besteht hier insofern eine Abweichung, als weder Gelenkköpfe noch Gelenkgruben vorhanden sind. In diesem Segment sind die obersten Glieder der Extremitäten, also die Coxen nach beiden Seiten hin schnabelförmig ausgezogen, und der in den Beinen vorhandene Hohlraum setzt sich bis fast in die äußerste Spitze dieser Glieder fort. Die Coxen liegen mit ihrer ganzen Fläche den Chitinplatten an. Ich will einstweilen darauf hinweisen, daß entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen ist, daß dieses Beinpaar nicht zum Halsschild, sondern zu dem folgenden 2. Segment gehört.

Das 2. Segment verhält sich in vieler Beziehung wie das 1. Sein Ring ist auf der Ventralseite auch nicht geschlossen. Das ihm zugeteilte Beinpaar ist an einem einheitlichen Chitinstück befestigt, und zwar auf dieselbe Art wie das erste. Gelenkköpfe besitzt es nicht, auch sind die Coxen ebenso ausgezogen wie bei seinem Vorgänger. Es besitzt aber in dem oberen Teil der Coxen eine Einschnürung, die den Eindruck einer beginnenden Trennung des oberen Teiles von der Coxa macht (Textfig. 6). Der Hohlraum der Beine setzt sich fast bis in die Spitze der Coxa fort.

Nach den entwicklungsgeschichtlichen Angaben mehrerer Autoren ist das Beinpaar vom 3. Segment auf das 2. verschoben.

Das 3. Segment besitzt anscheinend keine Beine, doch ist bei ihm der Ring ventralwärts geschlossen. Die Seitenteile des Ringes treten an der Ventralseite des Körpers nahe zusammen und sind durch eine relativ kleine, etwas mehr nach innen verlagerte Ventralplatte miteinander verbunden (Taf. XXIX, Fig. 1).

Zwischen dem 2. und 3. Körpersegment liegt beim Weibchen die Geschlechtsöffnung.

Das 4. Segment weicht insofern von den Doppelsegmenten ab, als es nur ein Beinpaar besitzt, welches aber, wie die Beine der Doppelsegmente, mit Gelenkköpfen versehen ist, die in besonderen Gelenkhöhlen befestigt sind (Taf. XXX, Fig. 15).

Die 4 ersten Körpersegmente entbehren der Wehrdrüsen.

Wie schon oben angedeutet, haben sich mehrere Forscher mit der Frage beschäftigt, welches der 3 ersten Segmente eigentlich das beinlose sei. Ist es, wie es den Anschein hat, das 3. oder ist es ein anderes?

HEATHCOTE, HEYMONS, ATTEMS und SILVESTRI sind übereinstimmend der Ansicht, daß stets das 1. Segment das ursprünglich beinlose ist. HEYMONS schreibt hierüber: „Von den 4 einfachen Rumpfsegmenten ist beim Embryo nur das 1. (Postmaxillarsegment) extremitätenlos, aber wie die übrigen mit einem besonderen Ganglion versehen. Das vorderste Beinpaar befindet sich am 2. Rumpfsegment und wird vom 2. Ganglion aus innerviert. Erst in späteren Stadien tritt eine Lageverschiebung der Extremitäten ein, derartig, daß das vorderste Beinpaar ganz an den Kopf herantritt und dann irrtümlich dem 1. Rumpfsegment zugerechnet werden kann.“ Auch ATTEMS sagt, daß die Ventralplatten „im allgemeinen die Tendenz haben, nach vorn zu rücken“. Man muß also annehmen, daß das 1. Segment das beinlose ist und daß das Beinpaar, welches am Halsschild befestigt ist, zum 2. Segment und das an dieses angeheftete Beinpaar zu dem beinlos erscheinenden 3. Segment gehört.

In der Tat zeigt bei jungen *Iulus* das 1. Segment kein Beinpaar. Unter den Präparaten von VOM RATH habe ich 3 aufeinanderfolgende Stadien von jungen Tieren vorgefunden (Textfig. 2, 3 u. 4). Die beiden ersten Bilder sind einer Abhandlung von VOM RATH entnommen; sie beziehen sich nach seiner Angabe auf „*Blaniulus*, wahrscheinlich *venustus*“. Fig. 2 stellt den eben aus dem

Ei geschlüpften Iulus dar<sup>1</sup>). Dieser besitzt, wie deutlich zu sehen, nur 3 Beinpaare, und zwar gehören diese dem 2.—4. Segment an, das 1. Segment ist völlig beinlos. Im 5. und 6. Segment sind die Anlagen der doppelten Beinpaare zu sehen. Wir haben also 4 ausgebildete Segmente, von denen das 2.—4. je ein Beinpaar trägt;

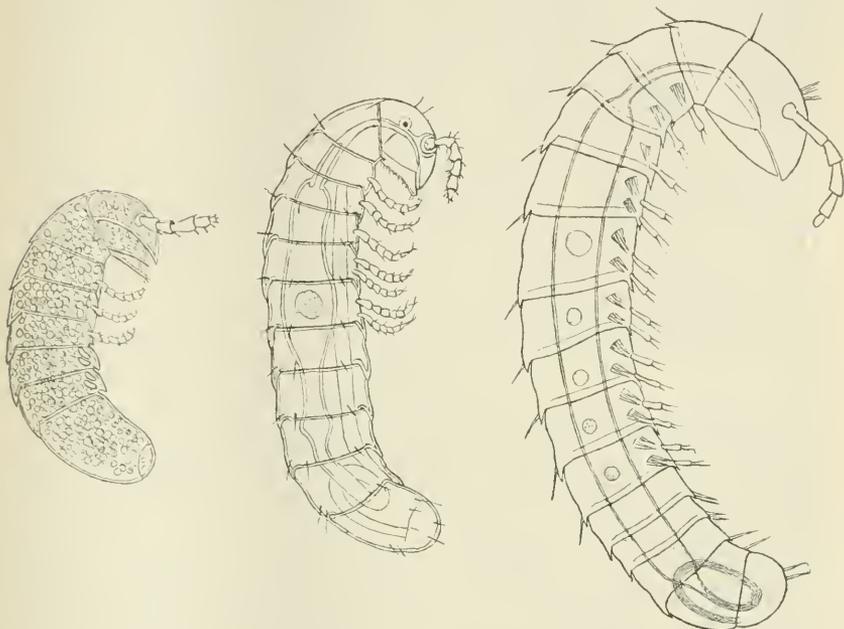


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 2. Eben ausgeschlüpfter Iulus. Nach O. VOM RATH.

Fig. 3. Junges Tier nach der ersten Häutung. Nach O. VOM RATH.

Fig. 4. Junger Iulus, etwas älter als Fig. 3. Man sieht in den beintragenden Segmenten die Anlagen der Tracheentaschen. Stärker vergr. Original.

ferner 2 Segmente, die noch keine ausgebildeten Beine, aber die Anlage derselben besitzen<sup>2</sup>). Textfig. 3 zeigt ein ebensolches Tier nach der Häutung. Jetzt sind die beiden vorhin neu angelegten

1) ROSSI (1902, p. 22) berichtet von *Iulus terrestris*, daß die eben ausgeschlüpften Tiere fußlos sind, aber schon die 3 Beinpaare unter der Haut erkennen lassen, die dann nach der ersten Häutung hervortreten.

2) VOM RATH zeichnet hinter diesen Segmenten keine Segmentgrenzen mehr, sondern deutet nur noch die Analklappe an. Rossi gibt an, daß bei dem entsprechenden Stadium von *Iulus terrestris* auf die beiden Segmente, welche die unentwickelten Beinanlagen besitzen, noch ein Ring und dann ein Präanalsegment (Schlußring) und das Analsegment (die Analklappe) folgen.

Segmente völlig ausgebildet, d. h. zu den vorhin schon vorhandenen 3 einzelnen Beinpaaren treten jetzt die vorhin schon angedeuteten beiden Doppelpaare hinzu, so daß jetzt 6 Segmente völlig ausgebildet sind <sup>1)</sup>. In Vorbereitung finden sich für die nächste Häutung 4 weitere Segmente. Diese Segmente zeigt das von mir gezeichnete Bild ausgebildet, so daß nunmehr zu den vorhandenen 5 beintragenden Segmenten 4 neue hinzutreten (Textfig. 4). Weitere 3 Segmente besitzen noch keine Beine, werden sie aber bei der nächsten Häutung erhalten. Diese Befunde werden in einem späteren Kapitel (Kapitel IV) weiter zu verwerthen sein.

**Analregion.** Die Analregion der erwachsenen Tiere besteht aus einem beinlosen Segment und dem ebenfalls beinlosen Schlußring, der Analklappe und der Analschuppe (Taf. XXIX, Fig. 2 u. 3). Der letzte Ring (Schlußring) ist auf dem Rücken stark verbreitert und bei meiner Species in ein kleines Schwänzchen ausgezogen. An den Seiten verschmälert er sich und ist an der Bauchseite völlig geschlossen. Dieser Ring überwölbt die Analklappe, die aus zwei stark nach außen gewölbten Chitinplatten besteht. Diese Platten verschließen einen Spalt, welcher die äußere Oeffnung des Afters vorstellt. Das Schwänzchen sowohl wie die Analklappen sind mit feinen Borsten besetzt; die Borsten der letzteren sind nach dem Spalt zugerichtet und sitzen auf einem Wulst, der längs dem medianen Teil der Analklappe läuft. Die Analschuppe ist ein selbständiges Chitinstück von dreieckiger Gestalt, welches den Abschluß der Analklappen nach unten bildet und zwischen Analklappen und Schlußring liegt. Ich komme im Abschnitt IV auf das Hinterende zurück.

### III. Das Respirationssystem.

Diesen Teil meiner Arbeit will ich in zwei Unterabschnitte zerlegen:

- a) die Stigmentaschen und die von ihnen entspringenden Tracheen;
- b) der Verlauf der Tracheen.

1) Rossi beschreibt das entsprechende Stadium von *Iulus terrestris* in folgender Weise: Auf die ersten 4 Segmente, welche drei Beinpaare tragen, folgen 2 Segmente mit je 2 Beinpaaren, dann 6 fußlose Segmente, dann 2 Schwanzsegmente (d. h. der Schlußring und die Analklappe).

## a) Die Stigmentaschen und die von ihnen entspringenden Tracheen.

Die Gattung Iulus und einige verwandte Genera der Diplopoden haben ein eigenartiges Tracheensystem, welches von demjenigen der Insekten erheblich verschieden ist. Sie besitzen nämlich zwei Arten von Tracheen, erstens solche mit sehr feinem Lumen, die eine ansehnliche Länge besitzen und zweitens solche, die weniger lang, dafür aber mit viel weiterem Lumen versehen sind. Alle Tracheen sind unverästelt und entbehren der Anastomosen. Beide Arten von Tracheen gehen nicht direkt von der Körperoberfläche aus, sondern entspringen aus einer mit Chitin ausgekleideten Einstülpung der äußeren Haut. Dieser Hohlraum wurde von VOGES Stigmentasche genannt.

Wie ich der Arbeit von VOGES entnehme, hat schon SAVI (1828) die Beobachtung gemacht, daß das Stigma „sich durch ein dünnes Kanälchen in den Leib verlängerte; in Verbindung mit diesem Kanälchen sah er Tracheen“.

Wir betrachten zuerst die Stigmentaschen der Doppelsegmente. VOGES beschreibt dieselben folgendermaßen: „Die Stigmentasche ist in den normalen Körpersegmenten flaschenförmig gestaltet, von der Mündung nach dem Grunde allmählich an Umfang zunehmend, nicht bauchig erweitert, der Abschnitt, welcher dem Flaschenhalse entspricht, ist fast röhrenförmig, der dem Flaschenbauche entsprechende plattgedrückt, der Grund ist medianwärts wie lateralwärts in Hörner ausgezogen, deren Endstücke solide sind. Nach hinten sind diese Hörner, von denen das mediane größer als das laterale ist, umgebogen. Die Taschenwandung des mittleren Teiles des Taschengrundes ist sehr dick. Wir haben demnach am freien Teil der Stigmentasche zwei solide Hörner und zwischen diesen eine dicke Wandung des Taschengrundes zu unterscheiden.“

Ueber die Lage der Stigmentaschen heißt es weiterhin: „Es kommen nun auf je ein Körpersegment typisch 2 Stigmentaschen, mithin, da ein normaler Körper aus 2 Segmenten besteht, auf diesen 4, und zwar sind dieselben auf die Ventralplatten lokalisiert, so daß die 4 Stigmentaschen eines Körpersegmentes mit den an ihnen inserierenden Muskeln und Tracheen den Bereich der Ventralplatte ausfüllen.“ „Die Lagerung dieser Organe zum Körper betreffend, so verlaufen dieselben, von den hinteren Ecken der beiden trapezförmigen Ventralplatten entspringend, schräg gegen die Dorsalfläche des Körpers aufsteigend in divergenter Richtung nach

vorn. Die hinteren längeren Stigmentaschen überdecken die vorderen, nur die Ansatzflächen der Tracheen sind nicht überdeckt. Die medianen Längskanten der Stigmentaschen sind leicht ventralwärts geneigt.“

Die äußeren Oeffnungen, die Stigmata, liegen, wie Textfig. 1 zeigt, ein wenig lateral vor den beiden Beinpaaren. Eine kleine Rinne auf der Ventralplatte leitet von den Beinpaaren in sie hinein. Die Stigmentaschen, wie sie für alle Doppelsegmente typisch sind, stellen Fig. 14 und 17 dar. Der Hohlraum hat eine chitinige Wandung<sup>1)</sup>; man kann ihn, wie VOGES es tut, mit einer flachen Flasche vergleichen, deren Hals nach der Oeffnung hin gerichtet ist. An ihrem oberen Teil besitzt die Stigmentasche zwei Fortsätze, einen medianen und einen lateralen. Von diesen ist aber nur der mediane von erheblicher Wichtigkeit, weil er den Muskeln, die von der Stigmentasche nach den Beinen verlaufen (Fig. 26 u. 27), Ansatzstellen bietet. Die Außenfläche der Stigmentasche ist aus demselben Grunde mit unregelmäßigen Riefen versehen.

Die hintere Stigmentasche besitzt an ihrem oberen Rande einen schräg nach oben, dorsalwärts verlaufenden Fortsatz, der in eine Sehne übergeht, die von einem schräg von oben her kommenden Muskel ausgeht (Fig. 14).

Auf dem Querschnitt (d. h. auf Frontalschnitten des Tieres) besitzt die Stigmentasche in der oberen Hälfte etwa die Form einer Ellipse, deren größte Achse in latero-medianer Richtung liegt: weiter unten, also auf einem Schnitt, der in der Region, die dem Flaschenhals entspricht, geführt ist, ist der Querschnitt kreisförmig.

Wie schon frühere Autoren angaben, besitzt *Iulus* zwei Arten von Tracheen, dementsprechend auch zwei Arten von Stigmentaschen, welche sich allerdings nur wenig, z. B. in der Größe, voneinander unterscheiden. Schon VOGES hat herausgefunden, daß die hintere Stigmentasche die größere ist. Ich fand bei einem 33 mm großen *Iulus mediterraneus* folgende Maße: in den mittleren Körpersegmenten beträgt die durchschnittliche Höhe (bis zur Abgangsstelle der Tracheen gerechnet) bei den vorderen Stigmentaschen 0,42 mm, bei den hinteren 0,52 mm. Die Stigmentaschen des 5. Segmentes sind etwas stärker, hier hat die vordere Stigmen-

1) Selbstverständlich liegt über der Chitinschicht die Hypodermis, soweit nicht Muskeln sich direkt am Chitin ansetzen.

tasche eine Höhe von 0,47 mm und die hintere eine solche von 0,56 mm.

Der Unterschied der Tracheen beruht hauptsächlich in der Länge derselben und der Weite des Lumens. Die starken Tracheen zeigen in ihrer Wandung eine deutliche Hypodermis mit ziemlich großen Zellen und an die Wand gerückten Kernen (Fig. 12); im Inneren besitzen sie eine starke Cuticula mit Spiralfäden. Bei den schwachen Tracheen ist die Hypodermis sehr dünn und besitzt flache Kerne, welche den Tracheenröhrchen dicht anliegen. Die chitinige Auskleidung ist sehr fein und scheint einen Spiralfaden zu besitzen, der aber sehr schwer zu erkennen ist. Rossi möchte die starken Tracheen wegen ihres weiten Lumens bei verhältnismäßig kurzer Ausdehnung und wegen der gut entwickelten Matrixzellen für Drüsenschläuche halten. Ich habe auf keinem Schnitt in auch nur einem dieser Schläuche Sekret wahrnehmen können; ich möchte die Drüsennatur auch schon wegen des Chitinbelages im Inneren der Röhren bestreiten.

Was nun die Abgangsstellen der Tracheen betrifft, so sagt VOGES hierüber, daß in jeder Stigmentasche zwei Flächen von den Tracheen siebförmig durchbrochen werden. „Da jede Stigmentasche deren zwei hat, kommen auf ein Segment 4, 8 siebförmige Mündungsflächen demnach auf einen normalen Körperring.“ In vielen Fällen ist dies richtig, aber wir werden sehen, daß es nicht in allen Fällen zutrifft.

Man sieht zwei große Bündel feiner Tracheen aus der vorderen Stigmentasche heraustreten; das eine wendet sich nach der lateralen, das andere nach der medianen Seite. Durch die Mündungen der Bündel entstehen die Siebflächen, und man findet die größere Siebfläche an der lateralen Seite der Stigmentasche, während die kleinere Siebfläche dem medianen Rande der Stigmentasche genähert ist (Fig. 17). Die feinen Tracheen sind viel zahlreicher als die starken Tracheen. Von letzteren finden sich in jeder Stigmentasche nicht mehr als 10—15. Sie münden nicht auf der Oberfläche der Stigmentasche, sondern reichen ein Stück weit in das Innere derselben hinab, so daß ihr erster Teil von einem chitinigen Kragen umgeben erscheint. Ihre Mündungsstellen liegen beisammen, so daß die Stigmentaschen, in die sie münden, nur eine Siebfläche enthalten. Es könnte so scheinen, als ob deren zwei vorhanden wären, weil die Mehrzahl der starken Tracheen (ebenso wie die feinen) lateralwärts verlaufen und nur zwei, höchstens drei medianwärts gehen, allein in der Tiefe der Stigmen-

tasche treten sie zu den anderen, so daß eine einheitliche Mündungsfläche entsteht. Es kommen mithin auf jedes Doppelsegment nicht 8, Siebflächen wie VOGES angibt, sondern nur 6.

Von diesen Verhältnissen, wie sie sich bei den Doppelsegmenten finden, weichen die 5 ersten Segmente ab.

Ich will zunächst das fünfte Körpersegment betrachten. Es ist ein ganz regelmäßig ausgebildetes Doppelsegment mit zwei Paar Stigmentaschen. Der Unterschied gegenüber den anderen Doppelsegmenten besteht darin, daß beide Paare von Stigmentaschen nur eine Art von Tracheen aussenden und zwar nur feine Tracheen (Fig. 16). Die vordere Stigmentasche besitzt nur eine Siebplatte, welche sich an der Vorderfläche der Tasche befindet. Lateralwärts befindet sich ein chitineriger Fortsatz, an den ein Muskel sich ansetzt; der Hohlraum der Tasche reicht ziemlich weit in den Fortsatz hinein. Die hintere Stigmentasche dieses Segmentes hat in ihrem Aeußeren viel Aehnlichkeit mit den Stigmentaschen der Segmente, von denen die starken Tracheen ausgehen; sie besitzt auch den chitinen Fortsatz, der sich bei jenen an dem hinteren oberen Rande schräg nach oben erhebt. Ebenso wie bei jenen die Hauptmasse der Tracheen lateralwärts geht, so ist es auch bei dieser der Fall. Nach der Mitte zu werden nur ganz wenige Tracheen abgegeben. Der mediane Fortsatz ist bei beiden Stigmentaschen ebenso entwickelt wie bei den anderen Segmenten.

Das vierte Körpersegment besitzt nur ein Beinpaar, infolgedessen auch nur ein Paar Stigmentaschen. Dieses Segment ist, vom Kopf an rückwärts gerechnet, das erste, welches Tracheen entsendet. Lateralwärts besitzen seine Stigmentaschen, wie die des eben besprochenen Segmentes, einen langen Fortsatz. Die medialen Fortsätze der Taschen sind bei diesem Segment viel breiter und stoßen median aneinander. Auch hier sind nur feine Tracheen vorhanden und sie münden nur an einer Siebplatte, die sich wiederum an der Vorderfläche der Stigmentasche befindet (Fig. 15). Von dem weiteren Verlauf des großen Tracheenbündels dieses Segmentes wird später die Rede sein.

Die 3 vorausgehenden Körpersegmente entsenden keine Tracheen; es kommen aber Gebilde vor, welche, ihrer Gestalt und Lage nach, mit Stigmentaschen homologisiert werden müssen. VOGES erwähnt diese Gebilde als Stigmentaschen, ROSSI beschrieb sie genauer und wies nach, daß sie keine Tracheen entsenden.

Das dritte Segment, welches beinlos ist und beim Weibchen die Vulven trägt, besitzt keine Stigmentasche.

Das zweite Körpersegment besitzt an seiner Ventralplatte ein Paar Gebilde, welche in Textfig. 6 dargestellt sind und die meiner Ansicht nach aus Stigmentaschen hervorgegangen sind. Ebenso wie die noch zu besprechenden homologen Gebilde des 1. Körpersegmentes besitzen sie noch eine wichtige Funktion, die auch den anderen Stigmentaschen zukommt, nämlich die, den Muskeln des zugehörigen Beinpaares als Ansatzstellen zu dienen<sup>1)</sup>.

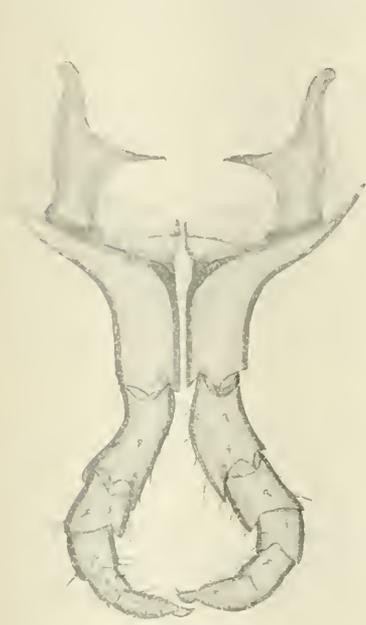


Fig. 5.

Fig. 5. Stigmentaschen und Beine des 1. Körpersegmentes (Halsschild),

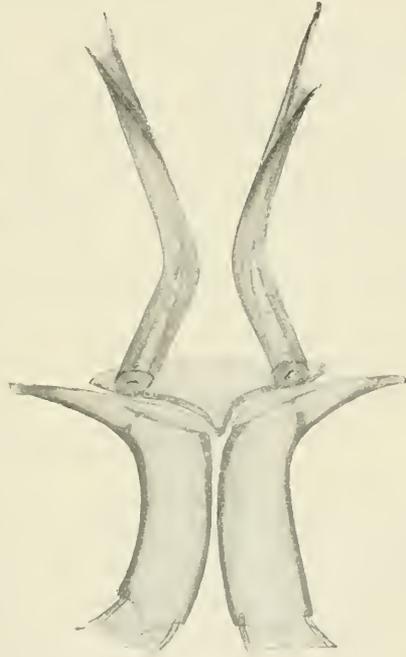


Fig. 6.

Fig. 6. Stigmentaschen des 2. Segmentes.

Im 2. Segment haben sie die Form von gebogenen Chitinspangen, die beim Männchen mit ihrer konkaven, beim Weibchen mit ihrer konvexen Seite aufeinander zu gerichtet sind. Bis etwa zur Mitte besitzen sie ein Lumen mit rundlichem Querschnitt;

1) Betreffs der Verschiebung der beiden ersten Beinpaare und der zugehörigen Stigmentaschen vom 2. und 3. auf das 1. und 2. Segment vergl. p. 490.

nach oben hin verlieren sie das Lumen, werden plattgedrückt und gehen in einen Fortsatz aus, der wieder mit einem Muskel in Verbindung steht. Auf der Vorderfläche besitzen sie eine Art Kamm, der zum besseren Ansatz der Beinmuskeln dient.

Die homologen Gebilde im ersten Körpersegment stellt Textfig. 5 dar. Sie besitzen sehr viel Ähnlichkeit mit den Stigmentaschen der Doppelsegmente. Ebenso wie diese besitzen sie einen medianen und einen lateralen Fortsatz. In ihrem Inneren zeigen sie einen breiten, aber flachen Hohlraum. Auch in der Höhe stimmen sie mit den Stigmentaschen überein. Mit 0,47 mm erreichen sie gerade den Durchschnitt aus vorderen und hinteren Stigmentaschen der mittleren Segmente.

Die Homologie zwischen den Chitintaschen des 1. und 2. Beinpaars mit den Stigmentaschen der folgenden Segmente wird am besten durch die Betrachtung junger Exemplare bewiesen (vgl. Textfig. 4). In diesem Stadium besitzt das Tier noch keine Tracheen, wohl aber müssen die Stigmentaschen vorhanden sein, da die Beine wohlausgebildet sind und die Muskeln der Beine an den Stigmentaschen entspringen. Die vorderen Segmente zeigen in diesem Stadium ebensolche Stigmentaschen wie die Doppelsegmente (Textfig. 4).

#### b) Der Verlauf der Tracheen.

Der Verlauf der Tracheen im Körper ist schon von Rossi bei *Iulus terrestris* einer eingehenden Betrachtung unterzogen worden, doch stimmen die Befunde, die er beschreibt, nicht ganz mit den von mir gemachten überein. Seine Beobachtungen will ich in wörtlicher Uebersetzung voranstellen:

„Vom inneren Winkel jeder vorderen Tasche gehen außerordentlich viele einfache Tracheen aus, welche sich sogleich in mehrere cylindrische Bündel teilen.

1) Ein Bündel geht nach vorn und folgt dabei der Mittellinie des Körpers.

2) Ein anderes Bündel, welches seinen Ursprung unterhalb des ersten nimmt, geht nach hinten und folgt dabei derselben Linie.

3) Ein drittes Bündel, weniger reich an Tracheen, geht nach den Füßen.

Das Bündel, welches nach hinten geht, vereinigt sich mit demjenigen der anderen Seite und bildet ein einziges ziemlich großes Bündel. — Vom äußeren Winkel jeder Tasche gehen auch noch

3 cylindrische Tracheenbündel aus. Ein Bündel geht nach hinten und ein anderes, welches unter dem ersten entspringt, geht nach vorn und nimmt denselben Verlauf, wie beim medio-ventralen beschrieben.“

Demgegenüber möchte ich feststellen, daß bei Iulus mediterraneus die Verteilung der Tracheen dieser Beschreibung nicht ganz entspricht.

Betrachten wir zunächst die Doppelsegmente vom 7. Körpersegment an, so sehen wir, daß die Tracheen zwar stets in schwachen Bündelchen zusammen verlaufen; dagegen ist es keineswegs die Regel, daß sich Tracheen eines Segmentes mit denen eines anderen vereinigen und ein langes Band bilden. Die lateral entspringenden feinen Tracheen strahlen ganz unregelmäßig aus, sie versorgen den Darm, Fettkörper und die Muskulatur, und zwar nicht nur im Bereich des zugehörigen Segmentes, aber sie legen sich nicht mit den Tracheenbündeln der vorhergehenden oder folgenden Segmente zu derartigen Bändern zusammen, wie dies Rossi gezeichnet hat. Die dem medianen Teil der Stigmentasche entspringenden Tracheen versorgen die Muskeln der Beine (vgl. Fig. 26).

Ausnahmen bilden die Tracheen des 6., 5. und 4. Körpersegmentes. Diese Segmente vereinigen ihre Tracheen allerdings zu Bändern, einem medio-ventralen und zwei lateralen. Dies Verhalten hat aber hier seine besondere Ursache; denn die betreffenden Stigmentaschen haben die 3 vordersten Segmente und den Kopf zu versorgen, wo keine eigenen Tracheen vorhanden sind.

Die Stigmentaschen des 4. und die vorderen des 5. Segmentes geben die Hauptmasse der Tracheen zu dem großen medio-ventralen Bande, zu dem auch noch Tracheen von der hinteren Stigmentasche des 5. Segmentes, wenn im Verhältnis zu den beiden anderen Paaren auch nur wenige, hinzutreten.

Die Hauptmasse der lateralen Stämme geht von der hinteren Stigmentasche des 5. Segmentes aus, zu dem das vordere Stigmentaschenpaar des folgenden 6. Segmentes noch einige hinzutreten läßt. Diese beiden lateralen Stämme versorgen die Muskeln der vorhergehenden Segmente (vergl. Textfig. 7). Nur ein verhältnismäßig schwächeres Bündel tritt noch in den Kopf. In der Hauptsache wird dieser von dem medianen Band versorgt. Dieses teilt sich nach seinem Eintritt in den Kopf in zwei Stämme, die sich nach den Seiten wenden und nach den beiden Kopfhälften laufen.

Vorstehende Erörterungen werden durch die Textfig. 7 erläutert.

Fig. 23 stellt einen Querschnitt etwa in der Körpermitte dar. Die vorderen Stigmentaschen des Segmentes sind so getroffen,

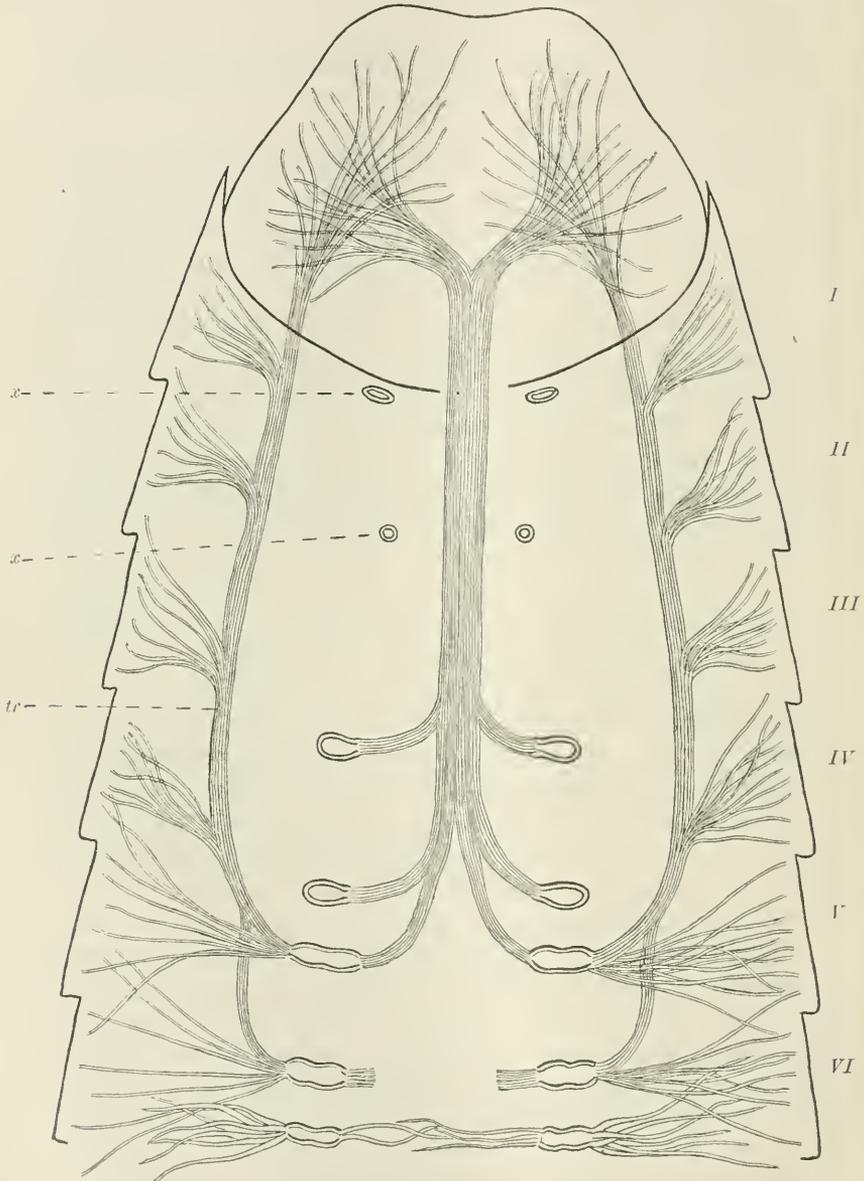


Fig. 7. Schematisches Bild vom Verlauf der Tracheen im vorderen Teil des Körpers von *Iulus mediterraneus*. *tr* Tracheen, *x* chitinige Gebilde des 1. und 2. Segmentes (Stigmentaschen entsprechend).

daß die lateral abgehende große Tracheenmasse und links auch das medianwärts abgehende Tracheenbündel deutlich zu sehen sind. Unter dem Bauchmark liegen starke Tracheen (aus der hinteren Stigmentasche), die sich überkreuzen. Von einem lateralen oder medianen Band ist nichts zu sehen (vergl. auch Fig. 13).

Fig. 21 stellt einen Frontalschnitt durch die Segmente 1—6 dar. Er zeigt im 3. und 4. Segment Teile des medianen und der lateralen Längsstränge. Aber weder dieser Schnitt noch die tiefer gelegenen Schnitte dieser Serie ließen hinter dem 6. Segment noch durchgehende Längsbündel erkennen.

Meine Beobachtungen über den Verlauf der Tracheen weichen also von denen Rossis hauptsächlich dadurch ab, daß bei *Iulus mediterraneus* zusammenhängende, durch mehrere Segmente gehende Tracheenbündel nur in den vordersten 6 Segmenten vorkommen und daß keine kontinuierlichen Bündel durch den ganzen Körper ziehen. Da aber Rossi eine andere Species untersuchte als ich, darf ich seine Angaben nicht für unrichtig erklären. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Species sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten.

#### IV. Das Wachstumsgebiet am Hinterende.

Interessante Verhältnisse in histologischer Hinsicht finden sich an der Ventralseite des Hinterendes der Iuliden, da sich hier eine Wachstumszone (Knospungszone) befindet, in der neue Segmente gebildet werden, wobei die Anlagen der Stigmentaschen und der zugehörigen Muskeln früher erscheinen als die Segmente selbst. Das Gebiet, in welchem solche neue Segmente angelegt werden, befindet sich auf dem Ventralstück des Schlußringes, von welchem oben die Rede war (p. 492).

Zuerst wurden diese Verhältnisse von NEMECK (1901) erwähnt, der darüber folgendes sagt: „Auch bei den Diplopoden fand ich in dieser Partie durchweg embryonale Verhältnisse. Das Nervensystem hängt noch mit dem Ektoderm zusammen, die jungen Ganglien zeigen Einstülpungen, welche an ähnliche Gebilde bei *Peripatus* erinnern. Bei denjenigen Familien, die durch eine unbestimmte Segmentzahl charakterisiert sind, erhält sich zeitlebens eine derartige embryonale Endpartie, wie dies auch bei vielen Anneliden vorkommt. Ich fand es bei geschlechtsreifen Männchen von *Iulus*, *Blaniulus* und *Polyzonium*. Es besitzen also bei diesen Formen noch geschlechtsreife Individuen eine embryonale End-

partie, wo man stummelartige Gliedmaßenanlagen und neu entstehende Bauchganglien vorfindet, welche darauf hinweisen, daß sich hier die Segmentzahl zeitlebens unbestimmt vergrößern kann. Es findet hier zeitlebens eine Anamorphose statt. Aber auch bei Familien, welche im geschlechtsreifen Zustande eine konstante Segmentzahl zeigen, findet anfangs eine Anamorphose statt, gerade so wie z. B. bei den Iuliden. Auch hier gibt es ein wachsendes Schwanzende, wo während der postembryonalen Entwicklung neue Segmente entstehen, doch dauert diese Anamorphose nicht das ganze Leben hindurch. Sie bleibt auf einer gewissen Stufe stehen, und die geschlechtsreifen Tiere zeigen dann immer eine konstante Segmentzahl.“

Da NEMECK keine weitere Beschreibung dieses Wachstumsgebietes und auch keine Abbildung dieser Verhältnisse gibt, will ich diese Mitteilung nach meinen Befunden zu vervollständigen suchen. Zunächst kann ich seine Angaben in Bezug auf *Iulus* im wesentlichen bestätigen. Wenn ich auch bei den Exemplaren von *Iulus mediterraneus*, die mir zur Verfügung standen, keine stummelartigen Gliedmaßen nachweisen konnte, so ergaben doch die histologischen Befunde durchaus embryonale Verhältnisse in dem oben angeführten Bezirk. Man kann stufenweise verfolgen, wie aus dem Bauchmark die einzelnen Ganglien sich differenzieren und von der Hypodermis aus die Anlagen der Stigmentaschen und Muskeln gebildet werden.

Zur Orientierung über die Stelle der Neubildung betrachten wir zunächst den Sagittalschnitt (Taf. XXIX, Fig. 9), welcher das Hinterende eines geschlechtsreifen weiblichen *Iulus* zeigt. Man sieht die eine der beiden Klappen, die den Anus seitlich begrenzen, darunter liegt die Analschuppe (vergl. die Beschreibung des Hinterendes p. 492). Als Fortsetzung dieser Analschuppe, und von ihr durch eine weiche Trennungslinie geschieden, erscheint die Chitinplatte, über welcher sich das Wachstumsgebiet befindet. Es ist dies der ventrale Teil des Schlußringes. Nach vorn hin folgt das beinlose und darauf das letzte beintragende Segment.

Die feineren Verhältnisse sind auf den beiden Sagittalschnitten (Fig. 24 u. 25) dargestellt, von welchen Fig. 24 einen Schnitt sehr nahe der Medianebene wiedergibt, während der Schnitt Fig. 25 ein klein wenig weiter seitlich geführt ist. — An dem letzten beintragenden Segment sieht man in beiden Figuren die Muskeln, welche an den Stigmentaschen ansitzen, in Fig. 25 auch die aus dem Bauchmark herantretenden Nerven.

Das folgende beinlose Segment zeigt sehr merkwürdige Verhältnisse. Man sieht 2 beutelförmige Stigmentaschen mit weitem Lumen, und an denselben sitzen kaudal- und lateralwärts je eine dicke Muskelmasse an. Die Stigmentaschen laufen nach unten spitz zu und haben keine Oeffnung nach außen. Die Muskeln können keine Funktion haben, da keine Beine an diesem Segment vorhanden sind. Es sind also sowohl die Stigmentaschen, als auch die Muskeln nur funktionslose Anlagen, welche erst bei der nächsten Häutung zur Funktion kommen. Die Stigmentasche scheint auch nicht mit Chitin ausgekleidet zu sein, sondern ist lediglich eine sackförmige Einstülpung der Hypodermis.

Betrachten wir uns das Wachstumsgebiet, welches auf das beinlose Segment folgt, von dem eben die Rede war. Hier sehen wir Paare von kleinen Zellmassen, welche offenbar jeweils den Muskeln und Stigmentaschen eines Segmentes entsprechen. Es wird dies auch dadurch bewiesen, daß jeweils zwei Nerven vom Bauchmark herantreten, gerade so, wie wir es bei dem beinlosen Segment gesehen haben (Fig. 25). Es ist mir nicht möglich gewesen, in diesen Zellmassen die Stigmentaschen von den Muskeln zu unterscheiden, da die ersteren noch kein Lumen enthalten.

Die erste dieser Gruppen ist offenbar am weitesten entwickelt, sie zeigt deutlich die Trennung der Zellmassen, aus welchen jeweils eine Stigmentasche mit den dazugehörigen Muskeln hervorgeht. Auch zeigt die Chitinschicht an dieser Stelle eine deutliche Einkerbung, welche offenbar die Stelle bezeichnet, an welcher das Segment hervortreten wird. Je weiter wir nach hinten gehen, desto weniger deutlich ist die Sonderung dieser paarigen Zellmassen. Zunächst sind jeweils die beiden Zellmassen eines Paares (also eines Segmentes) miteinander verschmolzen, und weiter nach hinten treten die Zellmassen so nahe zusammen, daß eine Scheidung immer schwieriger wird. Gleichzeitig wird der Zwischenraum zwischen dem Bauchmark und den Zellmassen immer kleiner, bis schließlich am Hinterende das Bauchmark direkt auf denselben ruht (Fig. 25). Die zu den Muskelmassen verlaufenden Nerven bilden sich also in dem Maße aus, als das Bauchmark sich von den Muskelanlagen entfernt.

Wir müssen nun das Bauchmark ins Auge fassen. Bei den wohlausgebildeten Ganglien desselben liegen die Kerne an der Ventralseite desselben angehäuft und steigen in jedem Segment ein wenig medianwärts auf, um so die Scheidung der beiden Ganglien des Ganglienpaares anzudeuten; ebenso wird die kern-

lose Fasermasse an ihrer Vorder- und Hinterseite und an ihrer Außenseite von Kernen umhüllt, während an der Dorsalseite des Bauchstranges keine Ganglienzellen liegen. Das Bauchmark zeigt in dem beinlosen Segment ein ebenso deutliches Ganglienpaar wie in den vorhergehenden Segmenten, ebenso sind zwei Nerven sehr deutlich zu sehen, welche an die früher genannten Muskelbündel und zwar an deren Vorderseite herantreten (Fig. 25).

In dem folgenden Segmente liegen die Ganglien dicht aneinander, und am hintersten Ende ist eine Scheidung der einzelnen Ganglien nicht mehr möglich, da sie sich aus einer undifferenzierten Masse heraus sondern.

An seinem Hinterende hängt das Bauchmark mit der Hypodermis zusammen, wie Fig. 24 und 25 zeigen; die von der Verbindungsstelle nach hinten ziehende Hypodermis geht in die Hypodermis des Schlußringes und der Analschuppe über. Die von derselben Stelle nach vorn gehende Hypodermis verdickt sich und bildet die vorhin genannten Zellmassen, aus welchen die Muskeln und Stigmentaschen hervorgehen.

Nach dieser Darstellung entstehen also nicht allein die Stigmentaschen, sondern auch die daransitzenden Muskeln aus der Hypodermis, d. h. aus dem Ektoderm. Es könnte befremdlich erscheinen, daß Muskeln einen ektodermalen Ursprung haben, aber bei den Arthropoden ist ein solches Vorkommen nicht ohne Beispiel. Fräulein SNETHLAGE (1905) wies z. B. für *Artemia salina* eine ektodermale Entstehungsweise der Muskulatur nach. Außerdem ist es längst bekannt, daß die Muskeln der Arthropoden sich direkt am Chitin inserieren, was ROSSI auch bei *Iulus* fand.

Dem Gesagten zufolge sehen wir also auf das letzte beintragende Doppelsegment ein beinloses Doppelsegment folgen, an welchem bei der nächsten Häutung Beine entstehen können und für welches schon jetzt die Ganglien, die Stigmentaschen und Muskeln vorgebildet sind. Dahinter sehen wir die Anlagen von weiteren Doppelsegmenten, wobei aber die Duplizität allmählich undeutlicher wird und hauptsächlich an den doppelten Nervenpaaren ersichtlich ist. Auch im Chitin ist schon angedeutet, daß hier neue Segmente entstehen werden, denn es zeigt Kerben, die den einzelnen Anlagen entsprechen.

Von besonderem Interesse war es mir, diese Verhältnisse auch bei jungen Iuliden zu beobachten. Bei dem von Dr. VOM RATH (1886) abgebildeten jüngsten Tier (*Blaniulus*, wahrscheinlich *venustus*) folgen auf die beintragenden Segmente 2 beinlose

Doppelsegmente, in welchen kleine längliche Gebilde abgebildet sind, die offenbar die Anlagen von Stigmentaschen darstellen (Textfig. 2). Dahinter liegt der beinlose Schlußring und die Analklappe. Im folgenden Stadium (Textfig. 3) findet man an den entsprechenden Segmenten (5. und 6. Segment) die ausgebildeten Beinpaare<sup>1)</sup>. Dahinter zählt man bis zum Schlußring 4 beinlose Segmente, die in dem folgenden Stadium sämtlich mit Beinen versehen sind (Textfig. 4).

Ein etwas älteres Tier, welches ca. 4 mm lang war, konnte ich auf Sagittalschnitten untersuchen. Die Befunde passen sehr gut zu dem, was oben vom Hinterende eines geschlechtsreifen Tieres berichtet wurde. Es sind gerade 7 neue Segmente in Bildung begriffen (Fig. 22), die bei der nächsten Häutung mit Beinen versehen werden<sup>2)</sup>. Diese 7 neuen Segmente besitzen alle den Typus des oben besprochenen beinlosen Segmentes. Eine stärker vergrößerte Abbildung von 2 solchen Segmenten gibt Fig. 10. Die Zellmassen, aus denen später Muskelbündel und Stigmentaschen hervorgehen, sind voneinander getrennt, aber noch nicht histologisch differenziert. Nach unten laufen sie spitz zu und gehen in die Hypodermis des jeweils dazu gehörigen Chitinstückes über. Die vordere Zellmasse geht in die Hypodermis der eigentlichen Ventralplatte über und hängt zugleich mit der Hypodermis des vorhergehenden dünnen chitinigen Verbindungs-

---

1) O. VOM RATH beschreibt die Larven mit folgenden Worten: „Die eben ausgeschlüpfte Larve von *Blaniulus* (wahrscheinlich *venustus*) zeigt 3 entwickelte Beinpaare und 4 fernere Beinpaare, die in sackartigen Umhüllungen liegen. Nach der auf dieses Stadium folgenden Häutung hatten die Larven 7 wohlentwickelte Beinpaare. Ferner ist eine Wehrdrüse aufgetreten und eine schwarz pigmentierte Ocelle sichtbar geworden. Nach einer ferneren Häutung bemerkt man 15 Beinpaare, 5 Wehrdrüsen und 2 Ocellen. Darauf folgt ein Stadium, in welchem die Larve 23 Beinpaare, 9 Wehrdrüsen und 3 Ocellen hat.“

2) ROSSI (l. c. p. 24) gibt für *Iulus terrestris* an, daß bei jeder Häutung 6 neue Segmente entstehen. „Wenn die Häutung bevorsteht, sind 6 Segmente in Neubildung, von welchen 5 beintragend werden, während das letzte, welches dem Präantring (Schlußring) vorangeht, dann seinerseits 6 neue Ringe bildet, die wiederum nach einer Häutung die normalen Dimensionen erreichen.“

ROSSI gibt keine Schnittbilder des Wachstumsgebietes und scheint die histologischen Vorgänge nicht untersucht zu haben.

Nach SILVESTRI wächst der Rumpf der Larve von *Pachyiulus communis* bei jeder Häutung um 5, ausnahmsweise um 4 oder 6 Metameren.

häutcheus zusammen. Die hintere Zellmasse hängt offenbar auch mit der Hypodermis der Ventralplatte zusammen, ist aber der Hinterwand des beinlosen Segmentes so eng angelagert, daß sie sich davon nicht deutlich unterscheiden läßt.

Je weiter man nach hinten gelangt, desto weniger sind die zu einem Doppelsegment gehörigen Zellmassen voneinander getrennt. Auch die vordersten dieser Klumpen stehen mit dem Bauchmark in Verbindung, jedoch wird diese Verbindung nicht durch eigentliche Nervenstränge hergestellt, sondern vom Bauchmark treten breite Zellenstreifen mit vielen Kernen an sie heran (Fig. 10). Ueberhaupt ist an der Stelle, die über den 7 neugebildeten Segmenten liegt, das Bauchmark noch nicht so differenziert wie weiter vorn, wo die Nerven zu den ausgebildeten Segmenten abgehen. Das Bauchmark besteht im Gebiet der beinlosen Segmente hauptsächlich aus Kernen, die in eine homogen erscheinende Substanz eingebettet sind. Wenn schon die Zellmassen der letzten jungen Segmente sehr schwer vom Bauchmark zu trennen sind, so gelingt dies an der Stelle, die dem Wachstumsgebiet des vorhin besprochenen *Iulus mediterraneus* homolog zu setzen ist, schon gar nicht mehr. Nur ein dünner hellerer Streifen zwischen dem Bauchmark und der Hypodermis deutet an, daß beide in Trennung voneinander begriffen sind (Taf. XXXI, Fig. 22).

Auf Querschnitten durch das Wachstumsgebiet konnte ich keine hinreichend deutlichen Bilder erhalten. Ich habe daher nur einen Schnitt abgebildet, welcher durch den Anfangsteil des Wachstumsgebietes geht (Fig. 11). Man sieht die kompakten Anlagen der Stigmentaschen und Muskeln, welche ventralwärts in die Hypodermis übergehen.

Wenn ich also meine Beobachtungen noch einmal zusammenfasse, so ergibt sich folgendes: An dem Hinterende von *Iulus* befindet sich (wie schon von NEMECK gefunden), eine embryonale Partie. Diese Partie liegt über dem Chitinstück, welches den ventralen Teil des Schlußringes bildet. An ihrem hintersten Teil gehen Bauchmark, Hypodermis und Muskelanlagen ineinander über, so daß eine Trennung dieser Systeme nicht möglich ist. Nach vorn hin hebt sich das Bauchmark allmählich von der Hypodermis ab. Verdickungen der Hypodermis erzeugen die Muskelmassen, eine Hypodermisfalte bildet vor jeder Muskelmasse die Stigmentasche. Die Muskulatur geht also wie bei vielen Arthropoden auch bei den Iuliden aus dem Ektoderm hervor. Nachdem die Zellmassen für die Stigmentaschen und die zugehörigen Muskeln gebildet

sind, entstehen bei der nächsten Häutung beinlose Doppelsegmente und bei der darauf folgenden Häutung vollkommene, beintragende Doppelsegmente.

Beiläufig möchte ich erwähnen, daß bei Chilopoden ein entsprechendes Wachstumsgebiet bekannt geworden ist. HEYMONS (1902) schreibt darüber folgendes:

„Bei den Lithobiidae und Scutigerae schlüpfen die Jungen von einer unvollkommenen Zahl von Körpersegmenten und Beinen aus dem Ei, bei den Scolopendridae und Geophilidae sind sie in diesem Stadium bereits mit der fertigen Körperorganisation versehen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei der ersten Gruppe, bei welcher also die präanale Knospungszone noch in postembryonaler Zeit tätig ist, die einfacheren Verhältnisse vorliegen.“

„ZOGRAFF (1883) gibt an, daß bei Geophilus zur Zeit, wenn der Embryo die Eischale sprengt, von dem undifferenzierten Schwanzlappen aus noch immer neue Segmente gebildet werden. Bei Scolopendra ist allerdings nach meinen Beobachtungen die Segmentbildung abgeschlossen, noch ehe die Eischale durchbrochen wird, aber auch hier dürfte das verspätete Auftreten des 29. und 30. Metamers als ein letzter Anklang an die Segmentbildung bei anamorphen Chilopoden und Anneliden aufzufassen sein. Tatsächlich bleibt ja auch beim Scolopenderembryo zwischen dem 28. Metamer (Segment der Endbeine) und dem Telson längere Zeit hindurch zunächst eine undifferenzierte Zone zurück, die ich oben als Zwischenstück beschrieben habe, und welche der charakteristischen Knospungszone niederer Articulaten entspricht. Diese Zone liefert dann erst verhältnismäßig spät das Prägenitalsegment und Genitalsegment, erst hiermit ist sie aufgeteilt und als selbständiger Körperabschnitt endgültig verschwunden, sofern nicht etwa der zwischen Genitalsegment und Telson gelegene unscheinbare Querwulst noch einen letzten Ueberrest davon darstellen sollte.“

„Das Telson des Scolopenders betrachte ich als das Homologon des Endsegmentes von Anneliden. Die Berechtigung hierzu erblicke ich darin, daß in beiden Fällen der fragliche Abschnitt in Beziehung zur Afteröffnung steht, daß er am terminalen Körperende sich befindet, keine weitere Gliederung gewinnt, und daß in beiden Fällen unmittelbar vor ihm die Knospungszone gelegen ist.“

## V. Der Darmkanal.

Betreffs des Darmkanals der Diplopoden konnte ich nur einen Autor finden, der die Verhältnisse bei diesen Tieren schildert. Es ist PLATEAU. Dieser teilt den Darm in drei Abschnitte ein: Vorder-, Mittel- und Enddarm. Den Vorderdarm beschreibt er als eine einfache kegelförmige Röhre („un simple tube conique“), die enger ist als der Mitteldarm und von einem Gewebe bekleidet ist, das

er für Fettgewebe hält. („Avec un peu d'attention on voit que le même tissu, mais en couche très mince, se continue à la surface de l'intestin moyen, y soutenant aussi le réseau trachéen; enfin en le comparant au tissu adipeux proprement dit des Iules j'observe une si grande ressemblance que je crois pouvoir affirmer que du tissu adipeux constitue, avec les trachées, l'enveloppe de l'œsophage.“) Der Mitteldarm bietet außen zunächst eine dünne Lage Fettgewebe, darunter liegt eine muskulöse Hülle (tunique musculaire); innen ist er mit Cylinderepithel ausgekleidet; eine Cuticula fehlt. Den Enddarm läßt PLATEAU aus zwei Abschnitten bestehen, einem großen, sehr muskulösen und einem engen, viel kürzeren. Am Uebergang des Mitteldarmes in den Enddarm findet sich ein ringförmiger Vorsprung, der eine Art Sphinkter bildet. An dieser Stelle bildet das Chitin, mit dem der ganze Enddarm ausgekleidet erscheint, eine Reihe von spatelförmigen Fortsätzen, die nach hinten gerichtet sind.

Diese Ausführungen sind größtenteils richtig; ich werde sie bei den Abschnitten, zu denen sie in Beziehung stehen, weiter erörtern.

Der Darm von Iulus zieht sich in gerader Richtung, ohne erhebliche Windungen, durch den ganzen Körper. Er kann in drei Abschnitte geteilt werden, die schon bei makroskopischer Präparation voneinander getrennt erscheinen:

- 1) der Vorderdarm (Oesophagus),
- 2) der Mitteldarm (Magendarm),
- 3) der Enddarm.

Den weitaus größten Teil des Körpers nimmt der Magendarm ein. Er durchzieht den ganzen Hohlraum des Körpers mit Ausnahme der ersten 6—7 Segmente, die auf den Oesophagus, und der letzten 10 Segmente, die auf den Enddarm entfallen.

Der Oesophagus ist bedeutend schwächer als der Magendarm, sein Durchmesser beträgt nur ein Drittel bis ein Viertel von dem des letzteren. Der Uebergang vom Oesophagus in den Magendarm geschieht ganz unvermittelt.

Der Enddarm, der vom Magendarm durch eine Klappe geschieden ist, besitzt drei Abschnitte, deren genaue Verhältnisse weiter unten erörtert werden.

Im allgemeinen ist der Bau des Iulidendarmes ziemlich einfach. Anhängsel fehlen, mit Ausnahme der MALPIGHISCHEN Gefäße und einiger Drüsen, die ihre Ausführungsgänge nach der Mundhöhle entsenden. Aeltere Autoren berichten, daß sich am Mitteldarm zahlreiche kleine Leberschläuche befinden; eine entsprechende

Angabe findet sich auch in ARNOLD LANGS Vergleichender Anatomie (1888); es liegt hier aber offenbar ein Beobachtungsfehler zu Grunde; weder bei makroskopischer Präparation noch bei Betrachtung der Schnittserien ließ sich hiervon etwas erkennen.

Bei der Beschreibung der einzelnen Abschnitte des Darmes will ich den Magendarm (Mitteldarm) voranstellen und die beiden sekundär entstandenen Abschnitte, den Oesophagus und den Enddarm folgen lassen.

### 1. Der Magendarm (Textfig. 8 und Taf. XXIX, Fig. 6 u. 7).

Ich habe für diesen Darmabschnitt die Bezeichnung Magendarm gewählt, weil er der sezernierende und resorbierende Teil des Darmes ist.

Er zeigt sich aus folgenden Schichten zusammengesetzt: Darmepithel, Tunica propria, Muscularis und ganz zu äußerst eine Zellschicht, welche ich für eine Drüsenlage halte. Eine Cuticula ist nur kurz hinter der Einmündung des Oesophagus zu bemerken. Das Darmepithel besteht aus schmalen Cylinderzellen, die einen ziemlich großen runden oder ovalen Kern und reichlich Sekret enthalten. Seine Zellen sind vorn länger als an weiter hinten gelegenen Stellen des Darmes, so daß die Dicke des Epithels nach vorn allmählich zunimmt. — Die Muscularis besteht aus Quer- und Längsmuskulatur, welche so angeordnet ist, daß die Ringmuskulatur von der Längsmuskulatur bedeckt wird (im Gegensatz zu der Anordnung am Oesophagus). Die Muskulatur ist nicht an allen Stellen des Darmes gleichmäßig ausgebildet. Die Längsmuskulatur ist an allen Stellen relativ schwach; sie besteht aus schwachen Bändern, die nur vereinzelt, d. h. in gewissen Abständen voneinander auftreten. Im Gegensatz hierzu bildet die Ringmuskulatur einen Schlauch, der den ganzen Darm umhüllt. Doch weist auch sie verschiedene Stufen der Ausbildung auf. Am vordersten Teil des Magendarmes erscheint sie auf dem Querschnitt in einzelne Bündelchen aufgelöst, welche nicht allzu dicht aneinander liegen, von fast kreisrunder Gestalt mit einem hellen Fleck in der Mitte. Jedes Bündelchen ist wahrscheinlich von einer Scheide umschlossen, die einzelnen Fibrillen sind an die Scheide herangerückt, und im Inneren liegt das Sarkoplasma und erscheint auf Querschnitten als heller Fleck.

Die Zellschicht, welche den Darm bedeckt, steht in Bezug auf ihre Anordnung in Wechselbeziehung zur Muskulatur, d. h. sie tritt nur da gut entwickelt auf, wo die Muskulatur schwach

erscheint. Am hinteren Ende, wo die Muskulatur immer kräftiger wird, ist diese Zellschicht verschwunden; es treten hier nur noch einzelne Zellen auf, die in sehr lockerem Zusammenhang miteinander stehen. Hier haben die Zellen fast kubische Gestalt, und nach vorn gehend sieht man sie nur ganz allmählich sich verlängern (vgl. Taf. XXIX, Fig. 6 u. 7 *drz*). Schließlich erscheinen sie als kleine Säckchen, die nach außen hin abgerundet sind und einen ziemlich ansehnlichen Kern in ihrem unteren Teil enthalten. Am vorderen Teil des Magendarmes bildet die Zellschicht eine einheitliche Lage, die an der Stelle endigt, wo der Magendarm den Oesophagus aufnimmt.

Ich kann die eben besprochenen Zellen nur für Drüsenzellen halten, obgleich Ausführungsgänge nach dem Darmepithel nicht wahrzunehmen waren. Ihr trüber Inhalt, wie die Ähnlichkeit (sowohl was Form als auch Färbbarkeit anlangt) mit den Zellen der unmittelbar daneben liegenden Drüse, die den Oesophagus umgibt, ließ keine andere Deutung zu.

Der Magendarm zeigt an manchen Stellen Einfaltungen, die aber in keiner Beziehung zur Segmentierung des Körpers stehen. Da sich an diesen Stellen die ganze Darmwand faltet, weichen sie in keiner Weise von den allgemeinen Verhältnissen ab.

## 2. Der Oesophagus (Textfig. 8).

An seinem vorderen Ende verengt sich der Magendarm plötzlich und geht in einen dünnen Schlauch über, den Oesophagus.

Der Oesophagus besitzt einen etwa 3—4mal geringeren Durchmesser als der Magendarm. Sein Lumen ist nur an zwei Stellen verändert: einmal verengt an der Uebergangsstelle in den Magendarm und einmal erweitert da, wo er die Mundhöhle bildet. Er zieht sich mit mehreren Biegungen nach dem Kopf und ist hier fast im rechten Winkel zu dem folgenden Abschnitt gestellt. Die an sich geräumige Mundhöhle ist fast völlig von den mit kräftigen Zähnen versehenen Mandibeln ausgefüllt.

Nahe an der Uebergangsstelle in den Magendarm wird die Verengung des Oesophagus durch 6 Septen (Längsfalten) bewirkt, die nur eine kurze Strecke weit vorhanden sind und sehr regelmäßig in das Lumen vorspringen (Taf. XXIX, Fig. 4). Diese Stelle erinnert an den Kaumagen der Insekten. Die Septen zeichnen sich durch verlängerte Epithelzellen und besonders durch die Ausbildung von Bindegewebe aus, das sich in dem durch die Einfaltung des Epithels zwischen diesem und der Muskulatur entstandenen Hohl-

raum findet (Taf. XXIX, Fig. 5). Ausgekleidet ist der Oesophagus mit einer ziemlich dicken Chitincuticula, die auch noch bis in den Anfang des Magendarmes hineinreicht.

Die Muskulatur des Oesophagus weist einen bemerkenswerten Unterschied gegenüber der der anderen Darmabschnitte auf. Es ist nämlich hier eine Verlagerung derselben zu bemerken insofern, als sich die Längsmuskulatur unter der Ringmuskulatur befindet. Eine derartige Lageveränderung hat auch BALBIANI bei *Cryptops* nachgewiesen. Besser ausgebildet ist hier nur die Ringmuskulatur, während die Längsmuskeln nur von wenigen schwachen Bündelchen gebildet werden.

Das Epithel des Oesophagus ist wie bei vielen anderen Arthropoden vor dem Gebiet der Septen auf eine ganz schwache Schicht reduziert, die nur bei starker Vergrößerung deutlich zu sehen ist. Nach der Mundhöhle zu scheint es völlig zu verschwinden. Sphinkteren besitzt der Oesophagus nicht, auch bildet er keinen besonders muskulösen Pharynx.

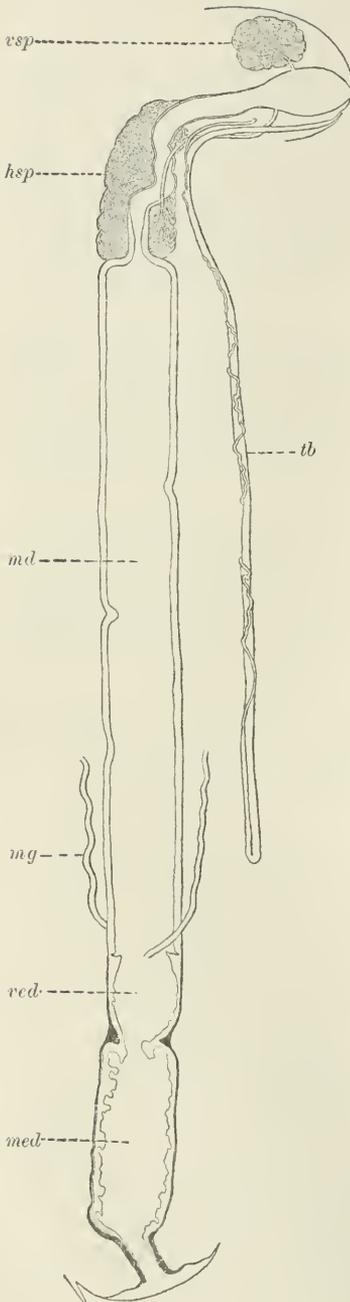
Fig. 4 auf Taf. XXIX zeigt die Verhältnisse im letzten Teil des Oesophagus auf dem Querschnitt. Er bildet ein enges Rohr mit sternförmigem Lumen, welches seine Gestalt den einspringenden Septen verdankt. Eine mächtige Zellmasse von drüsigem Habitus umgibt ihn ringsum; darauf komme ich später zurück.

Fig. 5 gibt eine Septe bei starker Vergrößerung wieder. Das Bindegewebe nimmt den ganzen Raum zwischen dem Epithel und der auf eine Ringmuskellage beschränkten Muscularis ein.

### 3. Der Enddarm (Textfig. 8, Taf. XXIX, Fig. 8 u. 9).

Außerlich ist der Beginn des Enddarmes durch die Einmündung der MALPIGHISCHEN Gefäße gekennzeichnet. Auf dem Längsschnitt sieht man weiter, wie sich an dieser Stelle eine ringförmige Klappe erhebt, so daß sich sein Lumen gegen das des Magendarmes absetzt (vergl. Textfig. 8 und Taf. XXIX, Fig. 8). Diese Stelle ist schon von PLATEAU richtig erkannt worden.

PLATEAU teilt den Enddarm weiterhin in zwei Teile, einen großen ersten Teil und einen kleinen zweiten, der nur den Raum des letzten Körpersegmentes und des Analsegmentes einnimmt. Ich möchte den ersten Teil PLATEAUS noch einmal teilen, da er ja schon äußerlich durch eine kräftige Striktur etwas vor der Mitte eingeschnürt ist. Ich unterscheide also bei *Iulus mediterraneus* drei Abschnitte des Enddarmes: den ersten vom Beginn bis zur Striktur, den zweiten mittleren von der Striktur bis zum



Anfang des viel engeren schräg absteigenden dritten Endabschnittes und diesen letzten selbst.

Der vordere und mittlere Abschnitt besitzen im großen ganzen etwa dasselbe Lumen wie der vorhergehende Magendarm. In dieser Hinsicht unterscheidet sich der hintere Abschnitt von ihnen. Er ist sehr kurz und eng und nimmt die schon von PLATEAU angegebene Ausdehnung ein.

Die Klappe, die den Enddarm vom Magendarm trennt, ist äußerlich nicht wahrzunehmen, sie beruht lediglich auf einer eigenartigen Differenzierung der histologischen Elemente an der betreffenden Stelle (Taf. XXIX, Fig. 8). Sie ragt ringförmig in das Lumen des Darmes vor und kommt dadurch zu stande, daß ein Polster aus Bindegewebe zwischen Epithel und Muscularis eingelagert ist, welches offenbar den Zweck hat, das Lumen dieses Darmabschnittes beim Zusammenziehen möglichst zu verengen. Das Gewebe besteht aus ziemlich großen, locker angeordneten Zellen mit ansehnlichen Kernen. Nach hinten nimmt seine Mächtigkeit ab, so daß es auf dem Längsschnitt einen Keil bildet, der sich zwischen die oben genannten Schichten einschiebt.

Fig. 8. Schematisches Bild des Darmkanals mit seinen Anhängen. *md* Mitteldarm, *ved* vorderer, *med* mittlerer Teil des Enddarmes, *mg* MALPIGHISCHE Gefäße, *hsp* hintere Speicheldrüse, *vsp* vordere Speicheldrüse, *tb* tubulöse Drüse.

Das Epithel weicht an dieser Stelle bemerkenswert ab. Bis unmittelbar vor und hinter der Klappe ist es ziemlich hoch; über die Klappe zieht es sich dagegen als eine ganz schwache Schicht. PLATEAU schreibt: „Au point de jonction de l'intestin moyen et l'intestin terminal, l'épithélium du premier cesse brusquement . . .“ Dies ist für *Iulus mediterraneus* in dem Sinne zu verstehen, daß das Epithel an dieser Stelle keineswegs unterbrochen ist, sondern daß das deutliche Cylinderepithel des Mitteldarmes plötzlich in das mit Chitin ausgekleidete flache Epithel des Enddarmes übergeht (Taf. XXIX, Fig. 8).

Noch eine andere histologische Eigentümlichkeit besitzt diese Klappe. Der ganze Enddarm hat eine deutliche chitinige Cuticula, welche als homogenes Häutchen über dem Epithel hinzieht. An der Stelle, wo die Klappe vorspringt, ist diese Cuticula stark verdickt und bildet ansehnliche Zähnnchen, die in großer Anzahl in mehreren Reihen hintereinander stehen. Sie sind nach hinten gerichtet und bilden eine Art Reuse, die ein Zurücktreten von Nahrung in den Magendarm verhindert (Taf. XXIX, Fig. 8).

Das Auftreten dieser Cuticulargebilde ist schon von PLATEAU beobachtet worden. Er beschreibt sie folgendermaßen: „ . . . un certain nombre de rangés d'appendices chitineux aplatis et arrondis au bout comme de petites spatules . . .“ Bei *Iulus mediterraneus* kann man schon von Zähnnchen reden. Die Form und Anordnung dieser Gebilde ist wohl verschieden bei den einzelnen Species. So konnte ich bei *Iulus sabulosus* keine Zähnnchen finden, dafür war der ganze vorderste Teil des Enddarmes mit kleinen abgerundeten Höckerchen, wie mit einem Pflaster ausgekleidet.

Ein Bild der Klappe zeigt Fig. 8 auf Taf. XXIX.. An der Außenseite befindet sich die Muscularis, die an dieser Stelle merkwürdigerweise nicht auffällig verdickt erscheint. Auf die Muskulatur folgt das Bindegewebe, welches sich nach hinten zwischen Muskel und Epithel einschibt. Ueber dem Bindegewebe findet sich das Epithel, aus gleichartigen Zellen bestehend. Nur über den Fortsatz und die innere Seite der Klappe geht es in dünner Schicht weg. Von den Zähnnchen sind zwei Reihen zu sehen. Das Epithel bildet im Enddarm Erhebungen, die durch verlängerte oder verkürzte Zellen hervorgebracht werden. Hierdurch unterscheidet es sich ebenfalls vom Magendarm.

Zwischen dem vorderen und mittleren Abschnitt des Enddarmes befindet sich eine Striktur, die von kräftigen Ringmuskeln umgeben ist, so daß hier ein Sphinkter gebildet wird, der offenbar

bei der Entleerung des Darmes in Funktion tritt. Der mittlere Teil des Enddarmes besitzt ein etwa eben so weites Lumen wie der vorhergehende Abschnitt. Er besitzt mehrere große Ausstülpungen, die durch Faltung des Epithels entstanden sind; so befindet sich eine Ringfalte gleich hinter der Striktur, welche zum Teil durch sie hervorgerufen wird. Zwei andere Falten, die sich aber nicht um den ganzen Darm herumziehen, liegen am Uebergang in den letzten Abschnitt.

Dieser letzte Abschnitt hat viel Aehnlichkeit mit dem Oesophagus; er ist wie dieser ein enges Rohr, allerdings bei weitem nicht so lang wie letzterer. Außerdem zeichnet er sich durch 6 Septen (Längsfalten) aus, die aber nicht so regelmäßig angeordnet sind und selbst wieder Einbuchtungen aufweisen. Besonders auffällig ist die mächtige Entwicklung der Muskulatur, die besonders am Uebergang in den mittleren Abschnitt eine gewaltige Ausbildung erfährt. Und zwar ist es wieder die Ringmuskulatur, die sich besonders auszeichnet; die Längsmuskulatur zeigt sich ja auch an dieser Stelle am besten entwickelt, bekommt aber doch nicht die Bedeutung wie die erstere. Das Darmepithel ist im letzten Abschnitt stark reduziert; deutlich reicht es nur bis etwa in die Mitte desselben; weiterhin kann man es nicht mehr deutlich erkennen (vergl. Taf. XXIX, Fig. 9). Auffallend ist der Unterschied in der Höhe der Epithelzellen, an manchen Stellen sind sie kaum noch zu sehen; an anderen Stellen erreichen sie dagegen eine beträchtliche Höhe.

Der After des Tieres liegt innerhalb der Analklappe. Er ist ein medianer Längsspalt zwischen den beiden Hälften der Klappe (Taf. XXIX, Fig. 2 u. 3).

Was die Befestigung des Darmes anlangt, so finden sich nur zwei Stellen, wo er durch besondere Muskeln mit dem Integument zusammenhängt; diese befinden sich am Anfang und am Ende des Darmes. Am Anfang des Darmes nur an dem Teil des Oesophagus, der im Kopfe verläuft. Es finden sich hier Muskelbündel, die immer zu 3 oder 4 vereinigt nach der Körperdecke verlaufen. Am hinteren Teil ist es der letzte Abschnitt des Enddarmes, dessen Ringmuskulatur plötzlich schwächer wird und sich in muskulöse Bänder auflöst, welche die Befestigung an der Körperwand übernehmen. Im übrigen ist der Darm von einer dünnen Fettkörperschicht umgeben, die aber nirgends stark ausgebildet ist.

Schleimzellen, wie sie im Darm anderer Arthropoden vor-

kommen, konnten bei *Iulus mediterraneus* nicht aufgefunden werden. Wahrscheinlich hat die oben (p. 510) beschriebene Drüsenschicht die Funktion dieser Zellen übernommen.

#### Drüsen des Darmkanals.

Wie die obigen Ausführungen über den Darmkanal ergeben, ist dieser verhältnismäßig einfach gebaut, obgleich *Iulus* nur pflanzliche Nahrung zu sich nimmt. Der entodermale Darm, der Magendarm, nimmt nur etwa  $\frac{2}{3}$  von der Länge des gesamten Darmtraktes ein, wobei noch zu berücksichtigen ist, daß sich Leberschläuche oder andere Differenzierungen des Mitteldarmes nicht finden. Es ist daher von besonderer Bedeutung, daß dem Darmkanal eine Reihe von Drüsen zugeordnet sind. Auch die oben beschriebene Zellschicht (p. 510), die sich besonders an dem Anfangsteil des Magendarmes findet, ist wohl, wie ich oben erwähnte, als Drüsenschicht aufzufassen.

Ehe ich zur Beschreibung der Drüsen übergehe, will ich mitteilen, was bis jetzt über dieses Thema geschrieben wurde.

Plateau beschreibt eine tubulöse Drüse (*glande antérieure, dite salivaire*) mit folgenden Worten: „Les glandes antérieures sont au nombre de deux, placées sur les côtés du tube digestif et s'étendent depuis la bouche jusque vers le tiers postérieur ou même la terminaison de l'intestin moyen. Chaque de ces glandes est un très long tube cylindrique de 0,2 mm de diamètre environ, un peu sinueux, s'ouvrant dans la cavité buccale par un col étroit suivant l'oesophage auquel il adhère, pendant un petit trajet, puis longeant le tube digestif sans y être directement uni, jusque près de l'origine de l'intestin terminal, arrivé là, il se replie brusquement en anse, revient sur lui-même, suit d'abord parallèlement la première moitié en y adhérant intimement, puis s'enroule plus ou moins autour d'elle pour se terminer en coecum non loin de son point de départ. Un de ces appareils, déroulé complètement, atteint facilement la longueur totale du corps du Myriopode.“

Die Mündungsstelle dieser tubulösen Drüse wurde von Rossi genauer festgestellt: „Die Mündung dieser Drüsen befindet sich am vorderen Ende des *Gnathochilariums* zwischen den *Mala gnathochilarii* und den *Lobi linguales* (nach der Bezeichnung LATZELS). An diese äußere Mündung schließt sich zunächst ein chitinöser Kanal an, welcher zwischen der *Stipes gnathochilarii* und der *Lamella lingualis* sich hinzieht und dann erst in den mit Epithel versehenen Ausführgang der Drüse übergeht. Das Drüsen-

epithel geht in das Epithel des Gnathochilariums über.“ (Nach dem italienischen Original übersetzt.) Den Verlauf der Drüse beschreibt ROSSI ebenso wie PLATEAU.

SILVESTRI unterscheidet bei *Pachyulus communis* 4 Paar Kopfdrüsen, von denen eines röhrig ist — das, welches PLATEAU und ROSSI schilderten — die anderen traubig. Von diesen traubigen Drüsen münden 2 Paar oberhalb und seitwärts in die Mundhöhle und lagern über dem Gehirn, während das dritte Paar zwischen Mandibula und Hypopharynx ausmündet und sich rückwärts längs des Vorderdarmes erstreckt.

Den von PLATEAU und ROSSI gelieferten Beschreibungen der ersten Drüse, welche ich die tubulöse Drüse nennen will, ist eigentlich nicht viel mehr hinzuzufügen. Ich kann die Befunde dieser Autoren an meinen Präparaten von *Iulus mediterraneus* nur bestätigen. Der Ausführungsgang der Drüse mündet, wie ROSSI bei *Iulus communis* schon beobachtete, am Vorderrand des Gnathochilariums; ebenso kann ich die Angabe von ROSSI bestätigen, daß das Drüsenepithel an der Mündung in die Hypodermis des Gnathochilariums übergeht. Wenn man von der Mündung der Drüse ausgeht, so bemerkt man, daß der Drüsenschlauch sich rückwärts ohne erhebliche Windungen seitlich unter dem Darm hinzieht und nahezu bis in die Region des Enddarmes reicht (Textfig. 8). Die zweite Hälfte der Drüse ist rückläufig, geht erst ein Stück mit der ersten parallel und zieht dann, in Schlingen auf und um den ersten Teil sich legend, wieder nach vorn. Der Anfang der Drüse findet sich merkwürdigerweise im Kopf, unterhalb des Oesophagus (Textfig. 8). Dieser im Kopf verlaufende Teil ist wieder von dem ersten Teil losgelöst und macht fast den Eindruck, als wenn er der Ausführungsgang einer selbständigen Drüse wäre. Am Ende ist er in ein Bläschen erweitert, blind geschlossen und besitzt ein schwächeres Epithel (Fig. 18).

Die Histologie dieser tubulösen Drüse ist äußerst einfach. Die Drüse besteht aus einer einzigen Lage radiär stehender Zellen, die nach innen vorgewölbt sind. Wenn man auf Schnittbildern häufig 3—4 Lumina dicht um ein Hauptrohr gelagert findet, so ist das aus der Lage des gewundenen Teiles der Drüse zu erklären, der sich, wie erwähnt, in vielen Schlingen auf den ausführenden Teil legt. Vgl. Textfig. 8 und Fig. 23, auch Fig. 19a.

Aus der Lage der Mündungsstelle der Drüse schließt ROSSI, daß sie keine Speicheldrüse ist, sondern zum Nestbau Verwendung findet. O. VOM RATH (1890) bezweifelt aber, daß die am Mund

mündenden Drüsen das Sekret zum Nestbau liefern, da die Tiere beim Nestbau die Erde mit der Analregion betupfen.

Was SILVESTRI für *Pachyiulus comm.* festgestellt hat, gilt auch für *Iulus mediterraneus*: es ist obige Drüse die einzige Röhrendrüse, die sich im Organismus von *Iulus* findet (wenn wir von den MALPIGHISCHEN Gefäßen absehen). Alle anderen Drüsen sind traubig.

Auf Querschnitten durch den Hinterkopf von *Iulus mediterraneus* sind 3 Drüsenlumina zu finden, ein großes in der Mitte und 2 kleinere darüber bzw. darunter. Das mittlere, große, rührt von der eben besprochenen tubulösen Drüse her, dasjenige, welches sich unter diesem findet, gehört dem letzten, losgelösten Teil derselben Drüse an. Das dritte Lumen liegt in der Mitte eines großen Drüsenkomplexes und ist der Ausführkanal einer selbständigen Drüse, welche ich die hintere Speicheldrüse nennen will.

Man sieht den Kanal zwischen Mandibel und Hypopharynx münden, es handelt sich hier also um die von SILVESTRI erwähnte Drüse. Da die Drüse den Vorderdarm umgibt, ist ihr Ausführungsgang nur kurz. Merkwürdig ist, daß er während fast seines ganzen Verlaufes von Drüsengewebe umgeben ist, welches im hinteren Teil des Kopfes noch einmal so stark auftritt, daß es als Drüse für sich betrachtet werden könnte, wenn nicht der Kanal dieses Stück mit gleichbleibendem Lumen durchbohrte. Die Drüse selbst liegt der Hauptmasse nach um den Vorderdarm herum, und zwar sind die rechte und die linke Hälfte über und unter dem Darm miteinander vereinigt; ich betrachte sie daher als eine einzige Drüse, die nur paarige Ausführungsgänge besitzt. Auch auf dem Querschnitt erscheint sie als einheitliche Drüsenmasse. Früher wurde diese Drüse als Fettkörper betrachtet; noch ROSSI nennt sie „corpo adiposo“, scheint also über ihre histologische Natur noch nicht im klaren gewesen zu sein. Die Drüse nimmt den Raum zwischen Oesophagus und Körpermuskulatur ein<sup>1)</sup>, und zwar ist ihr Querschnitt an der Stelle, wo der Vorderdarm in den Magendarm mündet, am größten und nimmt nach vorn hin ab.

Der Ausführungsgang, welcher seitlich neben dem Vorderdarm liegt, verläuft erst über dem Ausführungsgang der ersten Drüse. An der Stelle, wo er in den Kopf eintritt, kreuzt er den erwähnten Gang an der Innenseite (also nach dem Vorderdarm zu) und verläuft

1) Speicheldrüsen treten auch am Darm der fleischfressenden Chilopoden auf, aber nicht in der Mannigfaltigkeit wie bei *Iulus*. Nach VOGT und YUNG besitzt *Lithobius forficatus* ein Paar traubige Speicheldrüsen, die auf beiden Seiten des Oesophagus liegen.

schräg unter dem Ausführungsgang der ersten Drüse, steigt aber dann im Bogen auf, um von unten her am Boden der Mundhöhle im letzten Teil derselben zu münden (Textfig. 8).

Es handelt sich hier um eine traubige Drüse, die Zellen stehen radiär um die Ausführungsgänge. Die Zellen dieser Drüse sind insofern von denen der ersten unterschieden, als sie nicht nach innen vorgewölbt sind. Den Ausführungsgang zeigt Fig. 19 b.

Außer diesen beiden bis jetzt besprochenen Drüsen findet sich noch eine dritte Drüse, die ebenfalls traubig ist und paarige Ausführungsgänge besitzt. Diese Drüse liegt im Kopf über und vor dem Gehirn, oberhalb der Mundhöhle (Textfig. 8). Ich nenne sie die *vordere Speicheldrüse*. Das Gehirn besteht aus zwei größeren seitlichen Teilen, die durch zwei Brücken miteinander in Verbindung stehen. In dem Raum zwischen der Chitinwand und diesen Brücken liegt die Hauptmasse der Drüse, welche nur wenig über die seitlichen Gehirnteile übergreift (Taf. XXX, Fig. 20). Sie ist ebenso wie die vorige Drüse gebaut und besitzt 2 kurze Ausführungsgänge, die, von Drüsengewebe umkleidet, medianwärts und vorwärts laufen und am Dach der Mundhöhle, ungefähr in der Mitte derselben, nahe der Medianebene münden.

#### Die MALPIGHISCHEN Gefäße.

Außer den Drüsenschläuchen, die an dem Kopf münden, besitzt der Darmkanal von Iulus noch MALPIGHISCHE Gefäße. Diese sind außerordentlich lange Schläuche, die in den Anfangsteil des Enddarmes münden. Sie lassen sich bei Betrachtung mit der Lupe nur schwer von den anderen Drüsen unterscheiden, zumal sie sich nach vorn in vielen Windungen bis in die Region der vorderen Segmente erstrecken. Es sind, wie von ROSSI festgestellt wurde, „nur zwei MALPIGHISCHE Gefäße vorhanden, die seitlich in den Enddarm münden, nahe der Stelle, wo er durch die Klappe vom Magendarm geschieden ist“ (Textfig. 8). Die geringe Anzahl der Gefäße wird durch die außerordentliche Länge derselben gut ausgeglichen; kann man doch auf dem Querschnitt bemerken, daß sie sich mehrmals in ganzer Ausdehnung von vorn nach hinten erstrecken, so daß man manchmal 3—4 Querschnitte von ihnen seitlich unterhalb des Darmes sehen kann. Vergl. Taf. XXX, Fig. 13. In histologischer Beziehung unterscheiden sie sich nicht sehr von den Drüsen; sie zeigen ein Cylinderepithel aus nahezu kubischen Zellen und ein Lumen, in dem manchmal zarte Gerinnsel zu sehen sind.

## Literaturverzeichnis.

- 1) ATTEMS, Graf O., „Myriopoden“ in: Zoolog. Ergebnisse der 3. asiatischen Forschungsreise des Grafen EUGEN ZICHY, Leipzig 1901.
- 2) BALBIANI, E. G., Le tube digestif de Cryptops. Arch. de Zoologie exp. et générale, T. VIII, 1890.
- 3) BODE, JOH., Polyxenus lagurus DE GEER. Zeitschr. f. ges. Naturw., Bd. XLIX, 1877.
- 4) CAUSARD, M., Recherches sur la respiration branchiale chez les Myriopodes diplopodes. Bull. scientifique de la France et de la Belgique, T. XXXVII, 1903.
- 5) FABRE, M., Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriopodes. Annales des Sciences naturelles, T. III, 1855.
- 6) HAASE, E., Das Respirationssystem der Symphylen und Chilopoden. SCHNEIDER, Zoolog. Beiträge.
- 7) HEATHCOTE, F. G., The postembryonic development of Iulus terrestris. Philosophical Transact. of the Royal Society of London, Vol. CLXXIX, 1888.
- 8) HENNINGS, C., Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXVI, 1904.
- 9) — Neuere Myriopodenarbeiten. Zoolog. Centralbl., Bd. XIII, 1906.
- 10) HEYMONS, R., Mitteilungen über die Segmentierung und den Körperbau der Myriopoden. Sitzungsber. der Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Bd. XL, 1897.
- 11) — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, Heft 33, Stuttgart 1901.
- 12) KENYON, FR. C., The Morphology and Classification of the Pauropoda with notes on the morphology of the Diplopoda. Tuft's College Studies, Vol. IV, 1895.
- 13) LATZEL, R., Die Myriopoden der Oesterr.-Ungar. Monarchie, Wien 1880.
- 14) NEMECK, Zur Phylogenie einiger Diplopodenfamilien. Zoolog. Anz., 1901.
- 15) NEWPORT, G., On the Organs of Reproduction and the Development of the Myriapoda. Phil. Transact. R. Soc. London, 1841.
- 16) PALMÉN, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems, Helsingfors 1877.

- 17) PLATEAU, Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriopodes de Belgique. Mém. Acad. R. Belgique, T. XLII, 1878.
- 18) VOM RATH, OTTO, Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. (Dissert. vorgel. d. math.-naturw. Fakultät zu Straßburg i. E.) Bonn, 1886.
- 19) — Ueber die Fortpflanzung der Diplopoden. Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. V, 1890.
- 20) — Zur Biologie der Diplopoden. Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. V, 1891.
- 21) ROSSI, G., Sul sistema nervoso sottointestinale dei Myriapodi. Atti della R. Accad. del Lincei, Rendiconti 1901, Vol. X.
- 22) — Sull'apparecchio digerente dell' Iulus communis. Bull. della Società entomologica italiana, Firenze 1902.
- 23) — Sulla organizzazione dei Myriapodi. Ricerche Lab. Anat. Roma, Vol. IX, 1902.
- 24) — Sulla respirazione cutanea e branchiale dei Diplopodi. Zoolog. Anz., 1904.
- 25) SILVESTRI, F., Sulle ghiandole cefaliche o anteriori del Pachyulus communis (SAVI), Portici 1902.
- 26) — Acari Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta; Classis Diplopoda, Vol. I, Portici 1903. (Referat v. HENNINGS in: „Neuere Myriopodenarbeiten“.)
- 27) SNETHLAGE, E., Ueber die Frage vom Muskelansatz und die Herkunft der Muskelanlage bei den Arthropoden. SPENGLER, Zoolog. Jahrb., Bd. XXI, 1905.
- 28) VERHOEFF, K., Zur Phylogenie der Diplopoden. CARUS, Zoolog. Anz., 1901.
- 29) — „Myriopoda“ in: BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. V, II. Abt., Leipzig 1902.
- 30) VOGES, E., Beiträge zur Kenntnis der Iuliden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXI, 1878.
- 31) — Das Tracheensystem von Glomeris. CARUS, Zoolog. Anz., 1879.
- 32) — Das Respirationssystem der Scutigерiden. CARUS, Zoolog. Anz., 1882.
- 33) VOGT und YUNG, Lehrbuch der praktischen vergl. Anatomie, Braunschweig 1889—1894.

Während des Druckes erschienen die Mitteilungen von H. E. ZIEGLER: „Ueber die Tracheen von Iulus“ und von W. EFFENBERGER: „Ueber die Tracheen von Polydesmus“, beide im Zoolog. Anzeiger, Bd. XXXI, 1907. Die erstere nimmt schon auf meine Arbeit Bezug.

## Erklärung der Abbildungen.

## Buchstabenerklärung.

<i>ant</i> Antenne	<i>lh</i> laterales Horn der Stigmentasche
<i>ank</i> Analklappe	<i>lm</i> Längsmuskulatur
<i>ans</i> Analschuppe	<i>mgf</i> MALPIGHISCHES Gefäß
<i>bgw</i> Bindegewebe	<i>mus</i> Muskel
<i>bm</i> Bauchmark	<i>mx</i> Matrix (Hypodermis)
<i>bls</i> beinloses Segment	<i>mh</i> mediales Horn d. Stigmentasche
<i>cut</i> Cuticula	<i>n</i> Nerv
<i>cutz</i> Cuticularzähnen	<i>oes</i> Oesophagus
<i>d</i> Darm	<i>ovd</i> Ovidukt
<i>dgf</i> Dorsalgefäß	<i>rf</i> Ringfalte
<i>dr</i> Drüse	<i>rm</i> Ringmuskulatur
<i>drg</i> Drüsengang	<i>s</i> Sehne
<i>drz</i> Drüsenzelle	<i>sr</i> Schlußring
<i>ds</i> Darmsepte (einspringende Falte)	<i>st</i> Stigma
<i>ep</i> Epithel	<i>stt</i> Stigmentasche
<i>emi</i> mittlerer Teil des Enddarmes	<i>tpr</i> Tunica propria
<i>el</i> letzter Teil des Enddarmes	<i>tr</i> Tracheen
<i>geh</i> Gehirn	<i>v</i> Vulva
<i>gnat</i> Gnathochilarium	<i>wz</i> Wachstumszone
<i>hyp</i> Hypodermis	<i>zk</i> Zellkern
<i>lbs</i> letztes beintragendes Segment	

## Tafel XXIX.

Fig. 1. Der Kopf und die 5 vordersten Segmente von *Iulus mediterraneus*, von der Bauchseite betrachtet. *I, II, III* u. s. w. Nummern der Beinpaare, *1, 2, 3, 4* Nummern der Segmente.

Fig. 2. Analregion von *Iulus mediterraneus*. *lbs* letztes beintragendes Segment, *bls* beinloses Segment, *sr* Schlußring.

Fig. 3. Dieselbe nach Entfernung des letzten beintragenden und des beinlosen Segmentes.

Fig. 4. Querschnitt durch den Oesophagus kurz vor der Einmündung in den Magendarm. *dr* hintere Speicheldrüse.

Fig. 5. Eine Längsfalte des Oesophagus, stärker vergrößert. Ueber die Epidermis zieht sich die chitinige Cuticula. Der Hohlraum zwischen Epidermis und Muskulatur ist von Bindegewebe ausgefüllt.

Fig. 6. Ein Stück des Magendarmes längsgeschnitten. Die Drüsenzellen (*drz*) sind länglich.

Fig. 7. Ebensolcher Schnitt nach dem Ende des Magendarmes zu. Die Drüsenzellen sind kubisch.

Fig. 8. Die Klappe zwischen dem Magendarm und dem ersten Abschnitt des Enddarmes, längsgeschnitten. *ep* Epithel des Enddarmes.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Analregion eines geschlechtsreifen Tieres. Hinsichtlich der Wachstumszone (*wz*) vergleiche noch Fig. 24 und 25.

Fig. 10. 2 Segmente aus der Knospungszone, aus Fig. 22 stärker vergrößert.

Fig. 11. Bild eines Querschnittes durch die Wachstumszone (etwas schematisiert).

Fig. 12. Starke Tracheen, welche von der hinteren Stigmentasche eines Doppelsegmentes ausgehen, längs- und querschnitten.

#### Tafel XXX.

Fig. 13. Querschnitt durch die vordere Körperhälfte von *Iulus mediterraneus*. Unter dem Darm liegt auf jeder Seite die tubulöse Drüse (*dr*) und ein mehrmals getroffenes MALPIGHISCHES Gefäß (*mgf*).

Fig. 14. Typus einer hinteren Stigmentasche aus den Doppelsegmenten.

Fig. 15. Stigmentasche des 4. Segmentes von vorn gesehen.

Fig. 16. Stigmentaschen des 5. Segmentes von vorn gesehen.

Fig. 17. Stigmentaschen des 6. Segmentes von vorn gesehen (typisch für die folgenden Doppelsegmente).

Fig. 18. Anfangsteil der tubulösen Drüse (Röhrendrüse).

Fig. 19. a Tubulöse Drüse (Röhrendrüse) im Längsschnitt mit dem darumgewundenen rücklaufenden Teil im Querschnitt. b Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüse im Längsschnitt.

Fig. 20. Drüse vor dem Gehirn (vordere Speicheldrüse).

#### Tafel XXXI.

Fig. 21. Frontalschnitt durch die ersten 6 Segmente. Man sieht die Stigmentaschen des 1. Fußpaares (*stt I*), des 2. Fußpaares (*stt II*), des Fußpaares des 4. Segmentes (*stt IV*) und die Stigmentaschen der beiden Fußpaare des 5. Segmentes (*stt V*); von den Stigmentaschen des 6. Segmentes sind die Tracheen getroffen (*stt VI*).

Fig. 22. Längsschnitt durch das Wachstumsgebiet eines jungen *Iulus* von ca. 4 mm Länge. Ein Detailbild dazu ist Fig. 10.

Fig. 23. Bild eines Querschnittes, welcher etwas weiter hinten liegt als Fig. 13 und stärker vergrößert ist. Man sieht die tubulöse Drüse (*dr*), die vorderen Stigmentaschen (*stt*) und unter dem Bauchmark Tracheen aus den hinteren Stigmentaschen.

Fig. 24. Längsschnitt durch das Wachstumsgebiet eines geschlechtsreifen Tieres nahe der Medianebene. Vergl. Fig. 9.

Fig. 25. Ein Schnitt aus derselben Längsschnittserie, mehr lateralwärts gelegen.

Fig. 26. Längsschnitt in der Nähe der Medianebene durch den ventralen Teil eines Doppelsegmentes. Man sieht die an der medialen Seite der Stigmentaschen sich ansetzenden Beinmuskeln.

Fig. 27. Längsschnitt wie voriger, nur mehr lateral, so daß die Stigmentaschen in der Längsrichtung und die Stigmen getroffen sind.

**Jahresbericht**  
der  
**Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**  
zu Jena

für das Jahr 1905 erstattet von

**G. Linck,**

d. Z. I. Vorsitzender.

1. Sitzung am 13. Januar.

Herr KÖHLER: Mikroskopische Untersuchungen mit ultraviolettem Licht.

2. Sitzung am 3. Februar.

Herr v. BARDELEBEN: Ueber bisher unbekannte Bestandteile des Unterkiefers der Säugetiere, besonders des Menschen.

3. Sitzung am 17. Februar.

Herr FR. SCHULZ: Ueber Anatomie und Physiologie säureabsondernder Meeresschnecken.

4. Sitzung am 3. März.

Herr H. SIEDENTOPF: Ultramikroskopische Untersuchungen über Salzfarbungen.

5. Sitzung am 12. Mai.

Herr BINSWANGER: Die psychiatrische Begründung der hysterischen Krankheitserscheinungen.

6. Sitzung am 26. Mai.

Herr DETMER: Physionomie brasilianischer und javanischer Urwälder.

7. Sitzung am 23. Juni.

Herr<sup>28</sup> DINGER: Die Aesthetik des menschlichen Leibes.

8. Sitzung am 7. Juli.

Herr KIONKA: Ueber Entstehung und Wesen der Gicht.

9. Sitzung am 21. Juli.

Herr WINKELMANN: 1) Diffusion von Wasserstoff durch Metalle.  
2) Demonstration zur ABBESchen Theorie des Mikroskopes.

## 10. Sitzung am 3. November.

- 1) Herr RIEDEL: Ueber die Querresektion des Magens (mit Vorstellung von Operierten).
- 2) „ IMMENDORFF: Der Luftstickstoff, seine Bedeutung und Ausnutzung in der chemischen Technik und in der Landwirtschaft.

## 11. Sitzung am 17. November.

Herr STAHL: Ueber Laubfarbe und Himmelslicht.

## 12. Sitzung am 1. Dezember.

- Herr LUBOSCH: Ueber Variationen am Kiefergelenk des Menschen und ihre Bedeutung.
- „ RIEDEL: Ueber die Torsion des Netzes und der Appendices epiploicae.

## 13. Sitzung am 15. Dezember.

Herr HERTEL: Ueber den Gehalt verschiedener Spektralbezirke in physiologisch wirksamer Energie.

## Vorträge in der Sektion für Heilkunde.

## 1. Sitzung am 19. Januar.

- 1) Herr RÖPKE: a) Ueber Darmwandbruch.  
b) Ueber akute Typhlitis.
- 2) „ GROBER: Ueber das Schicksal der eiweißlösenden Verdauungsfermente im Darmkanal.
- 3) „ STINTZING: Demonstration.

## 2. Sitzung am 23. Februar.

- 1) Herr BOLDT: Ueber einen Fall von Kleinhirnblutung.
- 2) „ v. NIESSEN: Die Ergebnisse meiner 12-jährigen experimentellen Studien der Syphilisätiologie.

## 3. Sitzung am 8. Juni.

- 1) Herr STINTZING: Krankenvorstellungen.
- 2) „ KRÜGER: Ueber MARIESCHE Osteoarthropathie.
- 3) „ HERTEL: Ein einfaches Exophthalmometer.

## 4. Sitzung am 13. Juli.

- 1) Herr FRANZ: Ueber operative Myombehandlung.
- 2) „ BUSSE: Ueber postoperative Leukocytose.
- 3) „ ZIETZSCHMANN: Ueber vaginalen Kaiserschnitt.

## 5. Sitzung am 9. November.

- 1) Herr GERHARDT: Krankenvorstellungen.
- 2) „ LOMMEL: Ueber Polycythämie.
- 3) „ WAGENMANN: Zur pathologischen Anatomie des Wundstares.

**Jahresbericht**  
der  
**Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**  
zu Jena

für das Jahr 1906 erstattet von

**Roderich Stintzing,**  
d. Z. I. Vorsitzender.

---

**I. Sitzungen.**

Im Jahre 1906 fanden 14 Gesamtsitzungen mit 15 Vorträgen, außerdem 5 Sitzungen der Sektion für Heilkunde mit 13 Vorträgen und 4 Demonstrationen statt.

**A. Gesamtsitzungen.**

1. Sitzung am 12. Januar.

Herr BIEDERMANN: Ueber Peristaltik.

2. Sitzung am 26. Januar.

Herr EGGELING: a) Manubrium sterni.  
b) Hautdrüsen und Milchdrüsen.

3. Sitzung am 9. Februar.

Herr WILH. MÜLLER: Wachstum der Lungen.

4. Sitzung am 23. Februar.

Herr ZIEGLER: Einige Probleme der Vererbungslehre.

## 5. Sitzung am 11. Mai.

Herr LOMMEL: Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf den gesunden und kranken Organismus.

## 6. Sitzung am 25. Mai.

Herr FRANZ: Die Verhütung der Infektion bei gynäkologischen Operationen.

## 7. Sitzung am 15. Juni.

Herr PULFRICH: Die neuesten stereoskopischen Apparate und Methoden für Astronomie, Topographie und Anthropometrie.

## 8. Sitzung am 29. Juni.

Herr WALTHER: Der Vesuvausbruch und das kalifornische Erdbeben geologisch betrachtet.

## 9. Sitzung am 13. Juli.

Herr SIEDENTOPF: Mikroskopie bei hohen Temperaturen.

## 10. Sitzung am 27. Juli.

Herr KNOPF: Die totale Sonnenfinsternis vom 30. August 1905.

## 11. Sitzung am 9. November.

Nachruf des Vorsitzenden an das verstorbene Mitglied Professor Dr. EMIL SCHMIDT.

Herr HAECKEL: Progressive Vererbung.

## 12. Sitzung am 23. November.

Herr L. SCHULTZE: Die Lebensbedingungen der Tier- und Pflanzenwelt in West- und Zentralsüdafrika.

## 13. Sitzung am 7. Dezember.

Herr LINCK: Ueber die Gestalt und den Bau der Vulkane.

## 14. Sitzung am 21. Dezember.

Herr GERHARDT: Ueber Anpassungen und Ausgleichsvorgänge bei Krankheiten.

## B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

(Bericht erstattet von Herrn Professor Dr. E. HERTEL.)

## 1. Sitzung am 18. Januar.

- 1) Herr RÖPKE: Ueber Muskelverknöcherung.
- 2) „ GROBER: Demonstration.
- 3) „ FRANZ: Ueber Pubotomie.

## 2. Sitzung am 31. Mai.

- 1) Herr LOMMEL: Laryngologische Demonstration.
- 2) " GERHARDT: Zur Therapie der Oesophagusstenose.
- 3) " WAGENMANN: Ueber Scleritis posterior.

## 3. Sitzung am 21. Juni.

- 1) Herr GROBER: Ueber Eisenresorption.
- 2) " RÖPKE: Ueber Schädelfrakturen.
- 3) " JACOBSTHAL: Ueber in der Adoleszenz auftretende Veränderungen der Tuberositas tibiae.

## 4. Sitzung am 19. Juli.

- 1) Herr FRANKE: Zwei Fälle von Geh- und Schreibstörung.
- 2) " FRIEDEL: Unfallneurose nach Halswirbelverletzung.
- 3) " SPIETHOFF: Dermatologische Demonstrationen.
- 4) " BUSSE: Ueber Lumbalanästhesie in Verbindung mit Morphium-Scopolamininjektionen.
- 5) " FRANZ: Zur Chirurgie des Ureters.

## 5. Sitzung am 29. November.

- 1) Herr SPIETHOFF: Dermatologische Demonstrationen.
- 2) " BINSWANGER: Zwei Fälle von traumatischer Hysterie.
- 3) " GERHARDT: Neue Beobachtungen über Herzrhythmusstörungen.

**II. Bibliothekarischer Bericht.**

Der Tauschverkehr mit der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur wurde eingestellt, da ihre Jahresberichte bereits durch Austausch mit dem Verein für Thüringische Geschichte und Altertumskunde in die hiesige Bibliothek gelangen.

Neu eingetreten wurde in den Tauschverkehr mit der Physikalisch-medizinischen Sozietät in Erlangen.

Sonst ist im Tauschverkehr keine Aenderung zu verzeichnen.

Für die ihr gemachten Schenkungen spricht die Gesellschaft hierdurch ihren Dank aus.

Verzeichnis der im Jahre 1906 im Schriftenaustausch oder als Geschenk eingegangenen Veröffentlichungen:

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
------	--	------------

## Deutsches Reich.

- |             |   |                   |
|-------------|---|-------------------|
| 1) Berlin   | Deutsche Chemische Gesellschaft                     | Centralblatt.     |
| 2) "        | Gesellschaft naturforsch. Freunde                   | Sitzungsberichte. |
| 3) Bonn     | Naturhistor. Verein d. Rheinlande                   | Verhandlungen.    |
| 4) "        | Niederrhein. Gesellschaft f. Natur-<br>u. Heilkunde | Sitzungsberichte. |
| 5) Danzig   | Naturforschende Gesellschaft                        | Schriften.        |
| 6) Erlangen | Physikalisch-medizinische Sozietät                  | Sitzungsberichte. |

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
7) Frankfurt a. M.	Senckenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
8) "	" " "	Berichte.
9) Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
10) Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Acta nova.
11) "	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
12) "	Thüringisch-Sächsischer Natur- wissenschaftlicher Verein	Zeitschr. f. Natur- wissenschaften.
13) Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
14) "	" "	Verhandlungen.
15) Helgoland	Biologische Anstalt	Veröffentlichun- gen.
16) Jena	Dr. FISCHER	Zoologische Jahr- bücher, Abt. für Systematik etc.
17) "	" "	Zoologische Jahr- bücher, Abt. für Ontogenie etc.
18) Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichun- gen.
19) Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
20) Leipzig	W. ENGELMANN	Morphologisches Jahrbuch.
21) München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
22) "	" "	Sitzungsberichte.
23) "	" "	Festreden.
24) Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
25) Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
26) "	" " "	Verhandlungen.
Oesterreich-Ungarn.		
27) Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
28) Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
29) "	" " "	Katalog Litera- tury Naukowej Polskiej.
30) Prag	K. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
31) "	" "	Jahresberichte.
32) Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
33) "	" "	Sitzungsberichte.
34) "	" "	Anzeiger.
35) "	" "	Mitteilungen der Erdbeben-Kom- mission.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
36) Wien	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
37) "	" "	Verhandlungen.
38) "	" "	Abhandlungen.
39) "	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.
Schweiz.		
40) Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
41) "	" "	Verhandlungen.
42) "	" "	Compte Rendu.
43) "	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
44) Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
45) "	" "	Mémoires.
46) "	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.
Italien.		
47) Bologna	Accademia delle Scienze del- l'Istituto di Bologna	Memorie.
48) "	" "	Rendiconti.
49) Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
50) "	" "	Bullettino.
51) "	Società Entomologica Italiana	Bullettino.
52) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
53) "	" "	Memorie.
54) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
55) "	" "	Rendiconti.
56) "	Zoologische Station	Mitteilungen.
57) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memorie.
58) "	" "	2) Processi verbali.
59) Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
60) Turin	Redaktion	Archivio per le Scienze Mediche.
61) "	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
62) "	" "	Atti.
63) "	" "	Osservazioni me- teorologiche.
Monaco.		
64) Monaco	Musée océanographique	Bulletin.
Frankreich.		
65) Bordeaux	Société d'Océanographie du Golfe de Gascogne	SAUERWEIN, L'o- céanographie.
66) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
67) "	" "	Mémoires.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
68) Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
69) "	Faculté des Sciences	Annales.
70) Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
71) "	" " "	Bulletins.
72) "	Redaktion	L'Année Biologique.
73) "	Société de Biologie	Comptes Rendus.
74) "	Société zoologique de France	Mémoires.
75) "	" " "	Bulletin.
76) "	Redaktion	Archives de Zoologie expérimentale.
77) Villefranche-sur-Mer (Alpes maritimes)	Laboratoire russe de Zoologie	Wissensch. Ergebnisse einer zoolog. Expedit. n. d. Baikalsee.
Belgien.		
78) Antwerpen	Algemeen paedologisch Gezelschap	Paedologisch Jaarboek.
79) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts, Classe des sciences	Bulletins.
80) "	" "	Mémoires.
81) "	" "	Mém. couronnés (8 <sup>o</sup> ).
82) "	" "	Mém. cour. (4 <sup>o</sup> ).
83) "	" "	Annuaire.
84) "	Société entomologique	Annales.
85) Löwen	Redaktion	La Cellule.
86) Lüttich	"	Archives de Biologie.
Holland.		
87) Amsterdam	K. Akademie van Wetenschappen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
88) "	" "	Verslagen.
89) "	" "	Jaarboek.
90) 's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
91) Haarlem	Musée Teyler	Archives.
92) Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
93) "	" "	Aanwinsten v. de Bibliothek.
94) "	Redaktion	Botanisches Centralblatt.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Großbritannien.		
95) Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
96) "	" "	Proceedings.
97) Dublin	R. Dublin Society	Economic Pro- ceedings.
98) "	" "	Scientific Pro- ceedings.
99) "	R. Dublin Society	Scientific Trans- actions.
100) Edinburgh	Royal Society	Transactions.
101) "	" "	Proceedings.
102) "	R. Physical Society	Proceedings.
103) London	Linnean Society	Transactions.
104) "	" "	Journal.
105) "	" "	Proceedings.
106) "	R. Microscopical Society	Journal.
107) "	Royal Society	Philosoph. Trans- actions.
108) "	" "	Proceedings.
109) "	" "	Year Book.
110) "	" "	Reports to the Ma- laria Committ.
111) "	" "	Reports to the Evolution Com- mittee.
112) "	" "	Reports of the Committee for the investiga- tion of medi- terranean fever.
113) "	" "	Reports of the sleeping sick- ness Commiss.
114) "	Zoölogical Society	Transactions.
115) "	" "	Proceedings.
116) "	" "	List of Fellows.
117) "	Redaktion	Annals and Maga- zine of Natural History.
118) Oxford	"	Quarterly Journal of Microscopi- cal Science.

Dänemark.

119) Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
120) "	" "	Oversigt.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Norwegen.			
121)	Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
122)	"	" " "	Norsk Magazin.
Schweden.			
123)	Stockholm	Redaktion	Nordiskt Medi- cinskt Arkiv.
124)	"	Svenska Läkare-Sällskap	Hygiea.
125)	"	" " "	Förhandlingar.
126)	"	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
127)	"	" " "	Bihang.
128)	"	" " "	Öfversigt.
129)	"	" " "	Lefnadstecknin- gar.
130)	"	" " "	Arkiv för Botanik.
131)	"	" " "	" " Kemi.
132)	"	" " "	" " Mathe- matik.
133)	"	" " "	" " Zoologi.
134)	"	Nobelinstitut	Meddelanden.
135)	Upsala	Kongl. Vetenskaps-societet	Nova Acta.
136)	"	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
137)	"	"	Läkare-Förenings Förhandlingar.
Rußland.			
138)	Helsingfors	Finska Vetenskaps-Societet	Acta.
139)	"	" " "	Ofversigt.
140)	"	" " "	Bidrag till Kän- nedom of Finn- lands Natur och Folk.
141)	"	" " "	Observations mé- téorolog.
142)	Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
143)	"	" " " "	Nouveaux Mé- moires.
144)	St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
145)	"	" " "	Bulletin.
146)	"	" " "	Bibliothèque géo- log. de la Russie.
147)	"	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.
148)	"	" " "	Catalogue des liv- res publiés.
149)	"	Institut Impér. de Médecine ex- périmentale	Archives.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
Afrika.		
150) Kapstadt	Department of Agriculture	Annual Report of the Geological Commission.
Nordamerika.		
I. Canada.		
151) Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.
152) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
II. Vereinigte Staaten.		
153) Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
154) "	" " " " Bio- logical Laboratory	Memoirs.
155) "	Redaktion	Journal of experi- mental Zoölogy.
156) Boston	Society of Natural History	Memoirs.
157) "	" " " "	Proceedings.
158) "	" " " "	Occasional Pa- pers.
159) Brooklyn	Museum of the Brooklyn Insti- tute of Arts and Sciences	Memoirs of na- tural sciences.
160) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
161) "	" " " "	Annual Report.
162) "	" " " "	Bulletins.
163) "	Redaktion	The American Naturalist.
164) Chicago	Academy of Sciences	Bulletin.
165) "	" " "	Bulletin of the Geol. and Nat. Hist. Survey.
166) Cincinnati	Lloyd Library	Bulletin of the Lloyd Library of botany, phar- macy and ma- teria medica.
167) Granville (Ohio)	Scientific Laboratories of Denison University	Bulletin.
168) St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
169) "	Academy of Science	Transactions.
170) New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
171) "	Redaktion	The Americ. Jour- nal of Science.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
172) Philadelphia	Redaktion	Journal of Comparative Medicine.
173) "	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
174) Tufts College (Mass.)		Studies.
175) Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
176) "	" " "	Special Bulletins.
177) "	" " "	Proceedings.
178) "	Smithsonian Institution	Report.
179) "	U. S. Geological Survey	Bulletins.
180) "	" " "	Annual Reports.
181) "	" " "	Monographs.
182) "	" " "	Mineral Resources.
183) "	" " "	Professional Paper
184) "	Carnegie Institution	Publications.

## Südamerika.

## I. Chile.

185) Santiago	Société scientifique du Chili	Actes.
---------------	-------------------------------	--------

## II. Argentinien.

186) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.
--------------	-------------------------------	----------

## III. Brasilien.

187) S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
188) Rio de Janeiro	Museu Nacional	Archivos.

## Australien.

189) Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
190) "	" " " "	Transactions.
191) Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
192) "	" " " " " "	Abstracts of Proceedings.
193) "	Linnean Soc. " " " "	Proceedings.
194) "	Australasian Association	Report.

## Japan.

195) Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
196) "	Medizinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.
197) "	Tōkyō Imperial University	Calendar.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1905:

1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXIX oder N. F. Bd. XXXII Heft 3—4, und Bd. XL oder N. F. Bd. XXXIII Heft 1—4.

2) Denkschriften: SEMON, Forschungsreisen, Lieferung 24, 25 und 26, oder Denkschriften, Bd. I, Lieferung 5, Bd. III, Lieferung 2 und Bd. IV, Lieferung 4.

1906: Jenaische Zeitschrift, Bd. XLI oder N. F. Bd. XXXIV Heft 1—4, und Bd. XLII oder N. F. Bd. XXXV Heft 1.

### III. Kassenbericht,

erstattet vom zweiten Vorsitzenden L. WOLFF.

Die Einnahmen betragen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder	626 M. — Pfg.
Abonnenten der Jenaischen Zeitschrift	48 „ — „
Jährlicher Beitrag der G. H. Regierungen	1800 „ — „
	<hr/>
	2474 M. — Pfg.

Die Ausgaben betragen:

Verwaltungskosten	220 M. 24 Pfg.
Druckkosten und Versand der Jenaischen Zeitschrift	1679 „ — „
	<hr/>
	1899 M. 24 Pfg.

Der Vermögensbestand betrug:

Bar in der Kasse	27 M. 75 Pfg.
auf der Sparkasse	2250 „ 39 „
Zinsen 1906	67 „ 51 „
	<hr/>
	2345 M. 65 Pfg.

Die Abrechnung wurde von Herrn THOMAE geprüft und richtig befunden.

### IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1906:

- RODERICH STINTZING, I. Vorsitzender,  
 JOHANNES WALTHER, II. Vorsitzender und Kassenwart bis  
 Ende des Sommerhalbjahres,  
 LUDWIG WOLFF, desgl. vom Beginne des Winterhalbjahres,  
 FRIEDRICH MAURER, Herausgeber der Zeitschrift,  
 KARL BRANDIS, Bibliothekar.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren GUSTAV FISCHER sen., ADOLF WINKELMANN, ERNST STAHL.

Die Wahl des I. Vorsitzenden für 1906 in der Schlußsitzung am 21. Dezember fiel auf

Herrn OTTO KNOPF.

Die anderen Mitglieder des Vorstandes und die Tauschkommission wurden durch Zuruf wiedergewählt.

Die Gesellschaft verlor im Jahre 1906 durch den Tod ihr Mitglied EMIL SCHMIDT, durch Wegzug 3 weitere Mitglieder: J. MANGOLD, J. WALTHER, F. KÖNIG. Ein Mitglied erklärte seinen Austritt.

Neu aufgenommen wurden die Herren:

Privatdozent Dr. H. JACOBSTHAL, Dr. R. MARC,  
 Dr. O. HILDEBRANDT, Privatdozent Dr. E. FREY,  
 Dr. O. EPPENSTEIN, Prof. Dr. E. PHILIPPI.  
 Dr. E. WANDERSLEB,

Am Schlusse des Jahres setzte sich die Gesellschaft zusammen aus 4 Ehrenmitgliedern und 99 ordentlichen Mitgliedern.

### Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
KARL SCHIMPER († 1867)	1855
DIETRICH GEORG KIESER († 1862)	1857
RADLKOEFER †	1858
LOUIS SORET († 1890)	1864
ALBERT VON BEZOLD († 1868)	1866
THOMAS HUXLEY († 1895)	1867
MATTHIAS JACOB SCHLEIDEN († 1881)	1878
OSKAR SCHMIDT († 1886)	1878
CHARLES DARWIN († 1882)	1878
FRANZ VON RIED († 1895)	1892
CARL GEGENBAUR († 1903)	1873

### I. Ehrenmitglieder.

	Jahr der Ernennung
1) OTTONAR DOMRICH, Meiningen	1892
2) ERNST HAECKEL, Jena	1894
3) BERNHARD SIGISMUND SCHULTZE, Jena	1897
4) GUSTAV FISCHER, Jena	1902

### II. Ordentliche Mitglieder.

	Jahr der Aufnahme
1) Prof. Dr. HERMANN AMBRONN	Jena 1899
2) Prof. Dr. GÜNTHER ANTON	" 1902
3) Prof. Dr. FELIX AUERBACH	" 1889
4) Prof. Dr. KARL VON BARDELEBEN, Hofrat	" 1873
5) Dr. HANS BERGER, Professor	" 1898
6) Prof. Dr. WILHELM BIEDERMANN, Geh. Hofrat	" 1888
7) Dr. med. G. BINDER, prakt. Arzt	" 1900
8) Prof. Dr. OTTO BINSWANGER, Geh. Med.-Rat	" 1882
9) Dr. med. FRITZ BOCKELMANN, Sanitätsrat	Rudolstadt 1875
10) Dr. K. BRANDIS, Bibliotheksdirektor	Jena 1904
11) K. BRAUCKMANN, Institutsdirektor	Wenigenjena 1900
12) WILHELM BUTZ, Realschuldirektor a. D.	Jena 1892
13) Prof. Dr. SIEGFRIED CZAPSKI, Fabrikleiter	" 1885
14) Prof. Dr. BERTHOLD DELBRÜCK	" 1885

	Jahr der Aufnahme	
15) Prof. Dr. WILHELM DETMER, Hofrat	Jena	1875
16) Prof. Dr. DINGER	"	1905
17) Prof. Dr. CARL DOVE	"	1899
18) Prof. Dr. WILHELM EDLER	"	1901
19) Dr. HEINRICH EGGELENG, Wirkl. Geheimrat, Exc., Universitäts-Kurator	"	1887
20) Prof. Dr. HEINRICH EGGELENG, Prosektor	"	1902
21) Dr. med. GUSTAV EICHHORN, prakt. Arzt	"	1891
22) Prof. Dr. HERMANN ENGELHARDT, Med.-Rat	"	1888
23) Dr. M. ENGELHARDT, Arzt	"	1905
24) Dr. phil. OTTO EPPENSTEIN	"	1906
25) Dr. med. FIEBIG, Stabsarzt	"	1904
26) Prof. Dr. PAUL FRAISSE	"	1899
27) Prof. Dr. KARL FRANZ	"	1904
28) Prof. Dr. GOTTLÖB FREGE	"	1874
29) Dr. ERNST FREY, Privatdozent	"	1906
30) Dr. CHRISTIAN GÄNGE, Privatdozent	"	1875
31) Prof. Dr. AUGUST GÄRTNER, Geh. Hofrat	"	1886
32) Prof. Dr. GERHARDT	"	1905
33) Dr. ERNST GIESE, Privatdozent	"	1893
34) Prof. Dr. GEORG GÖTZ, Geh. Hofrat	"	1889
35) Dr. KARL GRAF, prakt. Arzt	"	1898
36) Prof. Dr. JULIUS GROBER	"	1899
37) Prof. Dr. ERNST HERTEL	"	1898
38) Dr. HERSCHKOWITSCH	"	1901
39) Dr. phil. OTTO HILDEBRANDT	"	1906
40) Prof. Dr. HEINRICH IMMENDORFF	"	1901
41) Dr. HEINRICH JACOBSTHAL, Privatdozent	"	1906
42) Prof. Dr. JOHANNES KESSEL, Hofrat	"	1886
43) Prof. Dr. HEINRICH KIONKA	"	1901
44) Prof. Dr. OTTO KNOPF	"	1889
45) Prof. Dr. LUDWIG KNORR, Geh. Hofrat	"	1889
46) Prof. Dr. KÖNIG, Geh. Med.-Rat	"	1904
47) RUDOLF KOCH, Bankier, Kommerzienrat	"	1893
48) Dr. phil. KÖHLER	"	1900
49) Dr. KARL KOLESCH, Gymnasiallehrer	"	1891
50) Prof. Dr. ALBERT LEITZMANN	"	1901
51) Prof. Dr. GOTTLÖB LINCK, Geh. Hofrat	"	1894
52) Dr. FELIX LOMMEL, Privatdozent	"	1902
53) Dr. WILHELM LUBOSCH, Privatdozent	"	1902
54) Dr. phil. MARBURG	"	1902
55) Dr. phil. ROBERT MARC	"	1906
56) Prof. Dr. HERMANN MATHIES	"	1900
57) Prof. Dr. FRIEDRICH MAURER	"	1901
58) Prof. Dr. WILHELM MÜLLER, Geh. Rat	"	1865
59) Prof. Dr. NIEDNER	"	1905
60) Prof. Dr. ALFRED NOLL	"	1901

		Jahr der Aufnahme
61)	Dr. MAX PAULY, Fabrikdirektor a. D.	Jena 1897
62)	Prof. ERNST PFEIFFER, Institutsdirektor	" 1887
63)	Prof. Dr. EMIL PHILIPPI	" 1906
64)	ERNST PILTZ, Realschullehrer	" 1893
65)	Dr. KARL PULFICHI	" 1891
66)	Prof. Dr. PAUL RABE	" 1899
67)	Prof. Dr. RAEHLMANN, Kais. Russ. Staatsrat	Weimar 1905
68)	Prof. RUDOLF RAU	Jena 1902
69)	Dr. MAX REICH, Privatdozent	" 1905
70)	Prof. Dr. BERNHARD RIEDEL, Geh. Med.-Rat	" 1889
71)	Dr. PAUL RIEDEL	" 1893
72)	Prof. Dr. EDUARD ROSENTHAL	" 1897
73)	Dr. med. SCHÄFER, Direktor der Psych. Klinik	Roda 1904
74)	Dr. OTTO SCHOTT, Fabrikleiter	Jena 1882
75)	Dr. RICHARD SCHRÖDER, Verlagsbuchhändler	" 1904
76)	PAUL SCHULTZE, Rat	" 1879
77)	Dr. LEONHARD SCHULTZE, Privatdozent	" 1899
78)	Prof. Dr. FRIEDRICH SCHULZ	" 1898
79)	Prof. Dr. MORITZ SEIDEL, Geh. Med.-Rat	" 1864
80)	Dr. med. LUCAS SIEBERT, Med.-Rat	" 1881
81)	Dr. SIEDENTOPF	" 1900
82)	Dr. FRANZ SPILLER, Stabsarzt	" 1905
83)	Prof. Dr. ERNST STAHL	" 1881
84)	Prof. Dr. RODERICH STINTZING, Geh. Med.-Rat	" 1890
85)	Prof. Dr. RUDOLF STRAUBEL	" 1894
86)	Dr. med. STROHMAYER, Privatdozent	" 1902
87)	Prof. Dr. JOHANNES THOMAE, Geh. Hofrat	" 1879
88)	Dr. phil. H. TÜRCK, Privatgelehrter	" 1900
89)	AUGUST VOGT, Landkammerrat	" 1897
90)	Prof. Dr. EDUARD VONGERICHTEN	" 1902
91)	Prof. Dr. AUGUST WAGENMANN, Geh. Med.-Rat	" 1892
92)	Dr. KARL WALTHER, Privatdozent	" 1903
93)	Dr. phil. ERNST WANDERSLEB	" 1906
94)	Dr. med. WARDA, Nervenarzt	Blankenburg 1904
95)	Dr. med. WEINERT, prakt. Arzt	Jena 1897
96)	Prof. Dr. ADOLF WINKELMANN, Geh. Hofrat	" 1886
97)	Dr. WILHELM WINKLER, Privatgelehrter	" 1887
98)	Prof. Dr. LUDWIG WOLFF	" 1892
99)	Prof. Dr. HEINRICH ERNST ZIEGLER	" 1898
100)	Dr. RICHARD ZSIGMONDY, Privatgelehrter	" 1897

**Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Von Dr. **Julius**

**Kollmann**, o. ö. Professor der Anatomie an der Universität Basel. Preis des vollständigen Werkes (2 Teile) 26 Mark, geb. 30 Mark. Erster Teil: **Progenie, Blastogenie, Adnexa embryonis, Forma externa embryonum, Embryologia musculorum.** Mit 340 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte.

Zweiter Teil: **Embryologia intestinorum, Embryologia cordis et vasorum, Embryologia cerebri et nervorum, Organa sensuum, Nomina auctorum, Index rerum, Index auctorum.** Mit 429 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte.

Wir haben Tafel für Tafel mit inniger Freude durchgesehen — wahrlich solche Abbildungen sagen uns mehr als seitenlange dürre Worte! — und sehen voll froher Erwartung dem II. Teile entgegen. Wir wünschen dem eigenartigen, gross angelegten Werke weiteste Verbreitung. Kein Student der Medizin und kein Arzt sollte sich diese Gelegenheit, an Hand der Anschauung sich Einblick in diese grundlegenden Prozesse zu verschaffen, entgehen lassen.

Soeben erschien:

**Vorträge über botanische Stammesgeschichte.** Gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Von **J. P. Lotsy**, Erster Band. Algen und Pilze. Mit 430 Abbildungen im Text. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Siphonomyces. 5. Multizelluläre monoenergetische Isokonten. 6. Steplanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phacophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Plethasciaceae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Eutuberaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. — Namenregister.

**Vorlesungen über Deszendenztheorien** mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von Dr. **J. P. Lotsy**. Erster Teil. Mit 2 Tafeln u. 124 Textfiguren. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Botanische Zeitung, 1906, Nr. 5:

... Für den einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum überschaubar und deshalb ist Lotsys Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freuden zu begrüssen.

Soeben erschien:

**Die Hymenopteren Mitteleuropas.** Nach ihren Gattungen und zum grossen Teil auch nach ihren Arten analytisch bearbeitet. Von Prof. Dr. **Otto Schmiedeknecht**, Custos des F. Naturalienkabinetts in Rudolstadt. Mit 120 Figuren im Text. Preis: 20 Mark.

**Einführung in die Deszendenztheorie.** Sechs Vorträge, gehalten von

**Karl Camillo Schneider**, a. o. Prof. der Zoologie an der Universität Wien.

Mit 2 Tafeln, einer Karte und 103 teils farbigen Textfiguren. Preis: 4 Mark.

Frankfurter Zeitung vom 25. Nov. 1906:

Schneiders Vorträge geben einen guten Ueberblick über den heutigen Stand der Abstammungsfrage; sie bieten in konzentrierter Form ein reiches Material dar. . . . Wer sich mit diesen Fragen schon etwas beschäftigt hat, wird mancherlei Anregung finden; er wird sich vor allem an der Hand dieses Buches bequem darüber orientieren, wie die einzelnen Unterprobleme der Deszendenztheorie ineinander greifen und in welchem Verhältnis sie zur Hauptfrage der Abstammung stehen.

Soeben erschien:

**Temperatur und Zustand des Erdinnern.** Eine Zusammenstellung und kritische Beleuchtung aller Hypothesen. Von **Hermann Thiene**, Assistent am mineralog. Institut der Universität Jena. Preis: 2 Mark 50 Pf.

# Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.

Herausgegeben von

**Dr. Oskar Hertwig,**

o. ö. Prof., Direktor des anatomisch-biologischen Instituts in Berlin.

Mit 3236 Abbildungen im Text.

Preis des ganzen Werkes: 135 Mark, geb. 150 Mark.



## Inhalt:

- Bd. I. Teil 1, I. Hälfte: O. Hertwig, Einleitung und allgemeine Literaturübersicht. Waldeyer, Geschlechtszellen. R. Hertwig, Eireife, Befruchtung und Furchungsprozeß. O. Hertwig, Lehre von den Keimblättern. O. Hertwig, Mißbildungen und Mehrfachbildungen. Mit 244 Abbildungen. Preis: 32 Mark, geb. 34,50 Mark.
- Bd. I. Teil 1, II. Hälfte und Teil 2: Rückert u. Mollier, Entstehung der Gefäße und des Blutes. Keibel, Aeußere Körperform. Schauinsland, Eihäute der Reptilien und Vögel. Strahl, Embryonalzellen der Säuger und die Placenta. Mit 886 Abbildungen. Preis: 21 Mark, geb. 23,50 Mark.
- Bd. II. Teil 1 und 2: Göppert, Mund, Mundhöhle mit Drüsen und Zunge, Schwimmblase, Lunge und Kehlkopf. Maurer, Darmsystem. W. Krause, Haut und ihre Nebenorgane. Burckhardt, Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle. Peter, Geruchsorgan und Jacobsonsches Organ. Peter, Aeußere Nase und Gaumen. R. Krause, Gehörorgan. Frieriep, Auge. Mit 507 Abbildungen. Preis: 23,50 Mark, geb. 26 Mark.
- Bd. II. Teil 3: v. Kupffer, Morphogenie des Zentralnervensystems. Ziehen, Morphogenie des Zentralnervensystems der Säugetiere. Neumayer, Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. Mit 568 Abbildungen. Preis: 20 Mark, geb. 22,50 Mark.
- Bd. III. Teil 1: Maurer, Muskelsystem und elektrische Organe. Felix und Bühler, Harn- und Geschlechtsorgane. Poll, Nebennierensysteme. Mit 509 Abbildungen. Preis: 28,50 Mark, geb. 31 Mark.
- Bd. III. Teil 2 und 3. Flemming, Histogenese der Stützsubstanzen der Binde- substanzgruppe. Hochstetter, Blutgefäßsystem. Braus, Extremitäten und Extremitätenskelett. Schauinsland, Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Gaupp, Kopfskelett. Barfurth, Regenerationen der Wirbeltierembryonen. Keibel, Entwicklungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwicklung. O. Hertwig, Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Deszendenztheorie. Mit 522 Abbildungen. Preis: 34 Mark, geb. 36,50 Mark.

6692 1907

# JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER  
MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT  
ZU JENA

---

ZWEIUNDVIERZIGSTER BAND  
NEUE FOLGE, FÜNFUNDREISSIGSTER BAND  
DRITTES HEFT  
MIT 12 TAFELN UND 64 ABBILDUNGEN IM TEXT

---

Inhalt:

- DEPENDORF, Zur Frage der sogenannten Konkreszenztheorie. Mit 19 Figuren im Text.
- BONNEVIE, KRISTINE, Untersuchungen über Keimzellen. II. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen. Hierzu Tafel XXXII—XXXV.
- STROHL, JOHANNES, Jugendstadien und „Vegetationspunkt“ von *Antennularia antennina* JOHNST. Hierzu Tafel XXXVI—XXXVII.
- HASE, ALBRECHT, Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer. Hierzu Tafel XXXVIII—XL und 26 Figuren im Text.
- WILKE, GOTTFRIED, Die Spermatogenese von *Hydrometra lacustris* L. Hierzu Tafel XLI—XLIII und 19 Figuren im Text.

PREIS: 20 MARK



J JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1907

---

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung  
Ausgegeben am 15. Juli 1907

**Die Tiefsee-Fische.** Bearbeitet von Prof. Dr. **August Brauer** in Berlin.

**I. Systematischer Teil.** Mit 16 Tafeln, 2 Karten und 176 Figuren im Text. Preis: 140 Mark (für Abnehmer des Gesamtwertes „Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition“: 120 Mark). (Bildet zugleich Bd. XV, Lfg. 1 der „Wissenschaftlichen Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia 1898—99“, herausgegeben von Geheimrat Prof. Dr. Carl Chun, Leiter der Expedition.)

Durch die Expedition ist die Kenntnis namentlich der bathypelagischen Fische ausserordentlich erweitert worden. Von den 90 Gattungen und 206 Arten gehören zu ihnen 60 Gattungen und 151 Arten, und 14 Gattungen und 54 Arten sind neu. Aber nicht nur in quantitativer Hinsicht ist ein grosser Gewinn erzielt, sondern auch in qualitativer, indem neue biologisch ausserordentlich interessante und für allgemeine Fragen wichtige Formen gefangen wurden, die zu einer Fülle von neuen Fragen, die die Tiefsee bietet, führen. Einen nicht geringen Vorzug hat diese Bearbeitung vor früheren, nämlich den einer ganz vorzüglichen farbigen Abbildung der neuen und vieler schon bekannt gewesener Formen. Diesem wichtigen Teile der Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition, dem Werke von Brauer über die Tiefsee-Fische, werden viele ein Interesse entgegenbringen, die auf die Anschaffung des ganzen vielbändigen Unternehmens verzichten müssen.

**Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java.** Von Dr. **W.**

**Detmer**, Prof. an der Universität Jena. Mit einer Tafel. Preis: 2 Mark 50 Pf., geb. 3 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Ueber einige wirtschaftliche Verhältnisse Javas. 2. Das Produktionsvermögen der Pflanzen und klimatische Verhältnisse in Java und Mitteleuropa. 3. Einiges über den Boden Javas. 4. Der Reisanbau der Eingeborenen Javas. 5. Die Kultur des Teestrauches nebst Bemerkungen über die „Indigofrage“ in Java. 6. Die Kultur des Kakaobaumes auf Java. 7. Die Kultur des Fiebertindenbaumes auf Java. 8. Der botanische Garten zu Buitenzorg. 9. Vergleichende physiognomische Studien über brasilianische und javanische Urwälder. 10. Vergleichende Beobachtungen über Stärke- und Zuckerblätter tropischer sowie einheimischer Pflanzen. 11. Beobachtungen über Transpiration der Pflanzen in Java und Jena. 12. Kautschukgewinnung in Singapore.

**Die blutsaugenden Dipteren.** Leitfaden zur allgemeinen Orientierung, mit besonderer Berücksichtigung der in den deutschen Kolonien lebenden Krankheitsüberträger. Von Dr. **Karl Grünberg**, Assistent am zoologischen Museum zu Berlin. Mit 127 Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark 50 Pf.

**Organische Zweckmässigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie.** Von Dr. **Paul Jensen**, Professor an der Universität Breslau. Mit 5 Figuren im Text. Preis: 5 Mark.

**Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Von Dr. **Julius**

**Kollmann**, o. ö. Professor der Anatomie an der Universität Basel. Preis des vollständigen Werkes (2 Teile) 26 Mark, geb. 30 Mark. Erster Teil: **Progenie, Blastogenie, Adnexa embryonis, Forma externa embryonum, Embryologia musculorum.** Mit 340 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte.

Zweiter Teil: **Embryologia intestinorum, Embryologia cordis et vasorum, Embryologia cerebri et nervorum, Organa sensuum, Nomina auctorum, Index rerum, Index auctorum.** Mit 429 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen und einem kurzgefassten erläuternden Texte.

Medizinische Klinik Nr. 4 vom 27. Januar 1907:

Wir haben Tafel für Tafel mit inniger Freude durchgesehen — wahrlich solche Abbildungen sagen uns mehr als seitenlange dürre Worte! — und sehen voll froher Erwartung dem II. Teile entgegen. Wir wünschen dem eigenartigen, gross angelegten Werke weiteste Verbreitung. Kein Student der Medizin und kein Arzt sollte sich diese Gelegenheit, an Hand der Anschauung sich Einblick in diese grundlegenden Prozesse zu verschaffen, entgehen lassen.

# Zur Frage der sogenannten Konkreszenztheorie.

Von

Dr. **Dependorf** in Jena.

Mit 19 Figuren im Text.

Die Vererbung des Gebisses mit seinen verschiedenen Zahnreihen und ihrem Wechsel ist im Wirbeltierreiche als Resultat entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen hervorgegangen und heute eine anerkannte Tatsache. Die Belege hierfür finden wir bei bekannten Autoren, auf deren Darstellungen ich verweise. Mit erhöhter Ausbildung der Zähne stellt sich ein beschränkter Zahnwechsel ein, es entsteht bei den Säugern mit der Heterodontie der Diphyodontismus und Monophyodontismus. Durch die Beschränkung in der Zahl der Dentitionen erhält jede Zahnreihe zeitlich und örtlich schärfer zu bestimmende Grenzen. Mit ihrem Einsetzen können wir von scharf gesonderten Zahnreihen und streng getrennten Zahngenerationen reden. Die Zahnreihen der Säugetiere sind somit denen der jüngsten Vorfahren nicht direkt gleichzustellen, da sie diesen gegenüber als viel kompliziertere und vollendetere Organe auftreten, und selbst die Zahnleiste ist sich anscheinend nicht treu geblieben, wenn wir die enorme Produktivität in Betracht ziehen, die sie bei den niederen Wirbeltieren an den Tag legt. Ihre Tätigkeit hat eine Begrenzung erhalten, bewirkt durch das eigenartige Leben und die Entwicklung der Säugetiere, speziell durch die Bildung nur weniger Zähne bei Verkürzung des Kiefergerüstes.

Bei sämtlichen Säugern unterscheiden wir im Gegensatze zu den niederen Wirbeltieren daher nur zwei funktionierende Zahnreihen, die erste oder die Milch- und die zweite oder die Ersatzdentition. Bei den höheren Säugern wird im allgemeinen ein Uebergewicht der Ersatzdentition angenommen, da diese Zahnreihe während des größten Teiles des Lebens funktioniert, ohne bei dieser Annahme besondere Rücksicht auf die Stellung der Molaren zu

nehmen. Es ist aber meines Wissens als ganz sicher anzunehmen, daß die erste Dentition von vornherein der Ersatzdentition gleichberechtigt gewesen ist. Daß dieser beschränkte Zahnwechsel eine Eigenart sämtlicher Säugetiere darstellt, wird dabei stillschweigend angenommen ebenso wie die Persistenz der ersten Molaren, ohne die Beweise für die niedrigsten Säugetierklassen zu fordern oder zu erbringen.

Die Entstehung dieser beiden Dentitionen aus der großen Menge ererbter Zahnreihen heraus hängt schließlich aufs engste mit der Frage nach der Entstehung der Säugetierzähne zusammen.

Man rechnet hierbei nicht nur mit der Tatsache, daß diese Zustände ein einfaches Ergebnis der Vererbung und Anpassung darstellen, und sieht nicht nur ihr Zustandekommen in dem Gesetz der Einschränkung der Zahl der Dentitionen unter Spezialisierung der Einzelzähne, sondern hat auch geglaubt, diese Entstehung durch besondere Theorien unterstützen zu müssen, und somit seine Zuflucht in manchen Dingen zu Hypothesen genommen.

Weder vergleichend-anatomisch noch ontogenetisch ist aber die Wissenschaft bisher im Stande gewesen, eine genügende Erklärung für diese den niederen Wirbeltieren gegenüber besonderen Zustände des Säugetiergebisses zu geben.

Der Vorgang des ganzen Entwicklungsprozesses hat nebenbei zu vielen Fragen Gelegenheit gegeben, aber keine ausreichend beweiskräftige Antworten erhalten. Gleichwohl sind die Untersuchungen zumal von den Embryologen auf ein bestimmtes Gebiet gelenkt worden und haben in neuerer Zeit manche Gesichtspunkte eröffnet, die möglicherweise zur Aufklärung dienen können.

Seit den eingehenden Untersuchungen von KÜKENTHAL und RÖSE über die Entstehung der Molaren ist eine große Anzahl Odontologen bemüht gewesen, die sogenannte Konkreszenztheorie, welche von beiden Forschern ungefähr gleichzeitig, aber in verschiedener Form begründet wurde, im Interesse der phyletischen Entwicklung des Zahnsystems der Säugetiere zu stützen oder zu Fall zu bringen. In neuester Zeit haben sich besonders WOODWARD, LECHE, TIMS, ADLOFF, STACH, STEHLIN und andere mit dieser Frage eingehender beschäftigt. Ich habe bereits gelegentlich meiner Arbeit über das Zahnsystem der Marsupialier dieser Frage ein besonderes Kapitel gewidmet, das die Resultate meiner Untersuchungen im Lichte der Konkreszenztheorie erscheinen lassen

sollte. Das Ergebnis meiner Untersuchung war gerade in Bezug auf diese Frage außerordentlich umfangreich. Im Laufe der Jahre seit dem Erscheinen dieser Arbeit habe ich die Anschauungen der verschiedensten Autoren mehr und mehr kennen gelernt und muß gestehen, daß ich durch die Veröffentlichungen der jüngsten Jahre meine Ansicht aus früherer Zeit geändert habe.

Der Zweck der Konkreszenztheorie wird den meisten geläufig sein; gleichfalls darf ich die Evolutionstheorie von COPE und OSBORNE, welche auf dem Wege der Differenzierung das Gleiche zu erstreben sucht, als bekannt voraussetzen. Genauerem Aufschluß hierüber gibt die Arbeit von ADLOFF: „Zur Frage nach der Entstehung der heutigen Säugetierzahnformen“.

Die erste Theorie läßt, kurz gesagt, die Mahlzähne und in erweiterter Form sämtliche Zähne der Säugetiere aus allmählicher Verschmelzung verschiedener reptilienähnlicher Zähne und Zahnreihen hervorgehen. Hierbei beteiligen sich die Keime aller früheren Dentitionen. Derartige Verschmelzungen fanden nach Meinung der Vertreter dieser Theorie im Bereiche des ganzen Kiefers statt, mit Sicherheit bei Molaren, Prämolaren und Eckzähnen, vielleicht auch bei den Schneidezähnen, und wurden dadurch eingeleitet, daß sich mehrere einfache Zahnkeime der Vorfahren hintereinander wie nebeneinander zu einem einheitlichen Gebilde zusammenschlossen. Aus diesem Stammzahn entwickelten sich nach und nach durch äußere mechanische Einflüsse, wie durch Vererbung die verschiedenen Formen der heutigen Gebisse.

Auf ganz anderem Wege erklärt die Evolutionstheorie die Entstehung der Säugetierzahnformen. In äußerst geistreicher Weise lassen COPE und OSBORNE aus einem einfachen Kegelzahn durch allmähliche Entwicklung von Höckern, Leisten und Halbmonden auf den Kronen der Zähne den komplizierten Säugerzahn hervorgehen. Der Zahn entsteht aus sich selbst heraus durch Anpassung und Uebung im Laufe einer unendlich langen Zeit. Seine Entstehung verdankt er nur dem Einflusse der Kautätigkeit, Nahrungsaufnahme und Vererbung.

Es neigen die Paläontologen mehr zur Evolutionstheorie, die Embryologen dagegen zur Konkreszenztheorie.

Doch beide Theorien befriedigten manche Forscher nicht. Nach Ansicht einiger Embryologen ist bis zum trituberkulären Typus die Evolutionstheorie ganz unwahrscheinlich, ja mechanisch unmöglich, von hier an aber vielleicht einwandfrei. Aus der dreihöckerigen Grundform lassen sich sämtliche Säugetierzahnformen herleiten.

Nach dem Urteil der Paläontologen ist die Konkreszenztheorie gänzlich zu verwerfen.

In der Tat ist sie augenblicklich nicht viel fester gestaltet als der erste Abschnitt der Evolutionstheorie; sie weist noch manche große Lücke auf, die zu schließen wohl kaum gelingen wird. Trotz des reichlich vorhandenen embryologischen Materials sind die Beweise noch sehr unsicher, wahrscheinlich unmöglich.

Die Mängel beider Theorien hat der Embryologe durch ihre gegenseitigen Vorzüge zu ersetzen versucht und hat beide Theorien in der Weise kombiniert, daß bis zur Bildung des trituberkulären Zahnes die Verschmelzungen und nachher Differenzierungsprozesse eine Rolle spielen. Die Schwierigkeiten scheinen auf diesem Wege allerdings am leichtesten behoben.

Bei der Durchsicht der letzten Arbeiten auf dem Gebiete der Konkreszenztheorie sind mir doch einige recht ernste Bedenken gegen die Art der Beweisführung gekommen. Vor allen Dingen kann ich mich nicht mit der Ansicht von ADLOFF einverstanden erklären, daß „wir erst jetzt sicheren Boden unter unseren Füßen fühlen und nun mit vollem Recht annehmen können, daß ebenso wie eine Verschmelzung von Zahnkeimen verschiedener Dentitionen, auch wenn hierfür noch sichere Beweise fehlen, vielleicht immer fehlen werden, eine Verschmelzung hintereinander gelegener einfacher Kegelszähne gleichfalls wirklich stattgefunden hat“.

Ich habe den Eindruck gewonnen, als ob die Anschauung über die Auffassung der Art der Konkreszenztheorie bei den einzelnen Embryologen durchaus divergent und unsicher ist, daß im allgemeinen eine ganz unbewußte Einschränkung der Theorie gegenüber ihrer ersten Auffassung Platz gegriffen hat.

KÜKENTHAL hat seine Theorie gar nicht in dem Sinne aufgefaßt, wie sie von Gegnern und auch von Anhängern vielfach dargestellt wird. Offenbar sind mit dieser ursprünglichen Theorie die Ansichten von RÖSE verquickt und hinterher von den Autoren nicht wieder getrennt worden. KÜKENTHAL nimmt an, daß durch teilweise Verschmelzung der Zahnserien der Reptilien von den mehrfachen Zahnreihen nur noch zwei übrig geblieben sind. „Die Umwandlung der Reptilienzähne in Säugetierzähne geschieht in der Weise, daß bei der eintretenden Kieferverkürzung die Zahnkeime der einspitzigen Reptilienzähne mehr und mehr aneinander rücken und zu mehrspitzigen Zähnen, den ursprünglichen Backenzähnen der ersten Säugetiere, gruppenweise verschmelzen.“

Hingegen hat KÜKENTHAL die wenig glückliche Idee von RÖSE,

daß die Ausbildung einzelner kegelförmiger Schmelz- und Dentinkappen an der Spitze der Backenzahnanlagen für die Verschmelzung aus mehreren kegelspitzigen Einzelzähnen der Reptilien beweisend sein soll, von der Hand gewiesen. Er hat nie daran gedacht, daß die Entwicklung des heutigen komplizierten Backenzahnes der Säugetiere uns einen Aufschluß über die ersten stammesgeschichtlichen Vorgänge würde geben können.

Leider hat die Anschauung von RÖSE, die in der absoluten Gleichstellung der Zacken der heutigen Säugetierzähne mit den Spitzen von Reptilienzähnen gipfelt, eine weite Verbreitung gefunden. Es scheint wenig bekannt zu sein, daß diese biologisch ganz hinfällige Annahme von vielen Autoren widerlegt worden ist, ja von RÖSE selbst eine Abänderung erfahren hat. Sicherlich ist hierdurch die Konkreszenztheorie in ungünstigem Sinne beeinflusst worden.

Wenn ich nun gegen die Äußerungen von ADLOFF u. a. Stellung nehme, so geschieht das nicht in der Absicht, die Konkreszenztheorie zu verwerfen, sondern in der Ueberzeugung, daß sie in ihrer bisherigen Auffassung nicht haltbar ist, und die bislang angeführten Beweise keine Beweise für die Konkreszenztheorie sind.

Wir erschweren uns ganz offenbar den gesamten Vorgang in der Entwicklung des Säugerzahnes durch den Ausdruck „Verschmelzung“. Man stellt sich darunter einen äußerlich sichtbaren und in seiner Entwicklung nachweisbaren, aktuellen Prozeß vor, der aber in Wirklichkeit gar nicht vorhanden sein kann. Wenn vom Verschmelzen einzelner einspitziger Reptilienzähne zu einer mehrspitzigen Gruppe die Rede ist, so stellt sich der Leser diesen Vorgang offenbar in der Weise vor, daß ein Kegelzahn nach dem anderen zusammentritt und nun verschmilzt. Das ist aber gar nicht in dieser Form aufzufassen, sondern die Vertreter der Konkreszenztheorie sagen, weil sie sich den Vorgang nicht anders vorstellen können, mehrere einzelne Zahnkeime der gleichen wie nebeneinander befindlicher Dentitionen verschmelzen zu einem Zahn, oder die Molaren enthalten das Material der ersten und zweiten Dentition, oder die Summe aller übrigen früheren Zahnreihen ist bei den diphyodonten Säugern in die zwei Dentitionen zusammengedrängt. Wie wir sehen, drücken sich die Anhänger in ihren Definitionen sehr vorsichtig, aber nicht immer gleichartig aus, denn an anderer Stelle wird wieder von dem Verschmelzen hintereinander gelegener einfacher Kegelzähne gesprochen.

Solche Definitionen führen zu Irrtümern, beweisen allerdings auch gleichzeitig, daß der Vorgang der Verschmelzung sehr ver-

schieden aufgefaßt wird und selbst der einzelne sich nicht klar darüber ist.

Andererseits wird durch die Definition: „die Dentitionen der Säuger enthalten das Material mehrerer Reptilidentitionen, und die Molaren der Säuger enthalten das Material der ersten und zweiten Dentition“ der Begriff der Verschmelzung überhaupt ausgeschlossen, denn diese Erklärung besagt gar nichts. Daß lebensfähiges Zahnleistenmaterial nicht verloren geht, die Verteilung dieses Materials je nach der Größe der Zahnzahl verschieden vor sich gehen muß, die Form und Größe der Zähne eine entsprechende Leistung und Masse seitens der Zahnleiste verlangt, ist doch ein ganz natürlicher Vorgang, der sich von selbst versteht. Damit ist aber der Verschmelzungsvorgang selbst keineswegs erklärt oder bewiesen.

Nach den Ergebnissen der embryologischen Untersuchungen läßt sich ein Verschmelzungsprozeß bei der Anlage der Säugertierzähne nicht nachweisen. Die tatsächlich beobachteten Fälle von Verwachsungen oder Verschmelzungen von Zähnen und Zahnanlagen der gleichen oder verschiedenen Dentitionen ist eine ganz zufällige Erscheinung, wie die *Dentes geminati* des Menschen, und auf besondere Veranlassungen zurückzuführen. Sie können ebensowenig wie die sogenannten labialen und lingualen Verschmelzungen der Zahnleistenfortsätze mit den benachbarten Zahnanlagen einen Beweis für das tatsächliche Entstehen des Säugerzahnes aus mehreren Reptilienzahnkeimen liefern, sondern nur eine Erklärung für die Entstehung einer Verschmelzung sonst normaler Zähne abgeben. Hierher gehören auch die Befunde von Zahnverschmelzungen bei SCHWALBE und KÜKENTHAL. SCHWALBE hat im Gebißsystem des Menschen ontogenetisch die Verwachsung des medialen oberen Milchincisivus mit der sich frühzeitig entwickelnden Krone seines Ersatzzahnes beobachtet. KÜKENTHAL hat bei *Phocaena communis* die Verschmelzung eines Ersatzzahnkeimes mit der Hauptzahnanlage in der Gegend der Molaren nachgewiesen.

Und doch! Müssen wir nicht einen Vorgang annehmen, der ähnlich einer unsichtbaren Verschmelzung den Säugerzahn aus einer kompakteren Masse hervorgehen läßt als den einfachen Reptilien- oder richtiger Amphibienzahn? Wie ließe sich denn sonst die eigentümliche Tatsache erklären, daß die konischen Zähne der Wale, einhergehend mit der sekundären Verlängerung der Kiefer durch Teilung, aus zusammengesetzten Zähnen entstanden sein sollen?

Diese Tatsache des Zerfalles oder des Zerlegtwerdens des

Säugerzahnes in einzelne Teile ist auch bei anderen Säugern, besonders bei den Beuteltieren zu beobachten, sie betrifft aber hier wie dort in erster Linie rudimentär werdende Glieder. Sie ist also ein regressiver Prozeß.

In der meiner Ansicht nach falschen Auffassung, daß die rückwärts verlaufende Auflösung eines Organes bei seinem Ausfall ohne pathologische Prozesse ein Bild seiner ursprünglichen Entwicklungsphasen im ganzen wiedergibt, könnten die eben erwähnten Tatsachen einen Rückschluß zulassen. Hierbei stellt sich anscheinend heraus, daß sich die Zahnanlage des Säugers in verschiedene Zahnkeime auflöst: Zahnkeime, aus denen sich kleinere und minderwertige Zähne entwickeln können. In Wirklichkeit entstehen aus verkümmerten Organen jedoch immer wieder verkümmerte Teile.

Diese Beobachtung des Auflösens in mehrere Teile machen wir aber auch bisweilen bei anscheinend normalen, aber ausfallenden Zahnanlagen. Kleinere Ausläufer schnüren sich ab, können selbständig werden und kleine Kegelzähne bilden oder auch wieder mit der Anlage als Außenhöcker verwachsen. Solche Befunde sind aber nicht beweiskräftig für eine Erklärung der Konkreszenztheorie. Die regressive Entwicklung der Zahnkeime des Säugers gibt der Zahnleiste das Vermögen, in einen solchen Zustande überzugehen, wie er zu Zeiten der Reptilien oder Amphibien bestanden hat.

Daß der Säugerzahnkeim im Stande ist, aus einem Teile mehrere zu gestalten, liegt nicht an der Eigenart des Zahnkeimes, sondern an der Eigenart der Zahnleiste, die darin besteht, über den Untergang der eliminierten Zahnanlagen hinaus ihre fruchtbringende Tätigkeit fortzusetzen. Denn was wir an neuen Keimen bei den reduzierten Anlagen sehen, ist weniger ein Teil dieser selbst, als ein neuer, von der Zahnleiste aus entwickelter Fortsatz, der ohne Rücksicht auf die Zahnanlage und die bereits vorhandenen Fortsätze entsteht (Fig. 1). Ueberhaupt ist das Verhalten der Zahnleiste in diesen Fällen ebenso maßgebend wie bei Beurteilung der Entstehung der Säugetierzähne. Gegenüber den Zuständen bei niederen Wirbeltieren imponiert die Zahnleiste beim Säuger von vornherein durch einen breiten, derben Strang, der erst allmählich in die muköse Schicht herabwuchert. Sie ist kräftiger und solider entwickelt als bei den Reptilien, Amphibien und Fischen, wächst langsamer weiter, ohne sich zu

teilen oder vorzeitig einen Fortsatz abzugliedern. Scheinbar hat sie die Fähigkeit, sich wiederholt zu verjüngen, eingebüßt; durch den Ausfall vieler Glieder und das geringe Bedürfnis für Ersatz wurde diese Tätigkeit eingeengt, ohne daß ihre Kraft damit erschöpft wäre. Sie ist ein Organ mit ständigen, embryonalen Fähigkeiten. So gut wie die Einschränkung erfolgt, die Kräfte geschont und latent werden durch die geringe Zahl von Zahnanlagen, ebenso gut kann durch einen neuen Reiz die schlummernde Tätigkeit geweckt werden.

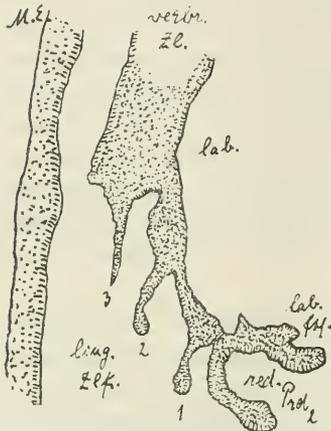


Fig. 1. Zahnkeim des reduzierten unteren 2. Prämolaren von *Trichosurus vulpecula* mit verbreiteter Zahnleiste, 3 freien linguale Zahnleistenfortsätzen sowie einem labialen Ausläufer.

Außerlich verschieden gegen früher, ist die innere Kraft dieser Leiste die gleiche geblieben. Nur wird ihr Schaffensdrang mehr und mehr abhängig von dem Wachsen und Gedeihen ihrer Glieder, ein Einfluß, der so weit reichen kann, daß er mit Verlust der Zähne bis zum Untergang der Zahnleiste führt (vergl. *Echidna*). Die Arbeit und das Leben der einzelnen Glieder

beeinflusst die Tätigkeit des Organes, eingeschränkt durch massige Entwicklung der Kiefer und die festgefügt Zahnreihen.

Durch diese Abhängigkeitsbeziehungen bekommt die Zahnleiste morphologisch eine andere Stellung. Das durch Anpassung und Vererbung festgestellte, unbewegliche Gebiß beschränkt die Zahl der Dentitionen, die Verkürzung des Kiefers und die zunehmende Größe der Zähne beschränkt die Zahl der Glieder.

Gebrauch und Nichtgebrauch, Anpassung und Vererbung sind die Faktoren bei der ganzen Entwicklung. Ein Organteil entwickelt sich besser infolge seiner günstigeren Lage und größeren Inanspruchnahme als der andere auf Kosten der übrigen. Nicht durch Verwachsen oder Verschmelzen der einzelnen Glieder, sondern durch Ausfall und Untergang der Ueberflüssigen kommt die spezialisierte Form des Säugerzahnes zu stande, treu dem Prinzip der Anpassung und Vererbung, durch das die spezialisierten Zähne der Fische, Reptilien gleichfalls herangezüchtet wurden.

Der Ausfall der Zähne geschieht ja noch heute, die Entstehung neuer Gebißformen auf Kosten dieser noch heute, ohne daß von einer Verschmelzung in solchem Sinne, wie RÖSE die Entstehung der Molaren auffaßt, die Rede sein kann. Aber auch die Ansicht von ADLOFF nach der KÜKENTHALSchen Theorie sagt mir nicht zu. ADLOFF meint, daß die Verwachsung während der Umwandlung der Ahnen der Säugetiere in solche stattgefunden habe. Er nimmt offenbar eine direkte Verschmelzung der Zahnkeime an. „Verlängertes Eileben und das Erfordernis einer möglichst raschen Verbesserung des Kauapparates mögen hierzu beigetragen haben.“

Abgesehen davon, daß dieses sehr allmählich von statten gegangen ist, halte ich den Vorgang in Form einer durchgängigen, von der Natur beabsichtigten Verschmelzung nebeneinander liegender Zahnkeime für unmöglich. Zufällige, einzeln vorkommende Verschmelzungen sind hiermit nicht gemeint. Die Verkürzung der Kiefer führt zur Beseitigung von Zähnen, nicht zum Zusammenrücken einzelner Zähne oder Zahnanlagen. Zudem müßten die Zahnanlagen, welche miteinander verschmelzen sollen, doch sämtlich nahezu die gleiche Entwicklungsstufe einnehmen, denn verkalkte und unverkalkte Anlagen, miteinander verschmolzen, dürften kaum ein brauchbares Gebilde abgeben. Normalerweise entwickelt sich die nächstfolgende Anlage bei Amphibien und Reptilien nicht eber, als bis die vorherige eine bestimmte Größe erreicht hat. Ein überall gleichmäßig erfolgender Stillstand in der Entwicklung der Zahnkeime scheint aber ausgeschlossen, er würde nur zur Verkümmern führen. Anzunehmen ist hingegen, daß einzelne Keime während des verlängerten Eilebens durchbrechen und ausfallen, andere im Kiefer verbleiben und verkümmern, und wieder andere zu brauchbaren Zähnen auf Kosten der zu Grunde gehenden auswachsen. Die unbrauchbaren überzähligen Zähne gehen zu Grunde und verschmelzen nicht. Der Zahn erhält Material zu seinem Aufbau, solange er in Funktion steht, die Zahnleiste nimmt dieses Material zurück, sobald der Zahn funktionslos wird, und verwendet es, wo es angebracht ist.

Zahnleiste und Zahnkeime werden vererbt mit der Tendenz, sich zu vervollkommen. Ganz allmählich entsteht aus dem wurzellosen, nur in der Schleimhaut sitzenden Selachierzahn der bewurzelte, fest im Kiefer sitzende Säugerzahn. Die Zahnanlage wird allmählich komplizierter; aus der einfachen Anlage des Selachier-

zahnnes entwickelt sich ganz langsam die formvollendete, hochorganisierte Zahnanlage der höheren Säuger. Das sind Eigenarten, die sich mit Hilfe der Zahnleiste als dem mütterlichen Organ aus den einzelnen Keimen von selbst herausbilden, sobald sie funktions- und lebensfähig sind und bleiben. Ausgeschiedene Glieder werden nicht unterhalten, und solche Glieder finden wir zu jeder Zeit der Entwicklung des Zahnsystems. Nicht nur bei den Fischen, sondern viel mehr noch bei den Amphibien und Reptilien, wie später bei den Säugern, fallen aus der anfangs großen Zahl von Dentitionen und Zähnen ganze Serien, wie innerhalb der Serien einzelne aus. Wir wissen, daß vor den persistierenden Zahnreihen der Amphibien eine Reihe von Zahnreihen zu Grunde gegangen ist, daß innerhalb der späteren einzelne Zähne sich durch besondere Größe auszeichnen und länger funktionieren als die benachbarten, die allmählich verkümmern; wir wissen das Gleiche von den Reptilien, wo die Differenzierung schon bedeutender wird und die Zähne in Verbindung zum Kiefer treten, daß schon ihre beschränkte Dentition Vorgänger besitzt, die ganz frühzeitig zu Grunde gehen; wir wissen schließlich, daß auch bei den Säugern vor der funktionierenden Milchdentition und nach der Ersatzdentition Reste ausgefallener Zahnreihen zu finden sind. Von den vielen Zahnreihen werden die ersten und letzten im Laufe der Phylogenese beständig abgestoßen. Nur bestimmte Serien funktionieren und in diesen wiederum nur die kräftigsten Glieder. Umformungen des Gebisses gehen tagtäglich vor sich in allen Systemen: Umformungen, die embryologisch zu konstatieren sind.

Jede neuentstandene Zahnform ist für die Tiergruppe ein Neuerwerb, während Dentitionen und Zahnwechsel eine ererbte Eigenschaft darstellen.

Das Auftreten der verschiedenen Reste alter Dentitionen ist es auch, welches den Anhängern der Konkreszenztheorie in letzter Zeit die beste Stütze abgegeben hat, und zwar das Auftreten prä-laktealer und postpermanenter Dentitionen in Verbindung mit den Zahnanlagen der funktionierenden Zähne. Man hat verschiedentlich beobachtet, daß Zahnleistenmaterial verschiedener Dentitionen sich augenscheinlich an der Bildung der Säugerzähne, besonders der Molaren beteiligt. (Fig. 2—7.) Dieses Schmelzleistenmaterial stammt von Ausläufern, seitlichen Sprossen der Zahnleiste, die sich über oder seitlich der benachbarten bestehenden Zahnanlage zeigen und mit dieser in Verbindung treten. „Sie bilden dadurch die linguale, bzw. die labiale Wand der Zahnanlage und tragen

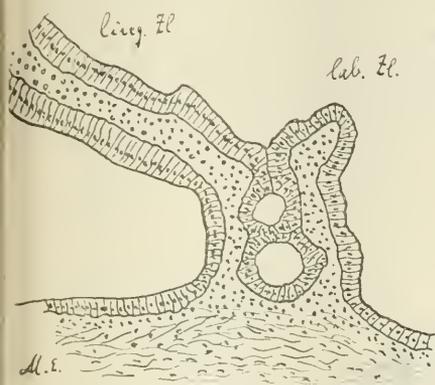


Fig. 2.

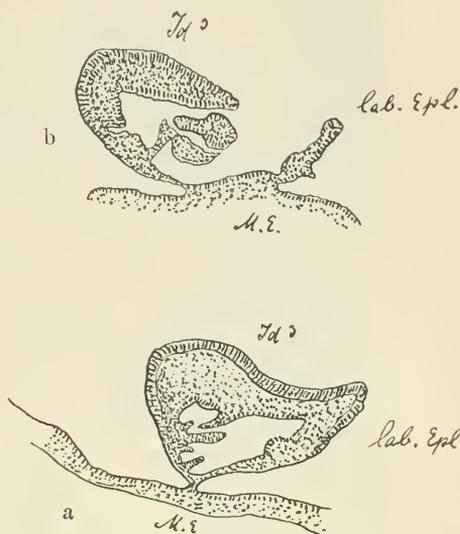


Fig. 3a und b.

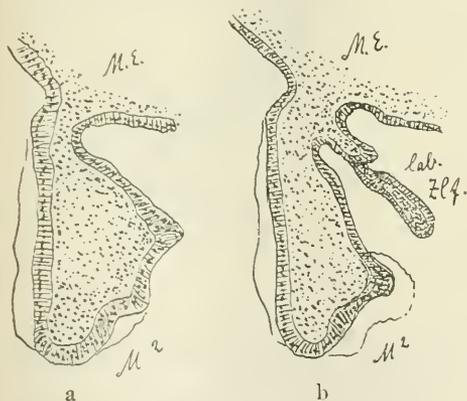


Fig. 4a und b.

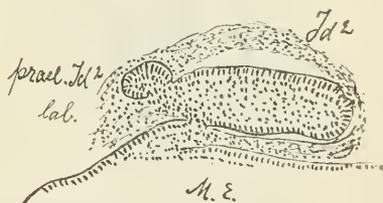


Fig. 5.

Fig. 2. Zahnleisteneintritt in der Gegend der Molaren im Oberkiefer von Phascolarctus. Die Zahnleiste besteht aus zwei getrennten Teilen, einer reduzierten labialen und einer normalen lingualen Epithelleiste.

Fig. 3a und b. Eine scheinbare Verwachsung der labialen Epithelleiste mit dem lingualen Zahnkeim von *Id*<sup>0</sup> bei Phascolarctus. Diese Vereinigung besteht nur vorübergehend bei a und hängt mit der besonderen Schnittführung auf dem jungen Stadium zusammen. Bei b ist diese Leiste selbständig und bleibt auch so auf den älteren Stadien.

Fig. 4a und b. Eine angebliche Verschmelzung der labialen Epithelleiste mit *M*<sup>2</sup> von Phascolarctus. Die labiale Epithelleiste ist nur vorübergehend auf diesem Stadium mit dem lingualen Zahnkeim verbunden und emanzipiert sich später (cf. Fig. 12).

Fig. 5. Eine scheinbare Verschmelzung des prälakteen Zahnkeimes von *Id*<sup>2</sup> mit dessen Zahnkeim bei Trichosurus. Dieses labiale Anhängsel löst sich späterhin von der lingualen Anlage ab und geht zu Grunde.

so zu ihrer Vergrößerung, bezw. zu ihrer Verbreiterung bei. Am Aufbau der ersten Dentition beteiligt sich noch die prälakale Zahnserie, und ebenso wird auch die permanente Dentition das Material mehrerer Reptilidentitionen in sich enthalten.“

Diesen Ansichten ADLOFFS, die sich den Betrachtungen KÜKEN-THALS anschließen, habe ich noch vor kurzem zugestimmt und sie auch in meiner Arbeit über das Zahnsystem der Marsupialier zu

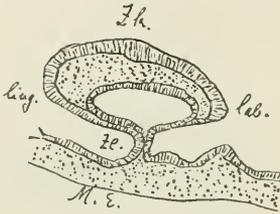


Fig. 6.

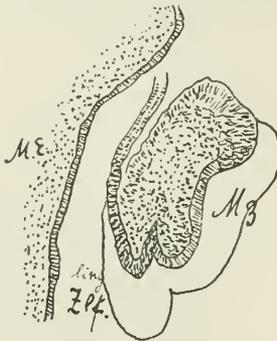


Fig. 7.

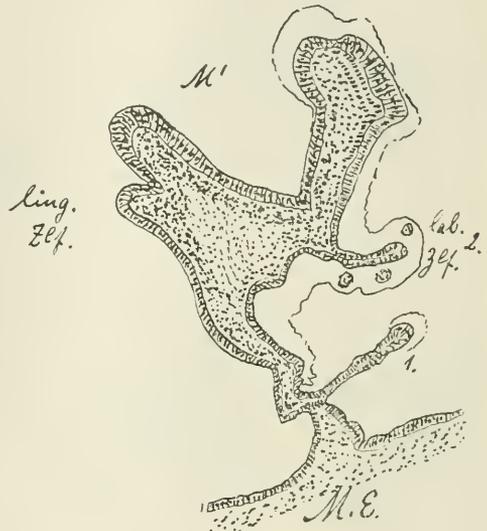


Fig. 8.

Fig. 6. Labiale und linguale Epithelleiste (eig. Zahnleiste) umgrenzen einen Zahnkeim bei *Dasyurus*. Die labiale Leiste löst sich auf den älteren Stadien mit kolbiger Verdickung ab und geht zu Grunde.

Fig. 7. Ablösung, nicht Verschmelzung des lingualen Zahnleistenfortsatzes von  $M_3$  bei *Aepyprymnus rufescens*.

Fig. 8. Die Zahnanlage von  $M^1$  bei *Phascolarctus* mit 2 labialen und einem lingualen Zahnleistenfortsatz. Alle diese Fortsätze sind einander ursprünglich gleichwertig, zum Teil bereits abgelöst von der Anlage des  $M^1$ , zum Teil in Ablösung begriffen.

verteidigen gesucht. Heute stehe ich nach nochmaliger reiflicher Ueberlegung der bestehenden Tatsachen und Beobachtungen auf einem anderen Standpunkt. Ich habe die Ueberzeugung, daß bei Beurteilung dieser merkwürdigen Verschmelzungen und Verwachsungen ein fundamentaler Fehler begangen wird. Sie können keinesfalls einen Beweis für die Konkreszenztheorie abgeben. Prälakale und postpermanente Zahnkeime, Zahnanlagen, Zahn-

leistenfortsätze habe ich in großer Menge bei den Marsupialiern nachgewiesen, so konstant, daß bei einigen Species, wie z. B. *Phascolarctus*, ihr Erscheinen als typisch gelten muß, z. B. Fig. 8. Bei den Placentaliern sind diese Reste — denn es sind Reste — niemals konstant; bei einer Anzahl von niederen Säugern werden sie hier und dort in Verbindung mit der benachbarten Zahnanlage oder frei als rudimentäre, kleine Keime oder gleichmäßig auslaufende Fortsätze gefunden. In manchen Fällen sind sie so winzig, so unbedeutend, daß sie kaum erwähnenswert erscheinen (cf. ADLOFF, Arbeit I, Fig. 7; III, Fig. 10, 11, 12, 76; V, Fig. 2); in anderen Fällen einseitig gedeutet (Arbeit I, Fig. 8; III, Fig. 32, 37, 63, 64, 65), in denen es sich meiner Ansicht nach nur um zufällige Fortsätze der persistierenden Zahnkeime handelt.

Aus dem Zusammenhange, den diese Teile bisweilen mit den bestehenden Zahnanlagen zeigen, hat man geschlossen, daß die Leisten, Fortsätze etc. zu der Anlage hinzutreten, um sie zu verstärken (Fig. 2—8). Dieser Annahme folgte ich auch. In Wirklichkeit verhält sich aber dieser Prozeß gerade umgekehrt. Die Zahuleistenfortsätze verschmelzen nicht mit den Anlagen, sondern sie lösen sich nach ursprünglich gemeinsamer Anlage von ihnen ab, bezw. stehen ganz naturgemäß im Beginn der Zahnentwicklung mit der gemeinsamen Zahnleiste und ihren Keimen in engster Fühlung und werden im Laufe der Weiterentwicklung von der gemeinsamen Zahnleiste abgetrennt zu einer Zeit, wo die Anlage des persistierenden Zahnes noch in enger Berührung mit der Zahnleiste steht. Diese Fortsätze und Ausläufer mit teilweise verdickten freien Enden sind die überzähligen, aber noch vererbten Keime ausgefallener Dentitionen. Sie werden ganz oder stückweise wieder vollständig, indem sie sich nach und nach, bald früher, bald später nach Anlage des Hauptkeimes von der gemeinsamen Zahnleiste emanzipieren. Wegen der nahen Berührung mit der benachbarten Zahnanlage ist es auch möglich, daß selbst mehrere Teile mit der persistierenden Zahnanlage noch im Zusammenhange bleiben, wie es die Fig. 3 und 8 zeigen. Derartige Reste sind, wie die Serien und der weitere Verlauf der Entwicklung zeigen, für die Entwicklung der Hauptanlage ganz belanglos.

ADLOFF beschreibt einen Fall einer derartigen angeblichen Verschmelzung in folgender Weise: „Dicht hinter der Anlage von Id. 3 erscheint labial der Schmelzleiste, von ihr ausgehend, ein am Ende kolbig verdickter Epithelzapfen; derselbe wird mit jedem

Schnitte größer und strebt offenbar einer Vereinigung mit der lingual liegenden Schmelzleiste entgegen. Eine derartige Vereinigung findet auch statt, damit eine bedeutende Beteiligung des prälakteaalen Restes an ihrer Bildung.“

Der Vorgang spielt sich im Verlaufe der Schnittserien in dieser Weise ab, darf aber nicht in gleicher Weise gedeutet werden als eine Vereinigung, die erstrebt wird. In Wirklichkeit löst sich mehr und mehr von dem lingualen Zahnkeime ein selbständiger Zweig ab, sein vorderer Teil ist bereits selbständig geworden, während der hintere mit seinem distalen Teile die mesiale Wand der Zahnanlage begrenzt. Körperlich gedacht, ist dieser Strang eine Leiste, die nur mit ihrem hinteren Ende die Zahnanlage berührt, während sie sonst vollständig frei ist. Sie bildet eine Art Brücke zwischen Mundhöhlenepithel und Zahnanlage. Aehnlich sind auch andere Befunde früher von mir zu Unrecht gedeutet worden, die Lagebeziehungen der Leiste zu den lingualen Anlagen nicht richtig erkannt (vgl. die Textfig. 3 a, b, 4 a, b, und 9 a, b). Bisweilen liegt der sogenannte prälakteaale Keim zwischen zwei Anlagen, und sobald er aus dem Gesichtsfeld als selbständiger Keim verschwindet und in die gemeinsame Zahnleiste aufgeht, hat es den Anschein, als ob er zu der lingualen Zahnleiste in enge Beziehungen getreten wäre. Bedurften die Säugerzähne, vorzüglich die Molaren, in der Tat des prälakteaalen und postpermanenten Materials, und wäre es mit deren Anlagen verschmolzen, wozu würden die prälakteaalen und postpermanenten Ueberreste bald mehr, bald weniger entwickelt, als vollkommene, selbständige, wenn auch reduzierte, Zahnkeime immer wieder auftreten?

Alle jene Fälle, bei denen bisher von einer Verschmelzung die Rede war, sind also das Gegenteil, Trennungsvorgänge. Sie täuschen gerade dort Verschmelzungen vor, wo es auf jugendlichen Stadien überhaupt oder auf älteren Stadien noch bei einer Verbindung zwischen labialer Zahnleiste und lingualen Zahnkeime auf der Schnittserie geblieben ist. Bei weiterer Entwicklung der lingualen Zahnanlage kommt es dann in späteren Stadien zu einer vollständigen Trennung. Der prälakteaale oder postpermanente Keim, gleichviel ob reduziert oder nicht, bleibt selbständig. (Fig. 9—11.) Unter günstigen Bedingungen, die aber meistens fehlen, wächst er mitunter weiter aus zu einem kleinen Zähnchen. Wo wir solche verkümmerte Fortsätze nicht finden, sind sie bereits vollkommen in sich zerfallen und aufgelöst. Je höher das Säugetier entwickelt ist, desto weniger finden wir daher diese Teile, bei den Marsupialiern als einer tiefstehenden Gruppe aber um so mehr.

Es sind dies Reste der ererbten, verkümmerten Zahngenerationen, welche zu keiner hohen Ausbildung befähigt sind. Nur in sehr wenigen Fällen wachsen sie, zumal labial, weniger lingual zu selbständigen Zapfen heran, die selbständig bleiben oder bisweilen mit der benachbarten Zahnanlage verschmelzen können. Solche Fälle, in denen die Zahnkeime der zweiten, bezw. der dritten oder prälakteen Dentition zu kleinen Zapfenzähnen auswachsen, dürfen

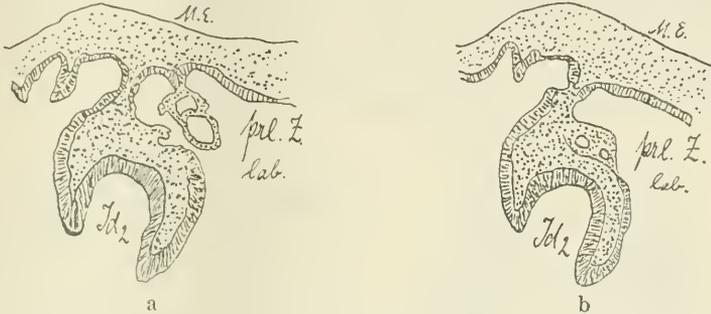


Fig. 9 a und b.

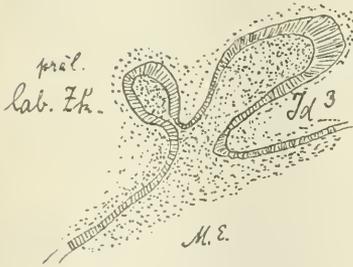


Fig. 10.

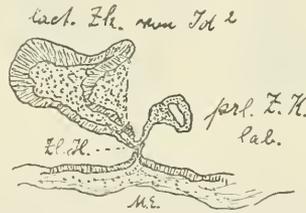


Fig. 11.

Fig. 9 a und b. Prälakteen reduzierter Zahnkeim über und in Verbindung mit  $Id_2$ . Die augenscheinliche Verschmelzung beider Keime bei b ist auf die noch geringe Entfaltung von  $Id_2$  zurückzuführen. In der Tat sind beide Anlagen selbständig und auf diesem Stadium noch nicht vollständig getrennt.

Fig. 10. Prälakteen selbständiger Zahnkeim neben  $Id^3$  von Aepyprymnus.

Fig. 11. Prälakteen reduzierter selbständiger Zahnkeim labial neben  $Id^2$  von Dasyurus.

analog den Vorgängen beim Abzweigen von Fortsätzen gedeutet werden, die sich bei eliminierten, in Ausfall begriffenen oder sonstwie degenerierten Zahnkeimen finden. Sie repräsentieren die Bildungskraft der Zahnleiste in dem einen Falle aus Sorge um den Ersatz, in den anderen Fällen aus alter Gewohnheit.

Eine Verstärkung der Zahnanlage der Säuger, wie man sie sich nach der Verschmelzungstheorie vorgestellt hat, durch die

sogenannten seitlichen Fortsätze tritt in Wirklichkeit nicht ein, ebensowenig wie die Ablösung dieser Fortsätze von den jungen Zahnkeimen eine Schwächung derselben bewirkt. Für die Entwicklung des Gesamten hat der Vorgang absolut keine Bedeutung. Die Fortsätze können sich bei dieser Tiergattung ablösen, sie können aber auch bei einer anderen das Vermögen verloren haben, sich zu zeigen oder selbständig zu machen.

Neben den Molaren der niederen Säuger sehen wir nicht selten lingual 2 oder 3 Fortsätze. (Fig. 12.) Der tiefste, mit der Anlage in nächster Verbindung stehende Fortsatz ist der Rest der zweiten Dentition; die übrigen gehören noch späteren Serien an.

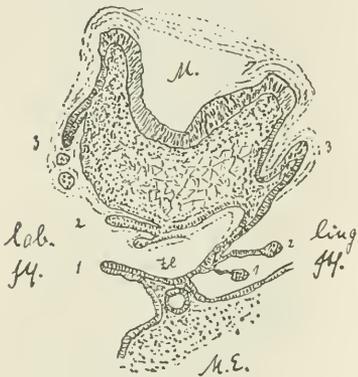


Fig. 12. Zahnanlage von  $M^1$  bei *Phascogaleus* mit jederseits 3 (lingualen und labialen) Zahnleistenfortsätzen (aus mehreren Schnitten zusammengestellt). Der Eingang zur Zahnleiste ist verbreitert und besteht aus 2 getrennten Epithelleisten. Die linguale dritte Leiste löst sich ab, ebenso wie die labiale zweite. Auf diesem Stadium hat sich die labiale Leiste 1 bereits vollständig von der Zahnanlage getrennt, die auf jüngeren Stadien mit dem Zahnkeim von  $M^1$  in Verbindung stand. (Vergl. Fig. 4 a und 13.) Die labialen Fortsätze 2 und 3 sind ohne jede Bedeutung für  $M^1$ .

Auch dieser Rest kann wie ein labialer Strang selbständig werden. Meiner Ansicht nach sind die Molaren lediglich zur ersten Dentition zu rechnen; die rudimentären Reste der übrigen Zahnreihen sprechen dafür. Ein vormaliger Wechsel der Molaren ist nicht ausgeschlossen; ihre heutige Entstehung und ihre überwiegende Größe und Stärke verdanken sie ihrem verspäteten Durchbruch, der längeren Zeit ihrer Entwicklung und der Verkürzung der Kiefer. Eine Verschmelzung von Material der prälakteen und postpermanenten Serien mit der eigentlichen Zahnanlage der Molaren findet nicht statt. Ihre Entstehung zu beiden Seiten der Zahnleiste ist bedingt durch ihre besondere Größe. Ich kann mich nicht der Ansicht anschließen, daß die labiale Reihe der Höcker der Molaren der ersten, die linguale Reihe der zweiten Dentition angehört. Verschiebungen der Höcker sollen dabei nicht ausgeschlossen sein. Auffallend ist hierbei jedenfalls, daß die Prämolaren, deren Keim ebenfalls durch Verwachsung eines labialen und lingualen Conus entstehen soll, als Ersatzzähne der Milchmolaren auftreten.

Die einzelnen Abstufungen des Abschnürens der prälakteen wie postpermanenten Zahnserien, die bisher für unfertige Verwachsungen gehalten wurden, lassen sich bei den Beuteltieren besonders gut verfolgen. Vom jüngsten embryonalen Stadium an sind diese Erscheinungen durch folgende Punkte festzulegen:

1) Es besteht mitunter eine verbreiterte Zahnleiste, bisweilen liegen 2 Epithelleisten getrennt (zumal im Bereiche der Molaren) nebeneinander. (Fig. 2 und 13, 14.) Die labiale Epithelleiste ist

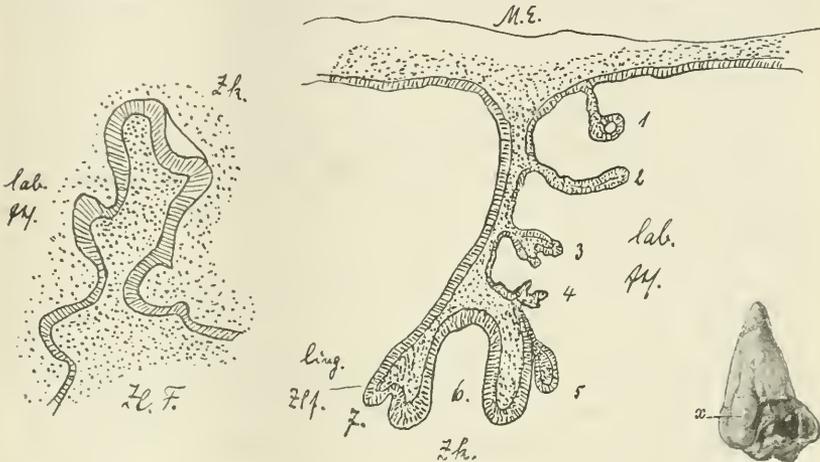


Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 13. Verbreiterte Zahnleiste mit einfachem Zahnkeim bei *Phascolarctus*. *Z.L.F.* Zahnleistenfurche. Seitwärts befindet sich ein in Ablösung begriffener labialer Fortsatz, die labiale Epithelleiste, welche sich bei weiterer Entwicklung vollständig trennt (cf. Fig. 12).

Fig. 14. Schematisierte Darstellung des Vorganges der Abschnürung der einzelnen Zahnleistenfortsätze. Von diesen ist der mit 6 bezeichnete Fortsatz der Keim der zur Ausbildung kommenden Zahnanlage. Infolge ihrer eintretenden Reduktion kommt es zur Wiederanlage der übrigen Keime.

Fig. 15. Oberer linker Weisheitszahn mit buccalem kleinen konischen Zähnchen (*x*) als Anhängsel. Die Krone dieses Nebenzähnchens ist vollkommen isoliert und besitzt eine eigene Pulpa.

von diesen die hier schon von vornherein selbständig auftretende prälakteen Leiste; durch irgend welche Umstände wie als Folge ihrer Reduktion liegt sie frühzeitig neben der Zahnleiste und geht getrennt neben ihr von dem Mundhöhlenepithel aus.

2) Die Zahnleiste entwickelt einen kolbenförmigen Zahnkeim von kräftiger Form. Die erwähnte labiale Epithelleiste verlängert sich, wo sie vorhanden ist, ebenfalls und bildet einen verkümmerten Zahnkeim. Bisweilen steht sie mit dem lingualen Zahnkeim durch einen Nebenstrang oder gänzlich in Verbindung, um sich später

wieder vollständig zu trennen. Sie hat für die Weiterentwicklung keine Bedeutung. (Fig. 3, 5, 15.)

3) Der linguale Zahnkeim der funktionierenden Zahnreihe wird kappenförmig. Es zeigt sich außer den Erscheinungen unter Punkt 2 bisweilen labial mehr oberhalb der Anlage noch im Bereiche der Schmelzepithelzellen ein Epithelstrang, der durch seine Verbindung mit der Zahnleiste und durch Weiterwachsen des lingualen Zahnkeimes allmählich selbständig wird. Es bildet sich in der gleichen Weise wie an der lingualen Fläche ein labialer Zahnleistenfortsatz, neben dem noch weitere auftreten können.

4) Die Zahnanlage wächst mehr in die Tiefe, so daß in älteren Stadien die labialen Fortsätze und die linguale Zahnanlage vollständig voneinander getrennt liegen. Bisweilen zeigen sich noch Reste der einstigen Verbindung in Form kleiner, minimaler Ausläufer an der Außenfläche der entstehenden Schmelzpulpa, dem äußeren Epithel (Fig. 8 und 12).

5) Der beschriebene Vorgang gleicht dem Abschnüren der lingualen Fortsätze von der Zahnanlage zur Bildung des Ersatzzahnes. Verändert ist die frühzeitige und mehr am oberen Teile des Zahnkeimes stattfindende Abschnürung. Das letztere bedingt das erstere. Auffallend mag es erscheinen, daß vergangene Zahnkeime immer wieder zur Entwicklung gelangen.

6) In ähnlicher Weise schnüren sich auch auf der lingualen Seite ein oder mehrere Stränge ab, von denen bisweilen der der Zahnanlage zunächst befindliche sich am spätesten abschnürt. Gewöhnlich geht der Vorgang, wenn auch später als auf der labialen Seite, so doch gleichzeitig vor sich (Fig. 12).

7) Alle diese Zahnleistenfortsätze gehen mit oder ohne Keim zu Grunde.

8) Besonders starke Fortsätze, lingual und labial im unteren Bereich des Zahnkeimes, entwickeln sich nur dort, wo die Anlage des eigentlich funktionierenden Zahnes rudimentär ist oder sich in Reduktion befindet.

9) In vielen Fällen besteht überhaupt keine Abschnürung des labialen Fortsatzes während der Entwicklung des lingualen Zahnkeimes, sondern der labiale Keim ist von vornherein ganz selbständig oder ein Ausläufer der Zahnleiste (Fig. 10, 11), ein Verhalten, das auch die Placentaler zeigen.

Den Marsupialiern gegenüber weisen die Placentaler im Auftreten prälaktealer Reste keine in den Hauptpunkten voneinander

abweichende Unterschiede auf. ADLOFF weist schon darauf hin, daß solche Reste bei den Placentaliern sich „fast stets bei Zähnen finden, die mehr oder weniger der Reduktion anheimgefallen sind.“ Ebenso werden sogenannte Verschmelzungen in der Mehrzahl der Fälle bei Zähnen beobachtet, „die, wenn auch nicht direkt zurückgebildet, doch einem Abschnitte des Zahnsystems angehörten, in dem Reduktion bereits tätig gewesen ist“. Diese Beobachtungen sind richtig und beachtenswert, aber nicht im Sinne der Konkreszenztheorie. ADLOFF führt diese Zustände geradezu als Begründung der Theorie an, indem er sagt: „wir könnten annehmen, daß, sowie jeder Zahn aus einer Verschmelzung verschiedener Dentitionen seinen Ursprung findet, er umgekehrt bei beginnender Rückbildung wieder in seine Komponenten zerfiele“.

Ich halte es schon von dem allgemeinen Standpunkte aus für unmöglich, derartige Rückschlüsse zu ziehen, weil die Auflösung von Organen als ein anormaler Zustand regressiver Art niemals einen einwandfreien Aufschluß über seine Entstehung zu geben vermag. Die Auflösung der Zahnanlage in anscheinend einzelne Teile gibt zu Täuschungen Anlaß. Die treibende Kraft für die Bildung von Seitensprossen ist nicht der Zahnkeim oder die Anlage, sondern die Zahnleiste. Die sonst unterdrückten oder schlecht entwickelten Keime früherer Ersatzdentitionen, oder prälaktealer Zahnreihen erhalten infolge von Verkümmern der bestehenden Zahnreihen neues Leben und — hier können wir sagen — das sonst verwertete und jetzt überflüssige Material wird von der Zahnleiste auf andere, benachbarte Keime übertragen in der Absicht, einen Ersatz zu schaffen. Von derartigen Keimen entstehen bisweilen mehrere zu gleicher Zeit; sie verbleiben mehr oder weniger im direkten Bereich und Verkehr mit der zu Grunde gehenden Zahnanlage und können selbst mit ihr sekundär verwachsen.



Fig. 16. Oberer 2. Molar rechts mit buccalem Nebenhöcker, der als angewachsenes, selbständiges Zähnchen mit eigener Pulpa aufzufassen ist.

Solche prälaktealen und postpermanenten Reste haben, wie ADLOFF ganz richtig bemerkt, keinen primitiven Charakter, sondern sind sekundär zu ihrer alten Unabhängigkeit zurückgekehrt, ein Zustand, der nicht nur charakteristisch ist für die Placentaliern, sondern auch für die Marsupialier, und sich bei jeder Auflösung von Zahnkeimen mehr oder minder zeigen wird. Bei

den Beutlern besteht jedoch insofern eine Besonderheit, als die prälaktealen Zahnkeime hier in der Tat weniger regressive Eigenschaften an den Tag legen, während ähnliche Reste bei den Placentaliern fast durchweg gänzlich verkümmert sind und bleiben, selbst in den Fällen der Reduktion ihres Nachbars. Sehen wir uns diese Reste daraufhin genauer an, so können wir von früheren Entwicklungsstufen tatsächlich nichts finden.

Dem Vorgang dieser Auflösungen reduzierter Zahnanlagen analog verhalten sich ähnliche Anomalien fertiger Zähne und Molaren im menschlichen Gebiß, zumal mit Bezug auf ihre Anwendbarkeit für eine Begründung der Konkreszenztheorie. Nicht selten gelangen auf der labialen Seite der menschlichen Molaren Nebenhöcker zur Beobachtung, die nach ADLOFF als erste Anzeichen einer beginnenden Rückbildung aufzufassen sind, indem früher vereinigte Dentitionen sich wieder zu trennen beginnen. ADLOFF beruft sich hierbei auf ZUCKERKANDL, der das Auftreten eines Nebenwulstes am proximal-buccalen Höcker des 1. und 2. Molaren für die Abtrennung eines Teiles des Höckers hält, „da nach den Vergleichen mit den nachbarlichen Molaren Höcker + Nebenwulst einem normal geformten Höcker entsprechen würde“. ZUCKERKANDL, der diese Erscheinungen als möglichen Beweis für die Konkreszenztheorie an die Hand gibt, kommt selbst zu der Auffassung, daß „die Tatsache, daß ein Höcker eines Mahlzahnes sich zu einem Einzelzahn emanzipiert, möglicherweise in das Kapitel gestörter Entwicklung gehört“. Seine Abbildungen können diese Auffassungen nur bestätigen.

Nun handelt es sich bei solchen Nebenwulsten und Höckern gar nicht immer um Abtrennungen und Abspaltungen, sondern auch um echte accessorische Höcker. Ich habe eine Reihe solcher Zähne gefunden, bei denen der accessorische Wulst ein überzähliges Gebilde darstellt: in einem Falle ein kleines selbständiges Zähnchen mit eigener Pulpa und nur im Bereiche der Wurzel mit dem Molaren verschmolzen (Fig. 15), in einem anderen Falle einen gut entwickelten Höcker mit eigener Pulpa und in seiner ganzen Länge mit dem Mahlzahne verschmolzen (Fig. 16). Andererseits habe ich auch an der lingualen Fläche des 2. Molaren überzählige Nebenhöcker im mesialen Teile angetroffen, die mit dem Anomalus Carabelli nichts zu tun hatten (Fig. 17).

Solche Bildungen führen zu einer Vergrößerung des Zahnes; es sind Verschmelzungen. Vielfach zeigen sie sich bei verkümmerten Wurzelzähnen. Ich halte auch den von ADLOFF ab-

gebildeten Fall aus seiner Sammlung, einen buccalen Höcker am unteren linken Weisheitszahn, nicht für eine Abtrennung, sondern für eine Verschmelzung (ADLORF, Arbeit I, Fig. 10).

Die Entstehung dieser Nebenhöcker ist auf eine übermäßige Tätigkeit der Zahnleiste zurückzuführen; sie geschieht aus den Ueberresten der sonst verkümmernenden labialen oder lingualen überzähligen Zahnkeime. Ihre Entwicklung wird um so kraftvoller sich gestalten, je unvollkommener die Anlage des Molaren vor sich geht (Fig. 18). Dabei gehören sie nicht zu der Anlage, sondern sind ursprünglich selbständige Zahnkeime der Zahnleiste, die heranwachsen und durch irgend welche Einflüsse mit der lingualen Zahnanlage teilweise oder ganz verschmelzen. Vereinigt, bilden sie einen Zwillingszahn. Direkte Abspaltungen mit Beschränkung der normalen Größe des Mutterzahnes sind dagegen Folgeerscheinungen gestörter Entwicklungen.



Fig. 17.

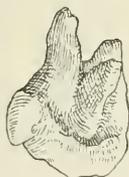


Fig. 18.



Fig. 19.

Fig. 17. Oberer 2. Molar rechts mit palatinalen, selbständigem, überzähligen Höcker, welcher nicht mit dem CARABELLischen Höcker identisch ist.

Fig. 18. Oberer rechter 3. Molar mit starkem selbständigem Nebenhöcker, welcher eine eigene Pulpa auf dem Querschnitt zeigt.

Fig. 19. Kleine, vereinzelte rudimentäre Zähne, zum Teil verschmolzen, teilweise isoliert an Stelle des oberen linken Weisheitszahnes.

Bisweilen führt die Degeneration des Weisheitszahnes zu einem vollständigen Zerfall und einer Auflösung in mehrere kleine, verkümmerte Zähne. An Stelle des großen Zahnes finden wir dann eine Reihe kleiner, verkümmerter Zahngelbe. Die auf Fig. 19 abgebildeten Teile lagen im linken Oberkiefer hinter dem 2. Molaren. Ein 3. Molar fehlte. Sie sind offenbar die Auflösungsprodukte dieses Zahnes in Form von 5 kleinen, zum Teil miteinander verschmolzenen, unregelmäßig gebauten zapfenförmigen Zähnen mit Schmelz und kurzen Wurzeln.

Dieser Befund mag einen glänzenden Beweis für die Konkreszenztheorie liefern: eine direkte Auflösung in 5 einzelne Teile mit Kronen und Wurzeln während der regressiven Entwicklung des 3. Molaren, für mich ist diese Erklärung auf Grund der vorherigen

Ausführungen freilich auszuschließen; denn auch hier sind diese Zähnen das Produkt vieler unvollkommener, auf Grund der Reduktion des Weisheitszahnes von der Zahnleiste ausgesandter Zahnkeime, d. h. das Ergebnis gestörter Entwicklungsvorgänge.

Die bisherigen Befunde von Verwachsungen, Verschmelzungen embryonal oder im fertigen Gebiß, die Befunde von Abspaltungen, Auflösungen von Zahnanlagen, Zahnkeimen während der Entwicklung und fertig gebildet im Gebiß sind für mich keine Beweise der Erklärung der „Konkreszenztheorie“. Ich bin überzeugt, daß die Theorie in dieser Richtung auf dem falschen Wege läuft, wenigstens wird sie so niemals zu beweisen sein. Bestreiten wird niemand, daß im Säugetierzahn das verbrauchte Zahnleistenmaterial größer ist als bei Anlagen kleiner Reptilien- oder gar Amphibienzähne. Aber ebenso wie die großen Zähne mancher Fische und Reptilien entsteht auch der Säugerzahn aus einem Zahnkeim, der nur im Laufe seiner phylogenetischen Entwicklung eine erhöhte Organisation gegenüber den Zahnkeimen der niederen Wirbeltiere erreicht hat.

Auch eine spätere Verstärkung dieses Zahnkeimes durch prä-lakteales oder postpermanentes Material ist normalerweise ausgeschlossen. Selbst die gewaltigen Backenzähne der Elefanten entstehen aus einem Zahnkeim, welcher aber durch sekundäre Faltungen und Einwuchern von Zement die spätere enorme Größe erfährt.

Das Abzweigen eines besonderen seitlichen Fortsatzes bei *Manatus*, der mit den Ueberresten postpermanenter Dentitionen nichts zu tun haben soll, sondern, wie KÜKENTHAL festgestellt hat, Veranlassung zur Bildung eines neuen Höckers gibt, erkläre ich auf gleiche Weise. KÜKENTHAL sieht in dieser Verschmelzung von Zahnkeimen verschiedener Dentitionen einen Beweis für die Konkreszenztheorie.

Meiner jetzigen Auffassung nach sehe ich in diesem lingualen Zahnkeime eine allmähliche Abtrennung, die, genau wie in anderen Fällen und dem Vorgang auf der labialen Seite entsprechend, ein selbständiges Weiterwachsen der Zahnleiste infolge allmählichen Rudimentärwerdens der labialen Zahnanlage darstellt. Die meisten Zähne von *Manatus* zeigen Zustände regressiver Entwicklungsart. Kein Wunder, daß die Zahnleiste für den nötigen Ersatz zu sorgen anfängt. Die unvollständige Abschnürung und spätere Verschmelzung des lingualen Zahnkeimes mit der labialen Zahnanlage,

die nach KÜKENTHAL eintritt, spricht für den allerersten Beginn einer Verkümmernng des persistierenden Zahnes.

Die gleichfalls eigenartigen Befunde KÜKENTHALS bei der Untersuchung der embryonalen Bezahnung der Bartenwale ergaben das merkwürdige Resultat, daß zwei verschiedene Arten von Zahnanlagen embryonal zu stande kommen, zusammengesetzte und einfache. Mit zunehmendem Alter der untersuchten Embryonen nehmen die zusammengesetzten Zahnanlagen an Zahl ab, die einfachen hingegen an Zahl zu. Nach Ansicht KÜKENTHALS war damit die Wahrscheinlichkeit gegeben, daß durch Teilung der zusammengesetzten Zahnanlagen sekundär, zugleich unter Verlängerung der Kiefer, die vielfachen konischen Zähne der Wale zu erklären sind.

Die Zustände im Gebißsystem der Wale sind ebenfalls regressiver Natur. Die ursprünglich heterodonte Zahnreihe ist im Zerfall begriffen und geht in eine homodonte über. Wie sonst die seitlichen, lingualen und labialen Keime durch Auswachsen der Zahnleiste bei Verkümmernng der persistierenden Zahnanlage zu neuer Lebensfähigkeit erstehen, so sind bei den Walen durch Reduktion der Zähne und Verlängerung der Zahnleiste die zwischen den Zahnanlagen ausgefallenen Keime zur Bildung neuer Zähne angeregt worden. Diese regressiven Prozesse, so sehr sie auch nach den Angaben KÜKENTHALS zu Teilungen von Zahnanlagen Veranlassung geben mögen, können für die Verschmelzungstheorie nicht herangezogen werden. Diese Teilung ist aber meiner Ansicht nach keineswegs in der Weise zu verstehen, daß die zusammengesetzten Zähne im Laufe ihrer weiteren Entwicklung in einzelne einfache Zähne zerfallen, sondern in ihrer ursprünglich angelegten, zusammengesetzten Form nicht zu weiterer Entwicklung gelangen und eine neue einfache Form annehmen. Es kommt während der Weiterentwicklung von dem ursprünglich sich noch voll anlegenden Zahnkeim nur der brauchbare Teil zur vollständigen Ausbildung. Gleichzeitig wird durch Freiwerden überflüssigen Materials die Zahnleiste zur Bildung weiterer Zahnkeime befähigt. Eine direkte sekundäre Teilung einer Zahnanlage, zumal mesio-distaler Richtung halte ich bei nicht pathologischen Zuständen für höchst unwahrscheinlich. Wenn derartiges vorliegen würde, hätte KÜKENTHAL diesen Vorgang bei der großen Reihe von Embryonen auf jeden Fall feststellen müssen.

Rudimentäre Zahnanlagen haben nicht die Befähigung, sich selbständig durch Teilung zu reorganisieren. Die Kraft zur Aus-

gleichung der mangelhaften Bildung besitzt lediglich die Zahnleiste. Eine Auflösung von Zahnkeimen oder Zahnanlagen in eine Anzahl gleichmäßiger Komponenten bei regressiver Entwicklung, wie sie dem eigenartigen Befunde KÜKENTHALS bei den Bartenwalen zu Grunde liegen müßte, ist bisher nirgends entdeckt worden. Die Angaben KÜKENTHALS könnten nur im Falle des Nachweises einer tatsächlichen direkten Teilung der Zahnanlagen für die Konkreszenztheorie sprechen. Einstweilen fehlt dieser Nachweis, der meiner Ueberzeugung nach auch nicht zu erbringen ist, da es zu tatsächlichen sekundären Teilungen gar nicht kommt. Schließlich verlaufen regressive Entwicklungsvorgänge durchaus nicht einheitlich, so daß auf diesem Wege festgestellte Zustände keine Deutung für alle übrigen homologen Verhältnisse zulassen.

Auch die Beobachtung partieller Teilungen von Zahnanlagen, d. h. von Abschnürungen, Abspaltungen und Einkerbungen labialer oder lingualer Seitenstücke mögen einzelnen einen sicheren Beweis für primäre Verschmelzungen des Zahnkeimes liefern, mehr noch als die angeblichen Verwachsungen seitlicher Fortsätze mit den benachbarten Zahnanlagen. In Wirklichkeit aber geben sie ebensowenig Aufschluß wie letztere. Diese partiellen Teilungen repräsentieren im höchsten Falle unvollständige Abspaltungen von der Zahnanlage. Wie ich aber wiederholt hervorgehoben habe, besitzt die verkümmerte Zahnanlage nicht die Fähigkeit, diese anfänglich stets lebensfähigen Fortsätze oder Nebenkeime aus sich heraus zu bilden; auch zerfällt sie nicht infolge ihrer Reduktion in diese einzelnen Teile, wie man anzunehmen geneigt ist, sondern das Abspalten seitlicher Keime besorgt die Zahnleiste, oder, wenn wir wollen, in vorgeschrittenem Stadium der Entwicklung der Zahnanlage die Schmelz-Epithelzellen, als direkte Abkömmlinge der Zahnleiste.

Da diese naturgemäß an der Umrandung der Anlage die produktivste Fähigkeit besitzen, so kommt auch hier die Abschnürung zu stande, immer in der Absicht, für den Verlust der funktionierenden Anlage einen Ersatz zu schaffen. Dieser Vorgang ist durch direkte Beobachtungen vielfach zu beweisen.

Wie die Beobachtungen weiterhin lehren, gehen auch die geschaffenen Nebenkeime fast immer frühzeitig zu Grunde. Der Versuch, die Lücke auszufüllen, scheidet an der Uebermacht der funktionierenden Glieder. Weiterhin aber fällt bei Erklärung dieser Zustände für primäre Konkreszenz ins Gewicht, daß die Nebenkeime meist vereinzelt oder zu zweien im Zusammenhange mit

der Zahnanlage erscheinen. Sonstige Fortsätze liegen vollständig getrennt, abseits, ohne Einfluß auf die Anlage. Wie ließe sich sonst das ganz unregelmäßige, häufig vereinzelt sekundäre Auftreten der Nebenkeime mit einer primären Konkreszenz gleichmäßiger Teile in Einklang bringen?

Zum weiteren Verständnis der Frage ist die Kenntnis der allgemeinen Ergebnisse der letzten Jahre erforderlich: Ergebnisse, welche das ganze Zahnsystem der Säugetiere umfassen, auf die ich nicht näher eingehen kann.

Echte Verschmelzungen oder Verwachsungen von Zähnen kommen im Säugergebiß zwischen den Zahnkeimen der Säugetierzähne selbst vor; sie führen zu verschmolzenen, verwachsenen Zähnen mit äußerlich sichtbaren Nähten oder zu monströsen, übermäßig großen Gebilden ohne äußerlich sichtbare Uebergänge. Eine Verschmelzung ist aber nur dort möglich, wo die Zahnkeime im ersten Stadium ihrer Entwicklung längere Zeit verharren und bei näherer Begrenzung der einzelnen Keime wie bei übermäßiger frühzeitiger Größe die Schmelzepithelzellen ineinander übergehen.

Solche Verschmelzungen sind in mesio-distaler Richtung leichter zu verstehen als in labio-lingualer Richtung, weil wir im ersteren Falle Keime der gleichen Dentition vor uns haben, und im zweiten Falle hingegen bei Unterdrückung eines Zahnes der Vorgänger oder Nachfolger meistens nicht mehr angelegt wird oder als verkümmert Keim erscheint.

ZUCKERKANDL, der offenbar die Verschmelzungstheorie zu stützen beabsichtigt, kann auch die bisherigen Beweise nicht für einwandfrei erklären. Er führt die Gründe verschiedener Autoren an und fügt selbst einige eigenen hinzu, die seiner Ansicht nach noch für die Verwachsungstheorie angeführt werden könnten. Ich halte auch diese Gründe für wenig geeignet, die Theorie zu beweisen; sie sind lediglich Beispiele für Verwachsungen überzähliger Keime mit den Zähnen funktionierender Reihen. ZUCKERKANDL weist in Bezug auf die von ihm und anderen hervorgehobenen Momente darauf hin, daß die Entwicklungsgeschichte des Menschen bislang keine Handhabe für die Verwachsungstheorie bietet.

Der Zweck der Konkreszenztheorie, die Lücken auszufüllen, welche die Differenzierungstheorie gerade im Anfange der Entstehung der Säugetierzähne aufweist, ist recht einsichtsvoll. Allein schon aus diesem Grunde wäre ein unumstößlicher Beweis für

die Annahme einer Verwachsung mehrerer Kegelzähne zu einem Säugerzahne recht wünschenswert. Bisher ist er nicht erbracht, und Hypothesen können keine Theorie stützen.

Zum Schluß noch folgendes! Von STACH wurde kürzlich behauptet, daß die Entwicklung des Knochengewebes von entscheidendem Einfluß auf die Entstehung der Diphyodontie der Säugetiere gewesen sei. Schmelzleiste und Zahnanlagen würden durch das Wachstum des Knochengewebes in ihrer Entwicklung behindert. ADLOFF hat diese irrige Ansicht von STACH bereits klargestellt. Es ist als eine feststehende Tatsache aufzufassen, daß der Kiefer sich nach den Zähnen richtet. ZUCKERKANDL betont mehr als einmal: „nicht die Zähne werden rudimentär, weil der Kiefer kürzer wird, sondern umgekehrt, der Kiefer wird kürzer, weil die Zähne ausfallen oder rudimentär werden“.

Die Entwicklung von Zahn und Kiefer geht vor sich, indem das Knochengewebe sekundär allmählich die Zahnanlage und den fertigen Zahn umwächst; der Kiefer tritt erst nach Vollendung der Zähne in innige Verbindung mit den Wurzeln durch den Zahnfortsatz, der mit den Zähnen steht und fällt. Ein schönes Beispiel hierfür finden wir bei TOMES-HOLLAENDER gelegentlich der Besprechung der Unterzahl der Zähne.

Mitte der 70er Jahre präsentierte sich ein Mann mit seinem Sohne aus dem Innern Rußlands, die beide sehr behaart, aber fast zahnlos waren. Der Mund dieses Mannes bewies deutlich, daß die Entwicklung des Kiefers von den Zähnen abhängig ist. Bei normaler Entwicklung des Gebisses verlängert sich der Kiefer bekanntlich nach hinten vor den aufsteigenden Aesten. Dieser erwachsene Russe aber besaß niemals irgend einen wirklichen Molaren und eine Verlängerung des Kiefers nach hinten.

Im übrigen verweise ich auf die Widerlegung der STACHSchen Ansicht durch ADLOFF, der die Ergebnisse WALKHOFFS aus der Entwicklungsmechanik des Unterkiefers zur Grundlage nimmt.

Daß die innige Verbindung von Kiefer und Zähnen den häufigen Wechsel überflüssig macht, wird wohl niemand bestreiten. Ebenso ist die allgemeine Kiefernverkürzung erst eine Folge ausgefallener Zahnglieder, die jugendliche Kiefernverkürzung ein Ergebnis der sich langsam entwickelnden differenzierten Molaren und ihres späteren Durchbruches.

### Literatur.

---

- ADLOFF, P., Zur Frage nach der Entstehung der heutigen Säugertierzahnformen. *Zeitschr. für Morphologie und Anthropologie*, Bd. V, Heft 2, 1902.
- Zur Entwicklung des Säugetiergebisses. *Anatom. Anz.*, Bd. XXVI, 1905.
- Zur Entwicklungsgeschichte des Nagetiergebisses. *Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch.*, Bd. XXXII, N. F. XXV, 1898.
- Zur Kenntnis des Zahnsystems von Hyrax. *Zeitschr. für Morphologie und Anthropologie*, Bd. V, Heft I, 1902.
- Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems von *Sus scrofa domest.* *Anatom. Anz.*, Bd. XIX, 1901.
- BATESON, A., On numerical variation in teeth, with a discussion of the conception of the homologies. *Proceedings of the Zool. Soc. of London*, Febr. 1892.
- COPE, E. D., On the tritubercular molar in human dentition. *Journ. of Morph.*, Vol. I. *Jahresber. d. Anat. u. Physiol. v. HOFMANN u. SCHWALBE (Ref.)*, Leipzig 1889.
- DEPENDORF, TH., Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier. *Jenaische Denkschriften*, Bd. VI (SEMONT, *Zool. Forschungsreisen*, Bd. III).
- Der Diphyodontismus der Säuger und die Stellung der Milchzahnreihe in diesem System. *Korrespondenzbl. f. Zahnärzte*, April 1907.
- KÜKENTHAL, W., Zur Dentitionenfrage. *Anatom. Anz.*, Bd. X, No. 20.
- Vergleichend-anatomische u. entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Teil II. *Denkschriften der Mediz.-naturw. Gesellschaft zu Jena*, Bd. III, 1893.
- Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Pinnipediergebisse. *Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch.*, Bd. XXVIII, 1893.
- Einige Bemerkungen über die Säugetierbezahnung. *Anatom. Anz.*, Jahrg. VI, 1891.
- Das Gebiß von Didelphys. *Anatom. Anz.*, Jahrg. VI, 1891.
- LECHE, W., Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. I. Teil. *Ontogenie*, Stuttgart 1895.

- RÖSE, C., Ueber Entstehung und Formabänderung der menschlichen Molaren. *Anatom. Anz.*, 1892, No. 13 u. 14.
- Zur Phylogenie der Säugetiere. *Biolog. Centralbl.*, Bd. XII, No. 20, 1892.
- Ueber die Zahnentwicklung des Menschen. *Schweiz. Vierteljahrsschr.*, Bd. II.
- Das Zahnsystem der Wirbeltiere. *Anatom. Hefte. Ergebnisse der Anat. u. Entw. Gesch.*, 1895.
- Ueber die Entwicklung der Zähne der Menschen. *Archiv für mikroskop. Anatom.*, Bd. XXXVIII.
- Ueberreste einer vorzeitigen prälakteen und einer vierten Zahnreihe beim Menschen. *Oesterr.-ungar. Vierteljahrsschr. für Zahnheilk.*, Jahrg. XI.
- Ueber die schmelzlosen Zahnrudimente beim Menschen. *Verhandlg. der Deutsch. odontol. Gesellschaft*, Bd. IV.
- ROSENBERG, E., Ueber Umformungen an den Incisiven der zweiten Generation des Menschen. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XXII, 1895.
- SCHLOSSER, MAX (München), Die Differenzierung des Säugetiergebisses. *Biolog. Centralbl.*, Bd. X, No. 8 u. 9, Erlangen 1890.
- Die neueste Literatur über die ausgestorbenen Anthropomorphen. *Zool. Anz.*, Leipzig 1900.
- SCHWALBE, S., Ueber Theorien der Dentition. *Verhandlg. der Anatomischen Gesellsch. auf d. 8. Versammlg. in Straßburg*, 1894.
- Ueber eine seltene Anomalie des Milchgebisses beim Menschen etc. *Morphol. Arbeiten*, herausgeb. v. SCHWALBE, Bd. III.
- STACH, JOHANNES, Ueber die Entstehung des Ersatzgebisses und der Backenzähne bei den Säugetieren. *Extrait du Bulletin de l'Académie des Sciences mathématiques et naturelles*, June 1904.
- WILSON, A., The missing or suppressed teeth in man. *Dental Record*, Jan. 1892.
- WILSON, J. T., and HILL, J. P., Observations upon the development and succession of the teeth in Perameles. *Quart. Journ. of Microscop. Science*.
- ZITTEL, R. A., *Handbuch der Paläontologie und Paläozoologie*, Bd. IV, 1891—1893.
- ZUCKERKANDL, SCHEFF. *Handbuch der Zahnheilkunde*, Bd. I, p. 61, 62 u. 111—113.

# Untersuchungen über Keimzellen.

## II. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen.

Von

Kristine Bonnevie in Kristiania.

Hierzu Tafel XXXII—XXXV.

---

### Einleitung.

Als ich im Herbst 1905 einige Kolonien von *Membranipora pilosa* L. und *Membr. membranacea* L. zur Beobachtung hatte, waren mir die eigentümlichen Geschlechtsverhältnisse dieser Tiere sogleich auffallend. Bei einer näheren Untersuchung derselben zeigten sich dann auch so viele Punkte von Interesse, daß ich meine Resultate veröffentlichen zu dürfen glaubte.

Meine Untersuchung wurde zum größten Teil an lebendem Material ausgeführt, das ich von November 1905 bis August 1906 jeden Monat von Dröbak kommen ließ. Für die Untersuchung der Entwicklung von Eiern und Spermien bei *M. pilosa* wurde jedoch auch fixiertes Material benutzt, und zwar für die Spermien ausschließlich Osmiummaterial (Fixation mit Osmiumdämpfen, 1-proz. Osmiumsäure und HERMANNScher Flüssigkeit), während für die Eier auch solches, das in ZENKERS und TELLYESNICZKYS Flüssigkeiten fixiert war, benutzt wurde. Ein Vergleich der Resultate dieser verschiedenen Fixationsmethoden hat sich für die Kenntnis der Entwicklung der Eier als dringend geboten erwiesen.

*Membranipora pilosa* und *M. membranacea* sind beide hermaphrodit. Sowohl die männlichen als die weiblichen Keimzellen entstehen aus der parietalen Wand des Cöloms. Die Eier bilden dichte Gruppen, die als große Vorsprünge in das Cölom hervorragen, und die ich im folgenden als Ovarien bezeichnen werde; die männlichen Keimzellen dagegen sind ohne jede regelmäßige Anordnung über der ganzen parietalen Cölomwand zerstreut (Fig. 1, Taf. XXXII).

Ich habe mich vergebens bemüht, die Art des Hermaphroditismus bei Membranipora festzustellen, indem ich zu entscheiden versuchte, ob Eier und Spermien in einem Individuum zur selben Zeit reif seien oder nicht, und im letzteren Fall, ob Proterandrie oder Protogynie vorherrschend sei. Die Lösung dieser Frage wird dadurch erschwert, daß die verschiedenen Individuen einer Kolonie im Betreff der Reifung ihrer Keimzellen sehr stark variieren. In einigen derselben findet man Spermien massenhaft vor, während die Ovarien kaum sichtbar sind, — in anderen dagegen große Ovarien und das Cölom voll abgelöster Eier, während hier die männlichen Keimzellen zurücktreten, — und in wieder anderen Individuen derselben Kolonie sind vielleicht sowohl Eier als Spermien vorhanden.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß in den einzelnen Individuen Proterandrie vorherrschend sei, und daß ihre Geschlechtsverhältnisse mit dem Zeichen ♂—♀ auszudrücken wäre. Doch scheint es mir mehr wahrscheinlich, daß männliche und weibliche Keimzellen im Leben eines Individuums mehrmals nacheinander auftreten. — Die Geschlechtsreife beider Arten beginnt bei Dröbak im Juni<sup>1)</sup>, erreicht ihren Höhepunkt im November und dauert bis Ende Dezember oder Anfang Januar. Sowohl am Anfang als am Ende dieser Periode habe ich in den Kolonien dieselbe Mischung von männlichen, weiblichen und hermaphroditen Individuen vorgefunden, und es scheint in der Tat die Annahme nahezuliegen, daß während der langen Reifeperiode eine stetig fortdauernde Proliferation von Keimzellen beider Geschlechter stattfindet. Doch müßten, um die Art dieses Hermaphroditismus sicher festzustellen, zuerst eingehende Untersuchungen über Degeneration und Regeneration der Individuen im Verhältnis zu ihrer Geschlechtsreife angestellt werden.

Bei geschlechtsreifen Individuen findet man, wie erwähnt, das Cölom mit Eiern oder Spermien oder mit beiden auf einmal gefüllt. Diese reifen — oder heranreifenden — Keimzellen haben ein sehr eigentümliches Aussehen.

Die Spermien treten als relativ sehr große, bandförmige, lebhaft sich bewegende Körperchen zum Vorschein, die vereinzelt oder zu sternförmigen Gruppen vereinigt im Cölom des Muttertieres herumflottieren (Fig. 1—2, Taf. XXXII).

---

1) Meine Beobachtungen wurden während September und Oktober unterbrochen.

Jedes dieser Körperchen stellt sich bei näherer Untersuchung als ein Verband vieler Spermien, die parallel aneinander gelagert sind, dar. Die vorderen Enden der Spermien sind dicht zusammengefügt, so daß sie eine kegelförmige Spitze bilden; am hinteren Ende dagegen sieht man ihre Schwanzfäden frei beweglich hervorragen.

Ähnliche Verbände von reifen Spermien sind auch bei anderen Tierformen nachgewiesen worden (bei Insekten BALLOWITZ 1886, 1895, AUERBACH 1893; bei Opossum SELENKA 1887, bei *Dasypus* BALLOWITZ 1906). Sie sind von BALLOWITZ (1895) mit dem Namen *Spermozeugmen* oder, wenn nur zwei Spermien vereinigt sind, *Spermosyzygien* benannt worden<sup>1)</sup>.

Die vom Ovarium abgelösten Eier bilden bei *Membr. membranacea* zirkelförmige Platten. Bei *Membr. pilosa* dagegen sind sie in den verschiedensten Weisen geformt; sie können wurstförmig ausgezogen oder gedreht, plattenförmig mit eingebogenen Ecken, oder schalenförmig ausgehöhlt erscheinen — kurz, sie sind den Eiern anderer Tiere sehr wenig ähnlich, und es ist nicht zu verwundern, daß sie früher (BARROIS 1877) als in Degeneration begriffene Zellen beschrieben worden sind.

Bei einer näheren Untersuchung dieser Eier auf Schnittserien habe ich sie ohne Ausnahme auf dem Stadium der ersten Reifungsteilung vorgefunden. Und in ihrem Cytoplasma zerstreut liegen zahlreiche kleine chromatische Fädchen, oft spiralg aufgerollt; das Cytoplasma scheint um jedes derselben schwach verdichtet zu sein (Fig 62, Taf. XXXV).

Es ist dies der Ausdruck einer bei *Membranipora pilosa* normal auftretenden *polyspermen* Befruchtung.

Eine physiologische Polyspermie ist, wie bekannt, bei Selachiern (RÜCKERT 1890—92, 1899), bei Reptilien (OPPEL 1892), bei Amphibien (FICK 1893, BRAUS 1895, MICHAELIS 1897) und bei Insekten (HENKING 1892) früher nachgewiesen, und ihre Bedeutung ist am eingehendsten von RÜCKERT (1899) diskutiert worden.

Die Ursache der physiologischen Polyspermie sucht RÜCKERT (1899, p. 98) in „dem Mangel solcher Schutzvorrichtungen“;

---

1) Als ich im Frühling 1906 eine vorläufige Mitteilung meiner Befunde veröffentlichte (BONNEVIE 1906 b), war ich auf diese, in der Tat recht künstliche, Sonderung nicht aufmerksam; ich habe daher die Spermienbündel von *Membranipora* irrtümlicherweise als *Spermosyzygien* besprochen.

„welche bei anderen Eiern das Eindringen von mehr als einem Spermatozoon verhindern“, und er stellt die Hypothese auf, „daß die Polyspermie bei Selachiern infolge der mit dem Wachstum des Eies einhergehenden Rückbildung einer ursprünglich vorhandenen starken Eihaut eingeführt worden ist“.

Er diskutiert auch die Frage, „ob diese Abänderung des ursprünglichen Befruchtungsmodus solche Vorteile für die Erhaltung der Art bietet, daß dadurch ihr phylogenetisches Auftreten im Sinne der DARWINSchen Theorie motiviert erscheint“ (p. 99). Es wäre hier zunächst an den Nutzen „der von den Spermaköpfen stammenden Merocytenkerne“ für „die Weiterentwicklung des befruchteten Eies“ zu denken. Und RÜCKERT hält es wohl für möglich, wenn auch nicht erwiesen, daß dieselben „auf die Beschaffenheit des die Keimscheibe umgebenden Dotters von Einfluß sein“ könnten; aber es ist (p. 99) „ebenso gut möglich, ja vielleicht sogar wahrscheinlicher, daß sie in den gedachten Fällen ohne besonderen Nutzen für das Ei sind“.

Dann könnte aber auch, wie es zuerst von BOVERI (1892) ausgesprochen wurde, die Polyspermie für die Befruchtung von Bedeutung sein, indem es „in einer großen Protoplasmamasse bei einer größeren Zahl von Spermakernen mehr Aussicht besteht, daß einer davon rechtzeitig den Eikern auffindet, als wenn nur ein einziger vorhanden ist“ (BOVERI 1892, p. 401). RÜCKERT macht jedoch darauf aufmerksam, daß es sich bei den Selachiern in Wirklichkeit „um eine Polyspermie des Keimes, nicht um eine solche des ganzen, großen Eies“ handelt. Und er ist geneigt, die phylogenetische Einführung der Polyspermie auch ohne diese Annahme zu erklären: „Der unmittelbare Anlaß für die Polyspermie bei den Selachiern wird“ (RÜCKERT 1899, p. 100) „der Verlust der Eihaut gewesen sein, . . . und dieser Befruchtungsmodus wurde beibehalten einfach deshalb, weil er vollkommen unschädlich war“.

„Es reicht für die Erklärung vollständig aus, wenn wir wissen, daß das Ei gegen die Nachteile und Gefahren, welche das Eindringen einer Mehrzahl von Spermaköpfen mit sich bringen kann, geschützt war oder sich durch Anpassung zu schützen vermochte.“

Eine solche Schutzanpassung des befruchteten Eies sieht RÜCKERT in einem den Spermakernen zukommenden Vermögen, „sich von einer gewissen Entfernung an gegenseitig abzustoßen“ (loc. cit. p. 103) . . . „wodurch eine Vereinigung derselben zu pluripolaren Teilungsfiguren verhindert werde“.

Während, nach dem Obigen, RÜCKERT die Unschädlichkeit der Polyspermie als genügende Erklärung für ihr physiologisches Auftreten ansieht, findet man in den Handbüchern (s. KORSCHULT und HEIDER 1903) auch die Auffassung vertreten, daß die Polyspermie als eine Anpassung an den Dotterreichtum der Eier zu betrachten, also wohl nicht nur unschädlich, sondern auch für die Weiterentwicklung dieser Eier nützlich sei.

Es scheint aber überall die Voraussetzung geltend zu sein, daß der Nutzen der nicht zur Befruchtung dienenden Spermien von ihrer Entwicklung zu „Nebenkernen“ abhängig sei; bei fehlender Entwicklung werden sie als völlig unnütze, „zu Grunde gehende“ Bildungen besprochen.

Bei Membranipora scheint die physiologisch auftretende Polyspermie mit einer Reihe von Eigentümlichkeiten in der Entwicklung sowohl der Eier als Spermien in ursächlicher Verbindung zu stehen; ich werde daher nach einer Beschreibung der Genese der Keimzellen die Frage nach der Bedeutung der Polyspermie zum Schluß wieder aufnehmen.

### Die männlichen Keimzellen von *Membranipora pilosa*.

Spermozeugmen. Wie schon in der Einleitung erwähnt, findet man bei *Membr. pilosa* die reifen Spermien zu Bündeln, Spermozeugmen, (BALLOWITZ 1895) vereinigt, indem sie parallel aneinander gelagert sind.

Die Spermozeugmen, die sich im frischen Zustande als völlig einheitliche Gebilde bewegen, zeigen einen charakteristischen Bau. Ihr vorderes Ende wird von einem lichtbrechenden, anscheinend strukturlosen Kegel gebildet, während sie am hinteren Ende zu einem Büschel feinsten Fädchen aufgelöst erscheinen (Fig. 2). Der mittlere Teil, der ungefähr zweimal so lang ist wie die beiden anderen zusammengelegt, zeigt eine feine Längsstreifung. Er ist vom vorderen Kegel durch eine quer verlaufende Reihe kleiner, stark lichtbrechender Punkte getrennt, und jeder Streifen geht nach hinten in einen der freien Fädchen über.

Die Spermozeugmen kommen im Cölom des Muttertieres meistens vereinzelt vor, doch findet man auch nicht selten eine Anzahl (4—8) Spermozeugmen, die — mittels ihrer vordersten Spitzen verklebt — sternförmige Gruppen bilden (Fig. 2, Taf. XXXII). In solchen Fällen sieht man die einzelnen Spermozeugmen sich

heftig und völlig selbständig bewegen; die ganze Gruppe wird dadurch innerhalb des Cöloms hin und her verschoben, und endlich wird auch die zentrale Verbindung ihrer Komponenten gelöst.

Die frei gewordenen Spermiozeugmen bewegen sich zwar nicht mehr so heftig, doch sind sie auch jetzt kaum einen Augenblick in Ruhe. Ihr mittlerer Teil wird schnell, unter scharfen Biegungen, hin und her geworfen, während die beiden Endstücke sich anscheinend ganz passiv verhalten. Die Längsstreifung der Spermiozeugmen tritt dabei an den Umbiegungsstellen besonders deutlich hervor, indem ihre einzelnen Komponenten hier etwas auseinanderweichen.

Solange die Spermiozeugmen sich im Cölom des Muttertieres befinden, zeigen die einzelnen Spermien, die sie zusammensetzen, keine selbständige Bewegung, und nur an ihrer Längsstreifung und den freien Endfädchen lassen sich die Spermiozeugmen als solche erkennen. Auf Streichpräparaten dagegen lösen sie sich unter lebhafter Bewegung ihrer Komponenten bald völlig auf. Die Auflösung beginnt meistens im mittleren Teil der Spermiozeugmen und schreitet von dieser Stelle nach vorn und hinten gleichmäßig fort.

Es zeigt sich dabei, daß auch der vordere Kegel der Spermiozeugmen nicht strukturlos ist, sondern von langen, fein zugespitzten Fädchen, von denen jedes den vordersten Teil eines Spermiums repräsentiert, zusammengesetzt ist.

Die einzelnen Spermien zeigen sich natürlich von denselben Teilen aufgebaut, die auch in den Spermiozeugmen zum Vorschein traten. Das lange mittlere Stück (jeder Längsstreifen der Spermiozeugmen repräsentiert ein Spermium) steht vorne durch ein lichtbrechendes Knötchen mit dem fein zugespitzten Vorderende in Verbindung und geht nach hinten in eines der freien Endfädchen der Spermiozeugmen über.

In den lebenden Spermiozeugmen scheinen die Spermien parallel aneinander gelagert zu sein (Fig. 11, 12, Taf. XXXII); nach Fixation mit Osmiumgemischen sieht man sie aber, besonders innerhalb der vorderen Kegel, spiralgig umeinander gedreht (Fig. 9, 10, 14).

Die Dicke der Spermiozeugmen ist nicht ganz konstant, doch halten sich die Variationen innerhalb recht enger Grenzen (Fig. 9 bis 11). Nur selten habe ich Spermiozeugmen gefunden, die (wie Fig. 12 u. 14) von der normalen Dicke sehr erheblich abweichen.

Es würde nach einer Betrachtung der reifen Spermiozeugmen

oder der einzelnen Spermien kaum möglich sein, ihre Teile mit den typischen Bestandteilen der Spermien anderer Formen zu homologisieren. Ist der vordere zugespitzte Teil als Kopf zu betrachten und der mittlere als ein Verbindungsstück? Wie ist das lichtbrechende Pünktchen zwischen diesen beiden Teilen aufzufassen?

Diese und andere Fragen lassen sich nur durch eine Betrachtung der Spermiogenese beantworten. Dieselbe wird im folgenden in zwei Abschnitten behandelt werden, indem eine kurze Besprechung der Entstehung des Cytophors vor der Beschreibung der Umbildung der Spermatiden in Spermien vorausgeschickt werden soll.

**Cytophor.** Die männlichen Keimzellen von *Membr. pilosa* sind, wie in Fig. 1, Taf. XXXII, gezeigt, über der ganzen parietalen Cölonwand unregelmäßig zerstreut. Sie können hier eine dicke, zusammenhängende Lage bilden, innerhalb welcher die Zellen zu Gruppen ungefähr gleicher Größe angeordnet sind. Während zwei aneinander grenzende Gruppen die verschiedensten Stadien repräsentieren können, findet man innerhalb einer Gruppe immer nur Zellen, die auf genau demselben Stadium stehen.

Schon bei der ersten Betrachtung dieser Gruppen ist es auffallend, daß die Spermatiden auf allen Stadien ihrer Umbildung um eine zentral gelegene, kernlose Cytoplasmamasse regelmäßig angeordnet sind.

Diese Cytoplasmamasse, Cytophor der Autoren, ist beim Leben immer kugelig abgerundet (Fig. 4—7); sie erscheint aber nach der Fixation als eine zwischen den peripher gelegenen Zellen diffus verbreiterte Cytoplasmamasse (Fig. 23—27). Der Cytophor wird während der fortschreitenden Entwicklung der Spermien immer kleiner (Fig. 4—7), — wahrscheinlich wird er von den Spermatiden als Nährmaterial benutzt — bis er zuletzt, von den reifen Spermien verlassen, der Degeneration anheimfällt.

Woher stammt nun diese Cytoplasmamasse, und auf welchem Stadium der Spermiogenese ist der Cytophor gebildet?

Die früheren Generationen der Keimzellen, Spermatogonien und Spermatocyten erster Ordnung, werden bei *Membr. pilosa* überall in unregelmäßigen Haufen vorgefunden (Fig. 29—31), anscheinend ohne irgendwelche dazwischenliegende Cytoplasmamasse. Auch während der zweiten Reifungsteilung (Fig. 22, 32—34) sieht man die Spermatocyten II und die aus der Teilung resultierenden jungen Spermatiden in völlig unregelmäßiger Anordnung.

Zwischen beiden Reifungsteilungen dagegen zeigen die Spermatozyten II Tendenz zu einer radiären Anordnung, und zwar so, daß die Kerne peripher um das in der Mitte gelegene Cytoplasma angeordnet sind (Fig. 21). Die Zellgrenzen lassen sich im Zentrum dieser Gruppen oft nicht mehr nachweisen; doch werden die Zellen, wie schon erwähnt, vor der zweiten Reifungsteilung noch einmal regelmäßig abgerundet (Fig. 22).

Während die Spermatozyten II. Ordnung wohl häufig, aber nicht immer in radiärer Anordnung vorgefunden werden, ist dies mit den Spermatiden ausnahmslos der Fall, und die Zellgrenzen verschwinden auch diesmal im zentralen Teil der rosettenförmigen Gruppen sehr rasch (Fig. 23). Dann schürt sich die zentral gelegene Cytoplasmakugel von den peripheren, kernhaltigen Teilen der Spermatiden bald vollständig ab; sie bildet den Cytophor, um welchen die stark verkleinerten Spermatiden während ihrer Umbildung in Spermien peripher gelagert sind.

Ich sehe in dieser Bildungsweise des Cytophors einen Vorgang, der dem bei anderen Tierformen (Meerschweinchen, *Enterixenos* u. a.) nachgewiesenen Abwerfen des undifferenzierten Cytoplasma am Ende der Spermiogenese zur Seite gestellt werden mag.

In beiden Fällen gehen in die Bildung der Spermien nur die stark verkleinerten Spermatiden ein, während der größte Teil ihres Cytoplasma, am Anfang oder am Ende der Spermiogenese, abgeworfen wird.

Eine Gruppierung der männlichen Keimzellen um einen Cytophor herum ist auch bei anderen Invertebraten nachgewiesen worden, bei Turbellarien (JENSEN 1883), bei Bryozoen (KOROTNEFF 1888, BRAEM 1897), bei Anneliden (BLOOMFIELD 1880, CALKINS 1895, BUGNION u. POPOFF 1905).

Die Bildung des Cytophors ist hier in den meisten Fällen bis in die ersten Spermatogoniengenerationen zurück verlegt und darin begründet, daß die von einer Spermatogonie stammenden Zellen unter sich in cytoplasmatischer Verbindung stehen bleiben.

Doch wird von BRAEM (1897) die Entstehung des Cytophors bei *Plumatella fungosa* in ähnlicher Weise beschrieben, wie von mir bei *Membranipora* — nämlich durch eine Verschmelzung des Cytoplasma der zu einer Gruppe gehörenden Spermatiden. Auf früheren Stadien konnte er zwischen den männlichen Keimzellen keine zentrale Cytoplasmamasse nachweisen.

Der Gegensatz zwischen diesen beiden Bildungsweisen ist kein wesentlicher. — Bei allen erwähnten Formen besteht bei den männlichen Keimzellen die Tendenz zu einem Zusammenfluß ihres Cytoplasma. Vor jeder Teilung werden aber, wie es aus sämtlichen Beschreibungen hervorgeht, die Zellen wieder abgerundet, bis sie nur durch ein System dünner Cytoplasmafäden miteinander in Verbindung stehen<sup>1)</sup>. Der endliche Cytophor wird daher in allen Fällen erst nach der vollendeten zweiten Reifungsteilung durch Zusammenfluß der zentral gelegenen, cytoplasmatischen Teile der Spermatiden und durch Abschnürung dieser Cytoplasmamasse von den peripheren, kernhaltigen Hälften derselben gebildet.

Umbildung der Spermatiden. Gleich nach der Abschnürung des Cytophors beginnen die Spermatiden ihre Umbildung in Spermien. Dieselbe zeigt auf vielen Punkten mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* (BONNEVIE 1904, 1906) und noch mehr bei *Paludina* (MEVES 1900, 1902) große Ähnlichkeit, eine Tatsache, die in Anbetracht der sehr abweichenden Endresultate an Interesse gewinnt.

Fig. 24—28 und 35—47 zeigen eine Reihe Stadien aus dieser Umbildung bei *Membranipora pilosa*. Die Entwicklung des vorderen Teiles der Spermien läßt sich auf den Figuren direkt verfolgen.

Im Kern sieht man die zuerst anscheinend netzförmige Struktur des Chromatins eine Reihe Veränderungen durchlaufen. Das Chromatin nimmt bald eine periphere Lage ein (Fig. 37—38), dann sammelt es sich, während es in einen halbflüssigen Zustand überzugehen scheint, in der vorderen Hälfte des Kernes (Fig. 25 u. 39—41).

Von jetzt an scheint eine starke Verdichtung des Chromatins stattzufinden, während es in die Bildung eines dreieckigen Körperchens eingeht; die vordere Fläche des letzteren liegt der Kernmembran dicht an, während es mit der gegenüberliegenden Spitze eine Zeitlang noch den hinteren Kernpol berührt (Fig. 26 u. 41—43).

Die Kernvakuole, die außer dem stark konzentrierten Chromatin nur Kernsaft zu enthalten scheint, wird während dieser

1) Es war mir nicht möglich, bei *Membranipora* irgendwelche Verbindung der Spermatogonien nachzuweisen; doch möchte ich die Existenz dünner Cytoplasmafädchen zwischen den dicht liegenden Zellen auch nicht bestimmt verneinen.

Zeit rasch verkleinert, bis sie zuletzt nur als ein unscheinbares Bläschen dem Chromatinkörperchen hinten angefügt ist (Fig. 27 u. 44—45). Zuletzt verschwindet auch dieser letzte Rest der Kernvakuole, während das Chromatin noch weiter zu einem winzigen Körnchen konzentriert wird (Fig. 28 u. 46).

Das Perforatorium läßt sich auf dem in Fig. 42 abgebildeten Stadium als ein dem vorderen Kernpol dicht anliegendes Kegelchen zuerst nachweisen. Ich habe mich vergebens bemüht, seinen ersten Ursprung festzustellen; es lassen sich aber in meinen Präparaten auf früheren Stadien keine Strukturen nachweisen, die mit dem Entstehen des Perforatoriums in irgend welcher ursächlichen Verbindung zu stehen scheinen. Ich muß mich daher damit begnügen, sein erstes Auftreten in unmittelbarer Verbindung mit dem vorderen Kernpol zu konstatieren, ohne daß ich über seinen Ursprung vom Kerne oder Cytoplasma eine Meinung aussprechen darf.

Einmal erschienen, nimmt das Perforatorium sehr rasch an Länge zu (Fig. 26—27, 42—45), bis es zuletzt als ein langer dünner Spieß dem nun winzig kleinen Kopf des Spermiums ansitzt.

Das Perforatorium wird während der Entwicklung der Spermien sehr oft, und zwar meistens auf früheren Stadien, umgeschlagen, so daß es dem Zellkörper dicht anliegend erscheint. Die Verbindung zwischen Cytophor und Spermatiden wird zu dieser Zeit durch das Cytoplasma der letzteren direkt vermittelt (Fig. 4). Später werden die Perforatorien ausgerichtet, während die Spermatiden, sozusagen, von dem Cytophor herabgleiten, bis sie nur mittelst der Spitzen ihrer Perforatorien demselben anliegen (Fig. 5—7). Zuletzt wird auch diese Verbindung gelöst, und die jetzt nahezu reifen Spermien verlassen den Cytophor, indem sie unter sich zur Bildung eines Spermiozeugma verkleben.

Der letzterwähnte Prozeß geschieht sicherlich sehr rasch; es war mir nämlich nie — weder auf Schnitten noch in Streichpräparaten — möglich, Stadien vorzufinden, die zwischen dem in Fig. 7 abgebildeten und den reifen Spermiozeugmen den Uebergang vermitteln konnten. Doch möchte ich nicht bezweifeln, daß die Spermiozeugmen aus Gruppen, wie den in Fig. 4—7 abgebildeten, direkt hervorgehen.

Nach dem obigen läßt sich die morphologische Bedeutung des vorderen Teiles der Spermiozeugmen ohne weiteres erkennen.

Der anscheinend strukturlose Kegel, der als der vorderste Abschnitt der Spermiozeugmen beschrieben wurde (*P* Fig. 2, 9—14, 27, 46) ist durch Zusammenklebung der langen Perforatorien einer Anzahl Spermien entstanden, und die kleinen, stark lichtbrechenden Punkte an der Kegelbasis (*K* Fig. 2, 9—14, 27, 46) repräsentieren die Spermienköpfe.

In welcher Weise und durch welche Substanz die Verklebung der Perforatorien vor sich geht, konnte ich nicht sicher entscheiden; doch habe ich (an Osmiumpräparaten) immer einen Unterschied zwischen der vordersten Spitze des Perforatorienkegels und dem basalen Teil desselben konstatieren können, indem die Grenzen der spiraling umeinander gewundenen Perforatorien an der Kegelspitze nicht mehr sichtbar sind (Fig. 9, 28). Man sieht hier nur eine helle strukturlose Substanz, in der wahrscheinlich ein Klebmittel zu erkennen ist.

Diese Auffassung wird dadurch gestützt, daß die Spermien bei der Auflösung der Spermiozeugmen mit ihren Vorderenden am längsten in Verbindung stehen bleiben<sup>1)</sup>. Einmal habe ich auch in einer abnormen Gruppe unreifer Spermien (Fig. 8) feinste, lichtbrechende Fädchen zwischen den Perforatorienspitzen ausgespannt vorgefunden. Es mögen diese als die bei der abnormen Trennung der Spermien in Fädchen ausgezogene Kittsubstanz aufgefaßt werden.

Größere Schwierigkeiten bietet die Deutung des hinteren Teiles der Spermiozeugmen, sowie der einzelnen Spermien. Ist der lange mittlere Teil der Spermien als ihr Mittelstück aufzufassen, und das dünne Endfädchen als der Schwanz? Oder gehören sie beide dem Schwanz an, indem sie sein Haupt- resp. Endstück repräsentieren? Oder endlich, ist in dem mittleren Teil der Spermien sowohl ihr Mittelstück als auch das Hauptstück ihres Schwanzes eingeschlossen?

Obwohl mein Material eine ganz sichere Beantwortung dieser Fragen nicht erlaubt, glaube ich doch, aus unten zu besprechenden Gründen, meine Beobachtungen zu Gunsten der letzteren Möglichkeit deuten zu müssen.

Die jungen Spermatiden sind zu klein, um eine Verfolgung der ersten an ihrem hinteren Pol sich abspielenden Vorgänge zu

1) Eine Ausnahme von dieser Regel ist in Fig. 14 abgebildet; zwei Spermien haben sich hier mit ihren Vorderenden von dem Spermiozeugma abgelöst.

erlauben. Doch lassen sich die auf späteren Stadien auftretenden Strukturen durch einen Vergleich mit den von Paludina (MEVES 1900, 1902) und Enteroxenos (BONNEVIE 1904, 1906) bekannten Verhältnissen ohne Schwierigkeit verstehen.

Im Betreff der Mitochondrien und deren Teilnahme am Aufbau der Spermien scheint Membranipora mit Paludina vollständig übereinzustimmen. Es treten in den jungen Spermatischen, auf einem Stadium, wenn ihr Kern noch keine wesentlichen Veränderungen erlitten hat (Fig. 37), 4 Mitochondrienkugeln zum Vorschein, die am hinteren Kernpol die Austrittsstelle des Schwanzfadens kreisförmig umgeben.

Dieser Zustand dauert aber nicht lange. Während im Kern das Chromatin immer mehr konzentriert wird, sieht man am hinteren Kernpol den Achsenfaden auftreten und sich rasch verlängern (Fig. 38—40a). Die Mitochondrienkugeln lösen sich indessen auf, um in die Bildung eines chondriogenen Mantels um den Achsenfaden herum hineinzugehen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Enteroxenos, aber in Übereinstimmung mit denjenigen bei Paludina, scheint dieser Mantel dem Achsenfaden hier ohne Zwischenraum dicht anzuliegen (*M* Fig. 38—44).

Das Auftreten der Mitochondrienkugeln auf einem Uebergangsstadium bei Arten, deren reife Spermien ein verlängertes Mittelstück besitzen, ist von großem Interesse, in Anbetracht der von RETZIUS (1904, 1905, 1906) gemachten Befunde, nach welchen ein ganz ähnliches „Nebenkernelorgan“ bei den reifen Spermien niederer Tierformen weit verbreitet ist. Das verlängerte Mittelstück höherer Spermienformen scheint, gleichzeitig mit der Verlängerung des Achsenfadens, durch Umbildung des bei niederen Formen auftretenden Nebenkernelorgans direkt hervorgegangen zu sein. Sehr deutlich tritt dies auch bei Membr. membranacea hervor, bei welcher Art die jungen Spermatischen den reifen Spermien niederer Tierformen auffallend ähnlich sind<sup>1)</sup> (Fig. 17).

Während die Mitochondrien bei Membranipora in ihrem Verhalten denjenigen der Paludina ähnlich sind, zeigt sich auf der

1) Auch bei Enteroxenos habe ich auf Schnitten Bilder gesehen, die auf die Existenz eines Nebenkernelorgans hindeuten (Fig. 53). Das spätere Schicksal der Mitochondrienkugeln scheint jedoch hier ein anderes sein, indem dieselben bald völlig aufgelöst werden, um erst später und in veränderter Form wieder zum Vorschein zu kommen; dann gehen sie aber auch bei dieser Art in die Bildung einer chondriogenen Hülle des Mittelstückes hinein.

anderen Seite in Betreff der Centrosomenderivate mit den von Enteroxenos bekannten Verhältnissen eine wesentliche Uebereinstimmung.

Ich habe (1904, 1906) bei der letzteren Art am hinteren Pol der jungen Spermatide 4 winzige Körnchen vorgefunden, in ähnlicher Anordnung wie die Mitochondrienkugeln, aber erheblich kleiner als diese. Der Ursprung dieser Körnchen wurde bis auf eine in der ganz jungen Spermatide eingetretene Teilung des proximalen Centrosoma zurückverfolgt (s. Fig. 51—54 dieser Abhandlung). Während der späteren Entwicklung der Spermatiden sind bei Enteroxenos diese 4 „Ringkörnchen“ in der Bildung der Umhüllungsmembran des Mittelstückes hineingegangen, um zuletzt zwischen Hals und Mittelstück der Spermien zu einer ringförmigen Platte zusammenzutreten.

Ganz ähnliche Ringkörnchen kommen auch in den Spermatiden von Membranipora zum Vorschein (Fig. 38, 42, 43); doch ließ sich in diesen kleinen Zellen ihr erstes Entstehen nicht verfolgen. Man sieht sie nach der Auflösung der Mitochondrienkugeln in ähnlicher Anordnung wie diese, und wer sie hier zum erstenmal anträfe, würde sicherlich geneigt sein, sie als Derivate des „Nebenkernorganes“ anzusehen. Sie stimmen aber in ihrer Anordnung, ihren Größenverhältnissen und ihrem weiteren Schicksal so vollständig mit den Ringkörnchen von Enteroxenos überein, daß ich kaum bezweifeln möchte, hier auch wirklich homologe Bildungen vor mir zu haben. Dann wären aber auch die vier Körnchen der Membraniporaspermatiden als Centrosomenderivate zu betrachten, die schon auf dem Stadium der Mitochondrienkugeln, und zwar innerhalb derselben, vorhanden gewesen sind.

Daß eine solche Verbindung zwischen Ringkörnchen und Mitochondrienkugeln zu erwarten wäre, habe ich schon früher (BONNEVIE 1906) ausgesprochen. Und diese Annahme wird bei einer Betrachtung der Spermatiden von Membranipora membranacea (Fig. 48—50), sowie der in dieser Abhandlung (Fig. 51—54) abgebildeten Spermatiden von Enteroxenos sehr wesentlich gestützt <sup>1)</sup>.

1) In den letzterwähnten Figuren tritt das Verhältnis zwischen Centrosomen und Mitochondrien besonders deutlich hervor. Man sieht die Mitochondrien unregelmäßig um die noch kugeligen Centrosomen herum gruppiert (Fig. 51). Während der Differenzierung der letzteren werden die Mitochondrien zur Bildung der charakteristischen Kugeln zusammengezogen, und zwar werden hier die aus

Der eben besprochene, von Derivaten der Centrosomen und der Mitochondrien aufgebaute Teil der Spermien muß bei Membranipora, wie bei anderen Tierformen, als ihr Mittelstück charakterisiert werden, und ein solches läßt sich in den unreifen Spermien sowohl auf Schnitten (Fig. 38—44) als in Streichpräparaten (Fig. 4, 5, 8, 18) ohne Schwierigkeit erkennen. Das Mittelstück streckt sich nach vorn bis zu den Ringkörnchen und wird hier durch einen kurzen Halsteil vom Kopfe getrennt. Die Existenz eines Halses läßt sich manchmal noch bei den reifen Spermiozeugmen erkennen; hinter der von den Spermienköpfen gebildeten Linie sieht man nämlich bei absterbenden Spermiozeugmen oft eine ganz kurze Region, in welcher die Spermien dünner erscheinen als weiter nach hinten (Fig. 13). Durch Biegungen in dieser Halsregion wird der vordere Kegel der Spermiozeugmen hin und her gedreht.

Schwieriger zu beantworten ist die Frage nach der hinteren Begrenzung des Mittelstückes in den reifen Spermien; ist der lange mittlere Teil derselben durch einfaches Längenwachstum des auf früheren Stadien sichtbaren Mittelstückes hervorgegangen, oder ist in diesem Teil mehr als das Mittelstück repräsentiert?

Wie schon oben erwähnt, scheinen die tatsächlichen Befunde zu Gunsten der letzteren Annahme zu sprechen.

Durch einen Vergleich der in den Streichpräparaten vorliegenden Spermatidengruppen mit den reifen Spermiozeugmen zeigt es sich nämlich, daß die Länge der Spermatiden — vom vorderen Pol des Zellkörpers bis zum Ende des Schwanzfadens — schon auf frühen Stadien ihrer Umbildung derjenigen der reifen Spermien gleichkommt (Fig. 4—12).

Auffallend ist aber dabei der Unterschied in der Länge des nackten Schwanzfadens. Derselbe ist in den jungen Spermatiden 3—4mal so lang als in den reifen Spermien, und es scheint eine Verkürzung des nackten Schwanzfadens mit einer entsprechenden Verlängerung des verdickten mittleren Teiles der Spermien parallel vor sich zu gehen (vgl. Fig. 4 mit Fig. 7, 11).

dem proximalen Centrosoma entstandenen Ringkörnchen innerhalb der Mitochondrienkugeln als ihre Zentralgebilde bestehen (Fig. 52 bis 53). Die Mitochondrienkugeln sind bei Enteroxenos, wie auch bei Paludina und Membranipora, nur von kurzer Dauer; die Ringkörnchen aber sind noch auf späteren Stadien deutlich sichtbar (Fig. 54), und zwar in genau derselben Anordnung wie die entsprechenden Körnchen bei Membranipora (Fig. 38, 42, 43, 50 c).

In der in Fig. 5 abgebildeten Spermiengruppe waren die Schwanzteile der Spermien zuerst ganz glatt, und es ließen sich auf denselben keine besonderen Abschnitte unterscheiden. Bei ihrem Absterben dagegen traten innerhalb eines gewissen Bezirkes eine Reihe kleiner Tropfen von hyaliner, stark lichtbrechender Substanz zum Vorschein. Wie aus der Abbildung hervorgeht, beginnt die Tropfenreihe des Schwanzes in einem gewissen Abstand hinter dem Kopfe, und sie hat in allen Spermatiden ungefähr die gleiche Länge; das tropfenfreie Hinterende des Schwanzes nimmt auf diesem Stadium nur wenig mehr als die Hälfte der Spermien ein.

Fig. 6 zeigt eine Gruppe wenig älterer Spermatiden, in welcher der Absterbungsprozeß etwas weiter fortgeschritten ist. Die Schwanzfäden scheinen hier in auffallender Weise erstarrt zu sein, doch sieht man ungefähr an ihrer Mitte eine eigentümliche Biegung derselben um einen an dieser Stelle liegenden Cytoplasmotropfen herum. Der Winkel dieser Biegung war zuerst ein sehr offener (wie in a, Fig. 6); während der Zeit, in der ich diese Gruppe beobachtet habe, wurden aber die Schwanzfädchen immer schärfer gebogen, bis bei dem völligen Absterben der Spermien das in Fig. 6 dargestellte Bild erreicht war. (Das äußerste Extrem der Biegung ist in dem Spermium b zu ersehen.)

In Fig. 7 endlich sind Spermatiden abgebildet, deren Schwanzteile denjenigen der reifen Spermien sehr ähnlich sind, während sie auf der anderen Seite auch zu den eben beschriebenen jüngeren Stadien Anknüpfungspunkte zeigen. Das relative Längenverhältnis zwischen dem nackten Schwanzfaden und dem verdickten mittleren Teil jedes Spermiums stimmt mit demjenigen der reifen Spermien wohl überein, aber auch hier läßt sich beim Absterben am Uebergang zwischen beiden besprochenen Abschnitten eine auffallende Verdickung und eine Biegung der Fädchen wahrnehmen. Noch in den reifen Spermiozeugmen zeigt sich bei ihrem Absterben, und noch mehr bei der Fixation, die Tendenz zu einem Zurückfließen des Materiales des mittleren Abschnittes und einer daraus erfolgenden Verdickung und Biegung dieses Teiles am Uebergang zu dem nackten Schwanzfaden (Fig. 9—11, 14, 28).

Die hier besprochenen Tatsachen glaube ich, wie schon oben erwähnt, in der Weise deuten zu müssen, daß der mittlere Teil der Spermien zwei verschiedene Abschnitte in sich einschließt, erstens das relativ kurze Mittelstück (Fig. 3—5, 8 Ms), das auf Grundlage der Centrosomen- und Mitochondrienderivate ge-

bildet worden ist, und zweitens das Hauptstück des Schwanzes, das durch ein Herabfließen cytoplasmatischer Substanz um den schon früh hervorwachsenden langen Schwanzfaden herum entsteht. Ich glaube, in den tropfenförmigen Anschwellungen des Schwanzes der absterbenden Spermatiden (Fig. 5—7) eine Art Gerinnung des Cytoplasma des Hauptstückes zu sehen, die sich in ähnlicher Weise auch bei der Fixierung der Spermiozeugmen Ausdruck gibt. Jedesmal wird dadurch die Uebergangsstelle zwischen Haupt- und Endstück des Schwanzes scharf markiert, während nur in seltenen Fällen (Fig. 5) auch die proximale Grenze des Hauptstückes, der Uebergang zum Mittelstück, zum Vorschein tritt. Ein Vergleich zwischen den in Fig. 5—7 dargestellten Spermatidengruppen zeigt, daß das Hauptstück mit der fortschreitenden Entwicklung der Spermatiden an Länge zunimmt, während der nackte Schwanzfaden entsprechend kürzer wird.

Wie schon oben erwähnt, war es mir nicht möglich, Stadien nachzuweisen, die zwischen der in Fig. 7 abgebildeten Spermatidengruppe auf der einen und den reifen Spermiozeugmen auf der anderen Seite den Uebergang vermitteln könnten. Zwei Fragen müssen daher noch unbeantwortet bleiben, diejenige nämlich nach dem endlichen Schicksal der auf früheren Stadien (Fig. 3—8) sichtbaren Cytoplasmakugel, und zweitens auch die Frage, wie und mittels welcher Substanz die Zusammenklebung der Spermien geschieht.

Ich finde es doch sehr wahrscheinlich, daß diese beiden Fragen unter sich in engem Zusammenhang stehen, indem die cytoplasmatischen Kugeln eben die Kittsubstanz liefern, die in den Spermiozeugmen die einzelnen Spermien verbinden.

### **Spermiozeugmen bei *Membranipora membranacea*** (Taf. XXXIII).

Auch bei *Membr. membranacea* werden die Spermien zu Spermiozeugmen vereinigt, die in wesentlichen Punkten denjenigen der *M. pilosa* gleich sind. Ich habe zwar ihre Entwicklung nicht in Details verfolgt, doch möchte ich hier einige Stadien derselben zum Vergleich heranziehen.

Die reifen Spermiozeugmen sind bei *Membr. membranacea* erheblich größer als bei *M. pilosa* (vgl. Fig. 11 u. Fig. 15), und die Verklebung der Spermien ist hier auch in etwas verschiedener

Weise geschehen. In der hinteren Hälfte der Spermiozeugmen sieht man die Schwanzfäden der sie aufbauenden Spermien zu einem dichten und steifen Bündel vereinigt, während im vorderen Teil die Spermien mehr oder weniger auseinanderweichen (Fig. 15). Doch scheinen sie immer mit ihren vordersten Enden fest verbunden zu sein. [Eine Ausnahme von dieser Regel ist in Fig. 15 abgebildet, wo ein Spermium (*Sp.*) mit seiner vorderen Hälfte vom Bündel völlig abgelöst ist.]

Auch bei *Membr. membranacea* findet keine merkbare Vorwärtsbewegung der Spermiozeugmen statt. Ihre steife hintere Hälfte scheint als eine feste Achse Dienste zu tun, während der vordere Teil unaufhörlich in verschiedenen Richtungen hervorgestoßen und sogleich wieder zurückgezogen wird. Beim Absterben innerhalb des Muttertieres wird die vordere Hälfte der Spermiozeugmen krummstabähnlich gebogen (Fig. 16).

Vergebens habe ich im Bau der einzelnen Spermien Strukturen gesucht, die dem verschiedenen Charakter der vorderen und hinteren Hälften der Spermiozeugmen zu Grunde liegen könnten. Sie scheinen aber vom Kopfe ab nach dem hinterem Ende völlig gleichförmig zu sein, und es läßt sich auf dem langen Faden keine Trennung in Mittelstück, Haupt- und Endstück des Schwanzes wahrnehmen.

Die Entwicklung der Spermien zeigt jedoch, daß ein Mittelstück hier, wie bei *Membr. pilosa*, vorhanden, und auch in derselben Weise entstanden ist (Fig. 17—18 u. 48—50). Die Mitochondrienkugeln der jungen Spermatiden treten bei dieser Art besonders schön hervor (Fig. 17, 48), während man auf späteren Stadien anstatt derselben ein verlängertes Mittelstück vorfindet (Fig. 18, 50).

Zuletzt möchte ich noch auf die Figg. 19—20, Taf. XXXIII aufmerksam machen, die eine verschiedene Gruppierung der zu einem Cytophor gehörigen Spermatiden illustrieren; im einen Falle sind ihre Schwanzfäden zu einem Bündel vereinigt, im anderen sind sie auf fünf solche verteilt. Diese verschiedene Gruppierung, die wohl in zufälligen Lagebeziehungen des Cytophors ihren Grund hat, wird wahrscheinlich für die endliche Ausformung der Spermiozeugmen von Bedeutung sein. Dadurch würde die variierende Dicke der Spermiozeugmen ihre Erklärung finden, indem die meisten wohl durch Verklebung sämtlicher Spermien einer Gruppe entstanden sind, andere aber nur aus einem Teil derselben. Auch die sternförmige Verbindung reifer Spermiozeugmen mag in ihrer Entstehung aus einer gemeinsamen Gruppe ihre Erklärung finden.

### Die Eier von *Membranipora pilosa*.

Auf Taf. XXXV sind einige Stadien aus der Entwicklung der Eier bei *Membr. pilosa* zusammengestellt, in Fig. 55 ein Längsschnitt durch das ganze Ovarium, und in Fig. 56—62 eine Reihe nacheinander folgender Stadien der heranwachsenden Oocyten.

Man sieht in Fig. 55 am Rande des Ovariums die jungen Oocyten und in der Mitte desselben solche, die ihre Wachstumsperiode schon durchlaufen haben. Zwischen diesen Extremen lassen sich auch eine Reihe Zwischenstufen nachweisen.

Die Ovarien sind, wie die Tiere selbst, plattenförmig ausgebreitet, und man wird gewöhnlich im Innern derselben nur eine einzige Lage großer Oocyten vorfinden, während die ganze Oberfläche des Ovariums von ihren kleineren Schwesterzellen gebildet wird.

Schon der erste Blick auf das Ovarium einer *Membr. pilosa* zeigt einen auffallenden Unterschied zwischen jungen und älteren Oocyten, sowohl in ihrer Form, indem die jungen gleichmäßig abgerundet oder polygonal, die älteren aber unregelmäßig gelappt erscheinen, als auch in der Struktur ihres Cytoplasma (Fig. 55 u. 58 a, b).

In TELLYESNICZKY-Präparaten scheinen die älteren Oocyten ein helleres, mehr vakuolisiertes Cytoplasma zu haben als die jüngeren (Fig. 55—62). Nach Fixation mit Osmiumgemischen zeigt sich aber das Cytoplasma der älteren Oocyten von einer Menge geschwärzter Dotterkugeln dicht angefüllt.

Die jüngsten Oocyten sind, wie erwähnt, am Rande des Ovariums zu suchen (Fig. 55—56), und die Anordnung des Chromatins in gewissen Kernen (Fig. 56 a) deutet — in Analogie mit den Verhältnissen bei anderen Formen — darauf hin, daß eine Konjugation der Chromosomen in dieser Region stattfindet.

Während der Wachstumsperiode der Oocyten nehmen ihre Kerne stark an Größe zu (Fig. 56 b—58). Es scheint aber keine entsprechende Zunahme ihres Chromatingehaltes stattzufinden, und die Kerne werden während des Wachstums der Oocyten immer blasser. In ihrem Inneren treten die Nukleolen (es ist gewöhnlich neben dem großen auch ein kleiner vorhanden) stets scharf hervor.

Während, nach dem Obigen, der Chromatingehalt des heranwachsenden Kernes auffallend gering ist, findet man im Cytoplasma der jungen Oocyten eine große Menge chromatinhaltiger Körnchen

und Fädchen. Man sieht sie zuerst, bald nach dem Beginn der Wachstumsperiode, als eine Lage kleiner Kugeln, die der Kernmembran außen dicht anliegen (Fig. 56 b); später werden sie in das Cytoplasma zerstreut (Fig. 57 *P*), wo sie vereinzelt oder in Gruppen vorkommen können.

Diese chromatischen Elemente des Cytoplasma, die, nach ihrer ursprünglichen Lage zu urteilen, aus dem Chromatin des Kernes herkommen, repräsentieren einen wohlentwickelten Chromidialapparat der Oocyten, demjenigen entsprechend, der von GOLDSCHMIDT (1904) als ein normal auftretender Bestandteil lebhaft funktionierender Zellen nachgewiesen worden ist.

Der Chromidialapparat wird dadurch verstärkt, daß jede Eizelle mit einer kleineren Schwesterzelle verschmilzt (Fig. 57 *NZ*). Die Nährzellen gehören der Wandpartie des Ovariums an, und sie werden daher nur selten an Medianschnitten, sehr häufig dagegen an oberflächlichen Schnitten angetroffen. Die Verschmelzung beider Zellen geschieht recht langsam, und man kann noch lange den Kern der Nährzelle im Cytoplasma der rasch heranwachsenden Oocyte deutlich erkennen.

Während der weiteren Entwicklung der Oocyte wird aber ihr Chromidialapparat immer weniger hervortretend; anstatt der Fädchen kommen nur Körnchen vor, die jedoch oft zu Reihen nebeneinander angeordnet liegen; später findet man auch die letzteren nur spärlich vor (Fig. 58 a), bis sie zuletzt völlig verschwinden (Fig. 58 b).

Bald nach dem Verschwinden des Chromidialapparates werden (in Osmiumpräparaten) die ersten Dotterkugeln im Cytoplasma sichtbar. Etwas früher ist schon die Form der Oocyte in der oben besprochenen Weise verändert (Fig. 55, 58 a), indem der früher kugelig gewölbte Zellkörper in einen unregelmäßig gelappten umgebildet worden ist<sup>1)</sup>.

Diese Veränderung der Form der Zelle ist immer auch von anderen Veränderungen begleitet, die — wie ich glaube — mit der ersteren in ursächlicher Verbindung stehen. Erstens sieht man auf diesem Stadium den Kern seine kugelige Gestalt aufgeben, um wie der Zellkörper, ein unregelmäßig gelapptes Aussehen anzu-

---

1) Beim ersten Anblick glaubte ich hier amöboide Zellen vor mir zu haben; es war mir aber bei der Betrachtung der lebenden Zellen nicht möglich, irgendwelche Bewegung derselben zu entdecken.

nehmen, und stets habe ich gefunden, daß die Kernmembran dabei an die auf vielen Stellen tief eingebuchtete Zellmembran stark genähert wird. Zweitens sieht man auch, von demselben Stadium an, die ganze Zelle von einer dünnen Schicht hyaliner Substanz umgeben, in der nach der Fixation eine der Zelloberfläche parallel verlaufende Streifung sichtbar ist (Fig. 55, 58, 59).

Woher stammt diese Substanz, und warum ist ihr erstes Erscheinen an das Stadium der Formveränderungen der Zelle gebunden?

Durch Untersuchung zahlreicher Zellen dieses Stadiums bin ich zu dem Schluß gekommen, daß die eben besprochenen Veränderungen der Oocyte in dem Austreten einer zähflüssigen Substanz aus dem Kern ihren Grund haben. Dadurch werden die Formveränderungen und die starke Verkleinerung des Kernes (Fig. 58—59) erklärt, sowie auch das Auftreten der die ganze Zelle umgebenden hyalinen Schicht. Es ist dies eben die aus dem Kern auf die Zelloberfläche überführte Flüssigkeit (Fig. 58 b\*), die nach und nach die ganze Zelle umfließt. Die dadurch stark veränderten Druckverhältnisse im Innern, sowie an der Oberfläche der Zelle, genügen wohl, um auch die Formveränderungen des Zellkörpers zu erklären.

Nach dem Austreten des Kernsafftes sieht man den Kern noch eine Zeitlang als eine kleine, helle, unregelmäßig geformte Vakuole, in welcher ein großer, blasser Nucleolus zu erkennen ist (Fig. 55 c). Bald verschwindet aber der letztere, die Kernvakuole wird trübe und 11 kleine Chromosomen treten in ihr zum Vorschein; zur selben Zeit sieht man auch die Strahlungszentren der ersten Reifungsteilung ihre Tätigkeit beginnen (Fig. 59)<sup>1)</sup>.

Die erste Reifungsteilung, die nach dem Obigen schon im Ovarium eingeleitet wird, schreitet doch nur sehr langsam vor. Zwar findet man häufig in den Ovarien Stadien, wie das in Fig. 60 abgebildete; aber die Teilung bleibt in der Metaphase stehen, nicht nur solange die Eier im Ovarium sind, sondern auch während ihres anscheinend recht langen Aufenthaltes im Cölom des Muttertieres.

---

1) Ich habe diesen Prozeß in Details nicht verfolgen können. Die betreffenden Stadien kamen in meinem Material nur selten vor; auch ließ sich das Chromatin des Kernes während der Wachstumsperiode zu schlecht färben, um eine Verfolgung des Verhaltens der Chromosomen zu erlauben.

Nach dem Loslösen vom Ovarium nehmen die Eier noch erheblich an Größe zu (Fig. 61—62), während ihre Form jetzt in auffallender Weise variiert. Die Eier können schalenförmig ausgehöhlt oder walzenförmig gewölbt erscheinen, oder sie können irgendwelche unregelmäßige Form annehmen (Fig. 61—63); recht häufig werden sie als viereckige Platten vorgefunden, deren Ecken eingebogen sind.

Die Befruchtung findet wahrscheinlich gleich nach dem Loslösen der Eier vom Ovarium statt, und sie ist, wie schon früher erwähnt, stets polysperm. Die Spermien werden in den eben befruchteten Eiern als lange Fädchen vorgefunden, die zu größeren oder kleineren Bündeln vereinigt sind (Fig. 61). Auf späteren Stadien dagegen sieht man sie vereinzelt im ganzen Ei zerstreut und meistens spiralig aufgerollt (Fig. 62).

Auf dem Stadium der Fig. 62 werden die Eier abgelegt, und es ist mit großen Schwierigkeiten verbunden, ihre Entwicklung weiter zu verfolgen. Doch ist es mir einmal gelungen, eine Anzahl freier Eier einzusammeln und eine Zeitlang zu züchten. Ich habe sie dann fixiert und nach Färbung mit Boraxkarmin die ungeschnittenen Eier genau untersucht. Als ich sie aber zuletzt auch schneiden wollte, sind sie beim Einbetten durch einen Unfall verdorben worden. Ich kann daher hier nur meine aus den Totalpräparaten gewonnenen Resultate zusammenstellen.

Bald nachdem die Eier abgelegt sind, werden sie abgerundet, und sowohl die erste als auch die zweite Reifungsteilung werden nun rasch vollendet. Am Ende der zweiten Reifungsteilung wurde an der Seite der im Ei verbleibenden Tochterplatte eine kleine, scharf konturierte Vakuole sichtbar, die ich als den männlichen Vorkern gedeutet habe. Eine Kernbildung auf Grundlage der übrigen Spermienköpfe konnte nicht konstatiert werden. Nach der vollendeten Reifung der Eier wurden auch die ersten Furchungsschritte beobachtet, die allem Anschein nach völlig normal verliefen.

### Schluß.

Die Polyspermie tritt bei Membranipora so regelmäßig auf, daß sie zweifellos als eine physiologische Erscheinung betrachtet werden muß. Bei einer näheren Betrachtung der Umstände, unter welchen sie auftritt, scheint es auch hervorzugehen, daß die Polyspermie hier nicht nur, wie von RÜCKERT (1899) angenommen,

durch ihre Unschädlichkeit begründet ist, sondern daß sie in diesem Fall auch wirklich für die Erhaltung des Organismus von Bedeutung sei.

Darauf deutet vor allem die Spermiogenese hin, die in der Bildung der Spermiozeugmen resultiert. Diese Anpassung, die wieder eine polysperme Befruchtung zu sichern scheint, ließe sich kaum erklären, wenn die Polyspermie an und für sich bedeutungslos wäre.

Es ist zwar von SELENKA (1887) für die paarweise Verkuppelung der Spermien bei Opossum die Vermutung geäußert, daß dieselbe in einer Verstärkung der Bewegungsfähigkeit der Spermien ihre Bedeutung hat. Auch BALLOWITZ (1895) hat sich in Betreff der Spermiozygien der Dytisciden dieser Annahme angeschlossen, obwohl er darauf aufmerksam macht, daß eine Verkuppelung der Spermien zu langen Reihen, wie sie bei Colymbetes auftritt, wohl auch notwendigerweise zu einer polyspermen Befruchtung führen muß.

Ich halte es zwar auch für wahrscheinlich, daß die Bewegungsfähigkeit der Spermien in den erwähnten Fällen durch eine Verkuppelung derselben verstärkt werden mag. Doch wird eine solche Annahme als Erklärung für die Spermiozeugmenbildung bei Membranipora kaum ausreichen.

Erstens scheinen die Spermien hier keine Verstärkung ihrer Bewegungsfähigkeit nötig zu haben; sie sind schon bei ihrer Reifung den im Cölom flottierenden Eiern bis zur Berührung genähert, und wenn auch zwischen den verschiedenen Individuen einer Kolonie Kreuzbefruchtung stattfinden sollte, so wäre doch der von den Spermien zurückzulegende Abstand bedeutend kürzer als bei so vielen anderen Formen, wo dieselben ihre Arbeit ohne Verkuppelung ausführen können.

Auch das Eindringen der Spermien in die Eier würde durch eine Verkuppelung, wie die bei Membranipora gefundene, kaum erleichtert werden. Wenn auch die Bewegungsfähigkeit der Spermien verstärkt geworden wäre, so würde zur selben Zeit das Eindringen in das Ei entsprechend erschwert sein, indem die relativ breiten Spermiozeugmen einen um so viel größeren Widerstand repräsentieren als die schlanken Einzelspermien.

Endlich bekommt man durch Betrachtung der lebenden Tiere den Eindruck, daß die Bewegungsfähigkeit der Spermiozeugmen keineswegs größer ist als diejenige der Spermien. Sie scheinen in der Tat einer raschen Vorwärtsbewegung kaum fähig zu sein, während auf der anderen Seite die einzelnen Spermien bei der

Auflösung der Spermoeugmen sich außerordentlich lebhaft und, wie es scheint, mit relativ großer Kraft bewegen können.

Die Spermoeugmenbildung bei Membranipora ist nach dem Obigen für die Befruchtung kaum von wesentlichem Nutzen, und wir sind so darauf hingewiesen, in der Weiterentwicklung des Eies die Bedeutung dieser eigentümlichen Anpassung zu suchen.

Bei meiner, zwar recht unvollständigen, Untersuchung der abgelegten Eier konnte ich, wie schon oben erwähnt, keine aus den überschüssigen Spermienköpfen entstehenden „Nebenkerne“ wahrnehmen. Aber auch ohne eine solche Entwicklung mochten die stark chromatinhaltigen Spermaköpfe für die Weiterentwicklung des Eies von Bedeutung sein, und zwar als Grundlage eines neuen Chromidialapparates.

R. HERTWIG (1903) hat durch seine Lehre von der „Kernplasmarelation“ unsere Aufmerksamkeit darauf hingelenkt, daß zwischen Cytoplasmamenge und Kerngröße einer Zelle eine gewisse Relation besteht und bestehen muß, so daß die erstere nicht über gewisse Grenzen gesteigert werden kann, ohne auch von einer Steigerung der letzteren begleitet zu werden, und umgekehrt. Eine beträchtliche Verschiebung dieses Verhaltens zur einen oder zur anderen Seite würde die Lebensenergie der Zelle herabsetzen und zuletzt zu ihrem Tod führen.

Dann wurde von GOLDSCHMIDT (1904), auf Grundlage eigener und anderer Untersuchungen, der Satz ausgesprochen, daß (p. 71) „jede tierische Zelle ihrem Wesen nach doppelkernig“ ist, indem sie „einen somatischen und einen propagatorischen Kern“ enthält.

„Die beiden Kernarten sind gewöhnlich in einem Kern, dem Amphinucleus, vereinigt“, — „eine völlige Trennung ist selten, am häufigsten eine Trennung in einen vorwiegend propagatorischen, aber doch gemischten Kern, den Zellkern im gebräuchlichen Sinne, und die Hauptmasse des somatischen Kernes, den Chromidialapparat.“

Der Chromidialapparat ist nach GOLDSCHMIDT in lebhaft funktionierenden Zellen am schönsten entwickelt, und er wird „bei erschöpfender Inanspruchnahme der Zellfunktion“ (p. 79) selbst verbraucht. Er wird aber (p. 80) „von seinem im Zellkern liegenden Teil aus neu ergänzt“.

GOLDSCHMIDT berührt auch die Frage von der „Beziehung des Chromidialapparates zur Kernplasmarelation“ (p. 80). Die Gewebezellen von *Ascaris* sind ein Beispiel von großen Zellen mit relativ sehr kleinen Kernen, und „so liegt es nahe, die Annahme

zu machen, daß durch den stark ausgebildeten Chromidialapparat dieses Mißverhältnis kompensiert wird“ (p. 80).

Von dem von diesen beiden Forschern vertretenen Gesichtspunkt aus glaube ich auch die Polyspermie bei Membranipora betrachten zu müssen.

Die Oocyten dieser Art verhalten sich während der Wachstumsperiode wesentlich anders als diejenigen vieler anderer Formen, z. B. der Mollusken.

Bei den letzteren nehmen die Oocytenkerne stark an Chromatingehalt zu, und es besteht während der ganzen Wachstumsperiode anscheinend ein normales Verhältnis zwischen Chromatin- und Cytoplasmamenge. Am Ende dieser Periode findet eine Diminution des somatischen Chromatins statt (BONNEVIE 1905, 1906), während das propagatorische Chromatin die beiden Reifungsteilungen durchläuft, um in dem befruchteten Ei die Grundlage des weiblichen Vorkernes zu bilden. In den Vorkernen findet wieder eine Neubildung somatisches Chromatins statt, bis auch in dieser Zellgeneration die für die Art typische Kernplasmarelation wiederhergestellt worden ist.

Bei Membranipora dagegen verhalten sich die Kerne ganz anders. In den jüngsten Oocyten scheint zwar ihr Chromatinreichtum zur Zellgröße in einer richtigen Relation zu stehen (Fig. 56a); es scheint aber während des Wachstums der Oocyten keine entsprechende Zunahme von Chromatin in den Kernen stattzufinden, und die letzteren werden auf nacheinander folgenden Stadien als immer größere, von hyaliner Flüssigkeit gefüllte, kugelige Blasen gefunden, in denen außer einem anscheinend achromatischen Netzwerk nur ein großer Nucleolus (an früheren Stadien neben dem großen auch ein kleiner) vorgefunden wird. Ausgeschlossen ist es wohl nicht, daß auch das aus den Chromosomen hergestammene Chromatin des Kernes diesem Nucleolus angefügt ist. Daß aber das Wachstum des letzteren kein entsprechendes Wachstum des ersteren bedeutet, geht am Anfang der ersten Reifungsteilung deutlich genug hervor; man sieht auf diesem Stadium (Fig. 58) den großen Nucleolus vakuolisiert und völlig abgeblaßt, und die 11 kleinen Chromosomen treten bei dem Zusammenbruch der Kernvakuole (Fig. 59) als einziger chromatischer Bestandteil des Kernes wieder zu Tage.

Während aber innerhalb des Kernes kein somatisches Chromatin zum Vorschein tritt, haben wir im Cytoplasma der Oocyten einen wohlentwickelten Chromidialapparat vorgefunden. Er

trat zuerst in Form von größeren und kleineren Chromatintropfen auf, die über der äußeren Oberfläche des Kernes zerstreut waren (Fig. 56); später aber wanderten sie ins Cytoplasma hinaus und konnten hier als Pseudochromosomen zu Gruppen vereinigt oder vereinzelt vorkommen (Fig. 57).

Der Chromidialapparat wurde aber hier wie in anderen Zellen nach und nach verbraucht, ohne daß in diesem Falle eine Ergänzung von dem Kerne aus konstatiert werden konnte — und die Folge war, daß der auf früheren Stadien so wohlentwickelte Chromidialapparat bald verringert wurde, bis man zuletzt in der heranwachsenden Oocyte keine Spur mehr von demselben vorfinden konnte (Fig. 58).

Das Verschwinden des Chromidialapparates fällt mit dem Stadium des Auftretens von Kernsaft auf der Oberfläche der Zelle ungefähr zusammen; und ihm folgt das (nur in Osmiumpräparaten sichtbare) Erscheinen von Dotterkugeln unmittelbar nach. (Fig. 58 b repräsentiert das Stadium der ersten Dotterkugeln.)

Schon jetzt scheint zwischen Zelleib und Chromatingehalt ein auffallendes Mißverhältnis zu bestehen, und doch ist das Wachstum der Oocyte noch lange nicht beendet. Die Eizelle nimmt noch innerhalb des Ovariums erheblich an Größe zu (Fig. 59, 60), und nach dem Loslösen vom Ovarium wird die Größe der Eier noch auf ungefähr die doppelte gesteigert (Fig. 61, 62), bevor sie das Cölom des Muttertieres verlassen. Die 11 kleinen Chromosomen, in der Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung eingestellt, scheinen eine viel zu geringe Chromatinmenge zu repräsentieren, um die für den Stoffwechsel der Zelle günstige Kernplasmarelation aufrecht zu halten.

Als eine Folge dieses Mißverhältnisses mag vielleicht die außerordentliche Langsamkeit der ersten Reifungsteilung aufgefaßt werden. Unter den Hunderten von Eiern, die ich beobachtet habe, wurde nur ein einziges gefunden, in dem diese Teilung beinahe vollendet war; in allen anderen war die Teilung in der Metaphase oder frühen Anaphase stehen geblieben (Fig. 61, 62).

Viel mehr auffallend ist jedoch die Form der Oocyten, die an diejenige amöboider oder degenerierender Zellen erinnert, und die auch wahrscheinlich mit der abnormen Kernplasmarelation in ursächliche Verbindung zu setzen ist. — Wenn auch, wie oben angenommen, die erste Veranlassung zu einer Formveränderung der jungen Oocyten durch eine Austretung von Kernsaft gegeben wurde, so hätten sie doch, allem Anscheine nach, Zeit genug ge-

habt, sich inner- oder außerhalb des Ovariums wieder abzurunden. Statt dessen scheinen die im Cölo m flottierenden Eier von Membr. pilosa jede Elastizität verloren zu haben, so daß sie, wenn sie durch Kontraktion oder Bewegungen des Muttertieres zufällig deformiert werden, jedesmal diese Form behalten (s. Fig. 61—63).

Bei der polyspermen Befruchtung wird eine normale Kernplasmarelation wiederhergestellt, indem hierdurch der Oocyte ein neuer Chromidialapparat zugeführt wird. Jedes Spermium enthält ja nämlich in seinem winzig kleinen Kopf eine ähnliche Chromatinmenge wie diejenige, die vor der Befruchtung in der großen Oocyte vorhanden war. Und während nun, allem Anschein nach, ein Spermakern den männlichen Vorkern liefert, sind die übrigen als die Träger des für den Stoffwechsel der Zelle nötigen somatischen Chromatins zu betrachten und haben als solche, auch wenn sie sich nicht zu Kernen entwickeln, eine wichtige Rolle auszuführen.

Die physiologische Polyspermie bei Membranipora (möglicherweise auch bei anderen Formen) würde nach der hier vertretenen Auffassung nicht als ein isoliertes Phänomen dastehen, sondern sie wäre zwischen den vielen verschiedenen Anpassungen einzuordnen, die in einer günstigen Ausbildung der somatischen Teile des Eies ihr Ziel zu haben scheinen.

In den allgemein bekannten Fällen solcher Anpassungen werden eine Anzahl junger Eizellen zu Gunsten einer ihrer Schwesterzellen, der heranwachsenden Oocyte, geopfert, entweder indem sie als Nährzellen in dieselbe aufgenommen werden, oder indem sie, wie bei *Dytiscus* (GIARDINA 1901), einen Teil ihres Chromatins zu derselben abgeben. In unserem Fall, bei der physiologischen Polyspermie, wird die harmonische Weiterentwicklung des befruchteten Eies in ganz ähnlicher Weise gesichert, nur geschieht es diesmal auf Kosten von Zellen des anderen Geschlechtes.

Januar, 1907.

## Verzeichnis der zitierten Literatur.

- AUERBACH, L., 1893, Ueber merkwürdige Vorgänge am Sperma von *Dytiscus marginalis*. Sitz.-Ber. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin.
- BALLOWITZ, E., 1886, Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoen. Anat. Anz., Bd. I.
- 1895, Die Doppelspermatozoen der Dytisciden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LX.
- 1906, Ueber Syzygie der Spermien bei den Gürteltieren. Ein Beitrag zur Kenntnis der Edentatenspermien. Anat. Anz., Bd. XXIX.
- BARROIS, J., 1877, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, Lille.
- BLOOMFIELD, J. E., 1880, On the Development of the Spermatozoa. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XX.
- BONNEVIE, K., 1904, Zur Kenntnis der Spermiogenese bei den Gastropoden (*Enteroxenos östergreni*). Biol. Centralbl., Bd. XXIV.
- 1905, Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*. Anat. Anz., Bd. XXVI.
- 1906 a, Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*. Jen. Zeitschr., Bd. XLI.
- 1906 b, Physiologische Polyspermie. Arch. f. Mathem. og Nat.-vid., Bd. XXVII.
- BOVERI, TH., 1892, Befruchtung. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. I.
- BRAEM, F., 1897, Die geschlechtliche Entwicklung von *Plumatella fungosa*. Bibl. Zool., H. 23.
- BRAUS, H., 1895, Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies. Jen. Zeitschr., Bd. XXIX.
- BUGNION, E. et POPOFF, N., 1905, La spermatogénèse du *Lombric terrestris*. Arch. de Zool. exp. et générale, T. III.
- CALKINS, G. N., 1895, The Spermatogenesis of *Lumbricus*. Journ. of Morph., Vol. XI.
- FICK, R., 1893, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotlieies. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVI.
- GIARDINA, A., 1901, Origine dell'oozite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. XVIII.

- GOLDSCHMIDT, R., 1904, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XXI.
- HENKING, H., 1892, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten, III. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIV.
- HERTWIG, R., 1902, Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenkunde, H. 1.
- 1903, Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Biol. Centralbl., Bd. XXIII.
- JENSEN, O. S., 1883, Recherches sur la spermatogenèse. Arch. de Biol., T. IV.
- KOROTNEFF, A., 1888, Beiträge zur Spermatologie (*Alcyonella fungosa*). Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI.
- KORSCHULT, C. u., HEIDER, K., 1903, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.
- KRÄPELIN, K., 1892, Die deutschen Süßwasser-Bryozoen. Abh. Nat. Ver. Hamburg.
- MEVES, FR., 1900, Ueber den von von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVI.
- 1902, Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXI.
- 1902, Struktur und Histogenese der Spermien. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. XI.
- MICHAELIS, 1897, Die Befruchtung des Tritoneies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII.
- OPPEL, ALB., 1892, Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIX.
- RETZIUS, G., 1904—06, Biol. Untersuchungen, Bd. XI—XIII.
- RÜCKERT, J., 1899, Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. z. 70. Geburtstag von C. v. KUPFFER, Jena.
- SELENKA, 1887, Opossum, Wiesbaden.
- WALDEYER, W., 1902, Die Geschlechtszellen. (HERTWIG, Handb. d. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere.)
-

### Figurenerklärung.

Für alle Figuren gelten die folgenden Bezeichnungen:

<i>A</i> Achsenfaden	<i>Ms</i> Mittelstück
<i>C</i> Centrosomen	<i>Mt</i> Mitochondrien
<i>CA</i> Chromidialapparat	<i>NZ</i> Nährzellen
<i>Ch</i> Chromosomen	<i>Oe</i> Oesophagus
<i>Cp</i> Cytophor	<i>P</i> Perforatorium
<i>D</i> Darm	<i>R.I</i> Reifungsspindel I
<i>E</i> Endstück	<i>Rk</i> Ringkörnchen
<i>H</i> Hauptstück } des Schwanzes	<i>S</i> Schwanz
<i>Ha</i> Hals	<i>Sp</i> Spermien
<i>K</i> Kern, Kopf	<i>Spt</i> Spermiden
<i>M</i> Muskel	<i>Spz</i> Spermoeugmen
<i>Mk</i> Mitochondrienkugeln	<i>T</i> Tentakeln.

### Tafel XXXII.

#### Spermoeugmen von *Membranipora pilosa*.

Fig. 1. Reifes Individuum von *M. pilosa* mit Spermoeugmen und Spermiden verschiedener Entwicklungsstadien. Vergr. 90:1.

Fig. 2. Gruppe von Spermoeugmen. Vergr. ca. 430:1 (ohne Zeichenapparat).

Fig. 3 — 14 sind alle nach Streichpräparaten ausgeführt. Vergr. ca. 1150:1. Fig. 3, 9—10 und 14 nach Fixation mit Osmiumdämpfen, die übrigen ohne Fixation.

Fig. 3. Aus einer Gruppe junger Spermiden mit kurzen Mittelstücken und ohne sichtbare Perforatorien.

Fig. 4. Cytophor mit Spermiden, etwas älter als die vorigen. Die Perforatorien sind umgeschlagen.

Fig. 5. Älteres Stadium. Die Verbindung der Spermiden mit dem Cytophor ist nicht mehr so innig. Beim Absterben sind auf einer begrenzten Strecke des Schwanzfadens (das Hauptstück) tropfenförmige Anschwellungen zum Vorschein gekommen.

Fig. 6. Eben abgestorbene Spermidengruppe. Am hinteren Ende des Hauptstückes sieht man auf jedem Schwanzfaden eine große kugelige Anschwellung.

Fig. 7. Gruppe nahezu reifer Spermien in loser Verbindung mit dem nun stark verkleinerten Cytophor.

Fig. 8. Abnorme Spermatidengruppe. Man sieht zwei kleine Cytophoren, an denen je 3 Spermatiden angelagert sind, und zwischen beiden eine losgerissene Spermatide. Ein dünnes Fädchen verbindet das Perforatorium der letzteren mit denjenigen zweier anderen Spermatiden.

Fig. 9—10. Reife Spermiozeugmen nach Fixation mit Osmiumdämpfen.

Fig. 11—12. Spermiozeugmen verschiedener Dicke beim Absterben ohne Fixation.

Fig. 13. Vorderes Ende eines lebenden Spermiozeugma. Hinter der Kopfreihe ist eine kurze hellere Partie sichtbar, die von den Halsteilen der Spermien gebildet worden ist.

Fig. 14. Spermiozeugma in Auflösung begriffen (Osmiumdämpfe).

#### Tafel XXXIII.

##### Spermiozeugmen von *Membr. membranacea*.

Fig. 16 ist nach einer noch lebenden Kolonie (Vergr. 430:1), die übrigen Figuren nach Streichpräparaten (Vergr. ca. 1150:1) gezeichnet.

Fig. 15. Spermiozeugma von *Membr. membranacea* in Auflösung begriffen. Ein Spermium (*Sp*) hat sein vorderes Ende völlig freigemacht, was sonst nur selten der Fall ist.

Fig. 16. Gruppe eben abgestorbener Spermiozeugmen aus dem Cölom des Muttertieres.

Fig. 17. Junge Spermatiden mit deutlich sichtbaren Mitochondrienkugeln (*Mk*).

Fig. 18. Aeltere Spermatiden mit Perforatorium und verlängertes Mittelstück. (Die Schwanzfäden sind in diesen beiden Figuren kurz abgeschnitten.)

Fig. 19—20. Cytophoren mit Spermatiden, die in verschiedener Weise gruppiert sind.

#### Tafel XXXIV.

##### Entwicklung von Spermien und Spermiozeugmen.

Alle Zeichnungen sind nach HERMANN-Präparaten ausgeführt. Vergr. in Fig. 21—23 ca. 1200:1, in den übrigen ca. 3000:1.

Fig. 21. Spermatocyten II. Ordnung von *Membr. pilosa*, in charakteristischer Anordnung mit den Kernen peripher gelegen und dem Cytoplasma in der Mitte.

Fig. 22. Zweite Reifungsteilung. Die Zellen sind jetzt wieder abgerundet und liegen zu einem unregelmäßigen Haufen vereinigt.

Fig. 23. Junge Spermatiden in radiärer Anordnung.

Fig. 24. Bildung des Cytophors durch Abschnürung der zentral gelegenen cytoplasmatischen Teile der Spermatiden.

Fig. 25—27. Drei spätere Stadien aus der Spermio-genese.

Fig. 28. Reifes Spermoeugma.

Fig. 29—34 zeigen eine Reihe Stadien aus der Spermio-genese bei *Membr. pilosa*, unter stärkerer Vergrößerung (ca. 3000:1). Man sieht die Spermatocyten bis zum Ende der zweiten Reifungsteilung in unregelmäßigen Gruppen liegen, ohne sichtbare, cytoplasmatische Verbindungsbrücken.

Fig. 29. Prophase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 30. Metaphase derselben.

Fig. 31. Telophase derselben.

Fig. 32. Metaphase der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 33. Anaphase derselben.

Fig. 34. Telophase derselben.

Fig. 35—45. Eine Reihe nacheinander folgender Stadien aus der Umbildung der Spermatiden von *Membr. pilosa*.

Fig. 46. Vorderes Ende eines Spermoeugma.

Fig. 47. Aus dem hinteren Teil eines Spermoeugma, um den Uebergang vom Haupt- zum Endstück des Schwanzes zu zeigen.

Fig. 48—50. Junge Spermatiden von *Membr. membranacea*.

Fig. 51—54. Junge Spermatiden von *Enteroxenos östergreni*, die das Verhältnis zwischen Ringkörnchen und Mitochondrienkugeln demonstrieren.

### Tafel XXXV.

#### Entwicklung der Eier bei *Membr. pilosa*.

Fig. 56 ist nach HERMANN-Material ausgeführt; die übrigen Figuren nach Fixation mit TELLYESNICZKYS Flüssigkeit. Vergr. (Fig. 55 und 63 ausgenommen) ca. 1200:1.

Fig. 55. Längsschnitt durch ein Ovarium. Vergr. 570:1.

Fig. 56. Randpartie eines Ovariums. Links junge Oocyten auf dem Stadium der Chromosomenkonjugation; rechts Oocyten im Anfang ihrer Wachstumsperiode.

Fig. 57. Oocyten aus der Wachstumsperiode mit Nährzellen (NZ) und mit wohlentwickeltem Chromidialapparat (CA).

Fig. 58. Zwei Oocyten auf dem Stadium der ersten Auflösung der Kernmembran. In der unteren Zelle der Chromidialapparat nicht mehr nachweisbar.

Fig. 59. Frühe Prophase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 60. Ovarialei in der Prophase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 61. Eben befruchtetes Ei aus dem Cöloin des Muttertieres. Erste Reifungsteilung.

Fig. 62. Befruchtetes Ei auf dem Stadium des Ablegens. Erste Reifungsteilung.

Fig. 63. Ei nach dem Leben gezeichnet. Vergr. 420:1.

# Jugendstadien und „Vegetationspunkt“ von *Antennularia antennina* JOHNST.

Von

Johannes Strohl.

Hierzu Tafel XXXVI und XXXVII.

Während eines Aufenthaltes in der zoologischen Station der Universität Lille in Le Portel bei Boulogne-sur-mer bekam ich zahlreiche *Antennularia antennina*-Stöcke zu Gesicht, die vom Stationsschiff beim Dredgen in ca. 20 m Tiefe erbeutet wurden und sich in den Aquarien der Station eine Zeitlang hielten. Herr Professor HALLEZ machte mich auf die eigentümlichen Cönosarkverhältnisse dieses schönen Hydroidpolyphen aufmerksam. Auf seine freundliche Anregung hin beschäftigte ich mich näher damit, legte kleinere Kulturen an und sammelte so einiges Material, das ich, nach Freiburg zurückgekehrt, soweit es ging, ausarbeitete. Hierbei hatte ich mich des lebhaften Interesses meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrats WEISMANN, zu erfreuen, wofür ich ihm ganz besonders danke. Ebenso herzlichsten Dank schulde ich Herrn Professor HALLEZ für die vielfache Anregung, die mir während jenes lehrreichen Aufenthaltes am Meer von ihm zu teil wurde.

Bekanntlich ist *Antennularia antennina* eine Plumularidenform, deren senkrechte, im Gegensatz zu *Ant. ramosa* nicht verästelte Stengel büschelförmig sich vom Boden erheben und eine Höhe von 20—30 cm erreichen. In quirlförmiger Anordnung (ca. 6—10 in einem Quirl) befinden sich am ganzen Stamm Polypenfiederchen verteilt (cf. die sehr schöne Abbildung bei HINCKS, Taf. LXI, a). Während aber bei fast allen anderen Hydroidpolyphen innerhalb des Perisarks eine einfache, aus konzentrisch gelagertem Ektoderm und Entoderm bestehende Cönosarkröhre verläuft, findet sich bei ausgebildeten Antennulariastöcken innerhalb eines gemein-

samen Ektoderms das Entoderm in einzelne Röhren zerlegt. Bereits ALLMAN hatte dies richtig erkannt und in seiner „*Monograph of the Tubularian Hydroids*“ (1871) darauf hingewiesen.

Vom ausgebildeten Stock sprechend, sagt er (general part, p. 126): „The whole coenosarc is in *Antennularia* broken up into separate tubes, each with its own endoderm and ectoderm, and all surrounded by a common chitinous perisarc . . . . They (the tubes) lie close upon the inner surface of the perisarc and are connected to one another by an extension of their ectoderm.“ Er gibt 2 schematische Bilder, eine junge *Antennularia* und einen Querschnitt durch den ausgebildeten Stamm, die beide u. a. auch von DELAGE und HÉROUARD in ihrem „*Traité de zoologie concrète*“ wiedergegeben werden. Später wies O. HAMANN in seinem Aufsatz: „Der Organismus der Hydroidpolypen“ (1882) wieder auf diese Verhältnisse hin und gibt 2 Querschnitte von *Antennularia ramosa*. Er sagt p. 530: „Innerhalb des Perisarks verläuft bei dieser Gattung nicht eine Cönosarkröhre, sondern bald 8, bald 10, bald mehr, je nachdem man den Schnitt an die Nähe des Distalendes oder an der Basis legt. Sämtliche vom Entoderm ausgekleidete Röhren werden vom Ektoderm umschlossen. Das Zentrum der Perisarkröhre ist hohl. Bei der Bildung der Seitenäste beteiligen sich meist 2 der Röhren des Cönosarks.“ Ebenso fiel auch WEISMANN bei seinen Untersuchungen über „die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen“ (1883) die innere Struktur des uns hier beschäftigenden Hydroidpolypen auf. Er gibt in dem dazu gehörigen Atlas eine Abbildung eines Querschnittes und schreibt p. 188 seines Textes: „Das Cönosark hat bei *Antennularia* einen eigentümlichen Bau, der schon von ALLMAN erkannt worden ist; es besteht nämlich nicht wie bei der Mehrzahl der Hydroiden aus einem einzigen großen Rohr, sondern aus mehreren, ja bis zu 9 und mehr dünneren Röhren, die den Hohlraum des Stammes nicht ausfüllen, sondern peripherisch dem Perisark anliegen und einen weiten zentralen Hohlraum freilassen. Jede Röhre besteht aus einem Entodermrohr und einer Ektodermumhüllung, doch ist die letztere allen gemeinsam und verbindet sie zu einem gemeinsamen Ganzen. Nur dadurch wird die Abscheidung eines einzigen weiten Perisarkrohres ermöglicht, während bei einererspaltung auch des Ektoderms jede Cönosarkröhre auch ihr eigenes Perisark abscheiden müßte. Die in dem gemeinsamen Ektoderm steckenden Entodermröhren anastomosieren vielfach unter spitzen Winkeln miteinander und gehen gegen die Spitze des Stammes

hin in ein förmliches Geflecht über, welches allmählich auch den Zentralraum ausfüllt, ein dichtes und unregelmäßiges Netz verschieden dicker sich verflechtender Stränge bildend.“ WEISMANN weist ferner darauf hin, daß auch sonst noch bei Hydroidpolypen zusammengesetzte Stämme vorkommen, so bei *Plumularia halecioides* und *Corydendrium*. Doch besitzt dort jedes Cönosarkrohr auch sein besonderes Perisark. Etwas eingehender behandelt endlich noch DRIESCH (1891) die Verhältnisse, da er den ganzen 3. Teil seiner „Tektonischen Studien an Hydroidpolypen“ der Gattung *Antennularia* gewidmet hat. Er bestätigt die Befunde der früheren Autoren und weist auch auf eine Arbeit KIRCHENPAUERS hin, die mir aber leider nicht zugänglich war. Seine eigenen morphologischen Untersuchungen scheinen, wenigstens was Schnitte anbetrifft, auch nur ausgebildete Stämme zu betreffen. Er sagt nun p. 468: „Dicht hinter der Stammspitze läßt sich durch Querschnitte auf eine ganz kurze Strecke ein einfaches, von Entoderm und Ektoderm bekleidetes Lumen nachweisen. Auf weiteren Schnitten zeigt sich im Innern des Lumens ein Zellkomplex, den Zerfall der Röhre andeutend, und gleich danach ist auch schon der einheitliche Stamm in eine unbestimmte Anzahl von Röhren zerfällt, deren jede aus Ektoderm und Entoderm gebildet ist.“ Ich kann diese Angaben DRIESCHS bestätigen und dahin ergänzen, daß in der Nähe der Stammspitze Ektoderm und Entoderm in eine undifferenzierte Masse übergehen. Sie ist kelchförmig nach innen eingestülpt und scheint, nach makroskopischer Betrachtung und Schnitten zu urteilen, trichterartig mit einem Loch in den zentralen Hohlraum des Stammes zu führen. Diese undifferenzierte Region entspricht jedenfalls dem von mir „Dotterpfropf“ genannten Gebilde bei jungen *Antennularien*, von dem weiterhin die Rede sein wird. Unterhalb der Stammspitze ausgebildeter Stöcke, wo sich ja bei *Antennularia* kein Endpolyp befindet, treffen wir dann bald getrennte Entodermkanäle, die durch, allerdings sehr dünne, Ektodermbrücken untereinander verbunden sind. Einen solchen Schnitt zeigt Fig. 1. Der Ektodermbelag ist so dünn, daß er nur ganz wenig Periderm ausscheiden kann, welches dann auch noch ganz durchsichtig und gelatinös ist. Etwas über der Mitte des Stammes scheint die Hauptperidermausscheidung stattzufinden, wie denn auch leicht verständlich ist, daß nach unten der Stamm fester sein muß. Das Periderm beginnt in dieser Region hornige, gelblich bis lederbraune Konsistenz anzunehmen, und das im Innern verlaufende Cönosark ist im Verhältnis zu dem der oberen Region

bedeutend dicker. Es weist, wie Fig. 2 zeigt, die für unsere Form typische Struktur auf: nicht mehr einen dünnen verbindenden Ektodermbelag um und zwischen den einzelnen Entodermröhren, sondern eine verhältnismäßig dicke Masse, in der letztere eingebettet erscheinen. Durchaus ähnlich sind die Verhältnisse ganz unten am Stamm (Fig. 3), nur ist hier das Periderm noch viel dicker, das Cönosark wieder etwas dünner.

Die geringfügigen Unterschiede in den Abbildungen und Beschreibungen der Autoren lassen sich sehr leicht dahin erklären, daß es sich um Schnitte in verschiedenen Höhen des Stammes handelte. Wenn also ALLMAN sagt: „The tubes are connected to one another by an extension of their ectoderm“, so hatte er jedenfalls einen Schnitt nahe unter der Stammspitze vor Augen. Und wenn WEISMANN eine gemeinsame dicke Ektodermsschicht abbildet, von der die Entodermkanäle rings umschlossen sind, so hatte er seine Schnitte wohl durch die mittlere Region des Stammes gelegt.

Ganz anders als beim ausgebildeten Stock scheinen dagegen die Verhältnisse bei jungen Antennularien zu liegen, und gerade hierüber ist, außer ALLMANS schematischer Abbildung und DRIESCHS Hinweis darauf, in der Literatur, soviel ich weiß, nichts bekannt. Bei makroskopischer Betrachtung scheinen hier die Cönosarkröhren innerhalb des durchsichtigen Periderms vollkommen getrennt.

Um möglichst junge Stadien zu erhalten, versuchte ich sie aus der Planula selbst heranzuziehen. Zu diesem Zweck ließ ich von einem geschlechtsreifen Antennulariabüschel die hirsekornähnlichen, in den Wirtelecken der Fiederchen sitzenden Gonangien (cf. HINCKS, Taf. LXI, b, c) in Kulturschalen abfallen. Vor Ablauf von 24 Stunden schlüpfen die Planulae aus. Die leeren Gonangienhülsen, mit einem Loch, blieben am Boden der Schale liegen. Sehr bald, fast sofort, setzten sich die dottergelben Planulae fest und breiteten sich kreisrund aus. Sie saßen so fest, daß man ruhig, wenn auch mit einiger Vorsicht, um die jungen Tiere nicht zu verletzen, das Wasser abschütten und durch frisches ersetzen konnte. Später kostete es sogar ziemliche Mühe, sie zum Fixieren mit dem Spatel abzulösen.

Aus der kleinen runden Scheibe erhebt sich zuerst ein stumpfer Fortsatz, der allmählich zu dem jungen Hydrocaulus auswächst, wie ihn die Mikrophotographien Fig. 4, 5, 6 zeigen. Gelegentlich können sich auch 2 Hydrocauli aus derselben Planula entwickeln. Während dieses Wachstums ändert auch die Haftscheibe ihr Aussehen, wird netzförmig verästelt und zeigt sehr oft vier

kreuzweise einander entgegengesetzte Fortsätze (s. Fig. 4). Die gelbe dotterähnliche Masse, aus der sie anfangs zusammengesetzt war, verschwindet allmählich, zuerst von den peripheren Teilen, dann von der ganzen Scheibe, und scheint sich in dem pfropfartigen Gebilde, das die Spitze des Hydrocaulus bildet, wieder zu sammeln, wohin sie jedenfalls durch die Cönosarkkanäle geschafft wird. Dieser endständige Pfropf ist es auch, der nach außen das Periderm des Hydrocaulus ausscheidet. Wie ein Kolben in einem Cylinder sich vorwärtsschiebend und ringsherum immer neues Periderm ausscheidend, bleibt er nach unten durch die Cönosarkkanäle mit der Fußscheibe verbunden.

Schnittserien durch den jungen Hydrocaulus zeigen, daß, von oben nach unten, auf die undifferenzierte Region des Dotterpfropfes (Fig. 7) zuerst eine kurze Strecke mit normaler Cönosarkröhre folgt, gleichmäßig aus Ektoderm und Entoderm bestehend (Fig. 8). Bald aber schnürt sich das Entoderm 8er-artig mitten durch (Fig. 9) und bildet innerhalb eines gemeinsamen Ektoderms 2 getrennte Röhren (Fig. 10). Dann trennt sich sofort nachher, 1 bis 2 Schnitte tiefer, auch das Ektoderm (Fig. 11), so daß 2 gesonderte, je aus Ektoderm und Entoderm bestehende Röhren entstehen (Fig. 12). Derselbe Prozeß kann sich dann auch in beiden oder in einem dieser Kanäle wiederholen (Fig. 13), so daß 3 oder 4 Kanäle vorhanden sind (Fig. 14), deren unregelmäßige Gabelung und Zahl auch makroskopisch leicht zu erkennen ist. Diese ganze Differenzierung erfolgt äußerst rasch und ist dicht unter dem Dotterpfropf auf eine Strecke von nur 150  $\mu$ , also ca.  $\frac{1}{7}$  mm, zusammengedrängt. Es besteht hier anscheinend eine Region, die ähnlich funktioniert wie ein terminaler Vegetationspunkt im Pflanzenreich, wo ebenfalls auf einem ganz kleinen Raum die Hauptzüge der Entwicklungsgeschichte des betreffenden Organismus sich zusammenfinden. Und zwar besteht diese Region sowohl bei jungen, wie auch bei ausgebildeten Stöcken (s. oben). Wir haben es hier also offenbar mit einer Konvergenzerscheinung zu tun, hervorgerufen durch Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen. Gerade *Antennularia* gleicht ja auffallend einem Pflanzenbüschel, so daß diese Analogie in der Wirkung der noch unbekanntenen Wachstumsgesetze nicht überraschen darf.

Eine Beziehung der Zahl der Röhren zu der Zahl der Polypenfiederchen besteht nicht, worauf schon DRIESCH richtig und ausdrücklich, bei ausgebildeten Stöcken, aufmerksam gemacht hat. Immer

2 der Kanäle vereinigen sich jedoch, wie dies HAMANN und DRIESCH bereits angegeben haben, zur Bildung eines Seitenpolypen und gehen dann wieder auseinander.

Auf fast allen tiefer gelegenen Schnitten durch den jungen Hydrocaulus von *Antennularia* fiel mir die eigenartige, an einen Napoleonshut erinnernde Form der Cönosarkkanäle, auf. Das Ektoderm war peripher in 2 seitliche Hörner ausgezogen (Fig. 15), und es ließ sich leicht vermuten, daß diese Fortsätze der einzelnen Kanäle aufeinander zustrebten. Ihr Zusammentreffen würde dann auch die so eigentümlichen Verhältnisse der Cönosarkröhre des ausgebildeten Stammes erklären: innerhalb eines gemeinsamen Ektoderms gesonderte Entodermröhren. Lange fand ich solche Verbindungsstellen aber tatsächlich nicht, wohl deshalb nicht, weil die äußerst feinen Ektodermbrücken beim Fixieren oder Schneiden zerstört worden waren, wie überhaupt die zarten, jungen Cönosarkröhren überaus leicht bröckeln und bisweilen beim Berühren auf größere oder kleinere Strecken zusammenfallen. Schließlich gelang es mir aber doch, solche Verbindungsstellen, wenigstens für 2 Kanäle, in ziemlich vielen Schnitten aufzufinden (Fig. 16). Damit dürfte wohl die Entstehung des so eigentümlichen Cönosarks bei den ausgebildeten Antennularien erklärt sein, nicht aber diejenige der, allerdings nur auf eine ganz kurze Strecke, vollständig getrennten Kanäle beim jungen Hydrocaulus. Leider fehlten mir, um diese Frage zu entscheiden, ganz junge Entwicklungsstadien, gleich nach der Planulafestsetzung. Doch hoffe ich, bei erster Gelegenheit diese Lücke auszufüllen und dann auch die Frage zu untersuchen, welche biologischen und mechanischen Gründe wohl für diese ganz eigenartigen Cönosarkverhältnisse anzunehmen sind, eine Frage, die durch Vergleichung mit der Entwicklung verwandter Arten zu lösen sein muß. Ob und inwieweit namentlich die Wirtelstellung der Polypenfiederchen und deren unmittelbares Ansitzen am Hauptstamm etwa damit zusammenhängen, kann jetzt noch nicht entschieden werden.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- ALLMAN, G. J., A monograph of the Tubularian Hydroids, London 1871.
- DELAGE, Y., et HÉROUARD, E., *Traité de zoologie concrète*, T. II, 2, Paris 1902.
- DRIESCH, H., Tektonische Studien an Hydroidpolypen, III. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XXV, 1891.
- HAMANN, O., *Der Organismus der Hydroidpolypen*. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XV, 1882.
- HINCKS, TH., *A history of the British Hydroid Zoophyts*, London 1868.
- WEISMANN, A., *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydro-medusen*, Jena 1883.
-

### Verzeichnis der Abbildungen.

---

#### Tafel XXXVI.

Fig. 1. Schnitt durch die obere Region einer ausgewachsenen *Antennularia*. Leitz Ok. V, Obj. 2.

Fig. 2. Schnitt durch die mittlere Region einer ausgewachsenen *Antennularia*. Leitz Ok. V, Obj. 2.

Fig. 3. Schnitt durch die untere Region einer ausgewachsenen *Antennularia*. Leitz Ok. V, Obj. 2.

Fig. 4. Junge *Antennularia antennina*, etwa 5—6 Tage alt.

Fig. 5. Junge *Antennularia antennina*, etwa 16—18 Tage alt.

Fig. 6. Dieselbe stärker vergrößert. \* Region des „Vegetationspunktes“.

#### Tafel XXXVII.

Fig. 7—16. Querschnitte durch eine etwa 12 Tage alte *Antennularia antennina*. Leitz Ok. II, Obj. 6.

---

# Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer.

Von

Albrecht Hase aus Schmölln (S.-A.).

Hierzu Tafel XXXVIII—XL und 26 Figuren im Text.

## Einleitung.

Vorliegende Untersuchungen begann ich im Wintersemester 1905/06 im Zoologischen Institut zu Halle a. S. unter Leitung von Herrn Prof. Dr. GRENACHER. Das Kapitel über die Struktur und Form der Teleosteerschuppe ist der Hauptsache nach dort entstanden.

Im Sommersemester 1906 siedelte ich nach Jena über, wo sich Herr Prof. Dr. H. E. ZIEGLER meiner in der liebenswürdigsten Weise annahm. Ihm verdanke ich vielfache Anregungen und Ratschläge bei der weiteren Auffassung der Arbeit. Auf Anraten von Herrn Prof. H. E. ZIEGLER wandte ich mich auch mehr der entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-morphologischen Richtung zu und gelangte so zu neuen und theoretisch interessanten Ergebnissen in Bezug auf die Ontogenie und Phylogenie der Beschuppung.

Es ist mir ein Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. H. E. ZIEGLER, auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen für das rege Interesse, welches er meiner Arbeit bis zum Schluß entgegengebracht hat.

Die gesamte Darstellung ist in folgende Abschnitte gegliedert. Zunächst war eine genaue Einsichtnahme der recht zahlreichen Literatur<sup>1)</sup> nötig, um die bisher von den Bearbeitern dieser Frage gewonnenen Resultate kennen zu lernen und miteinander zu vergleichen. Das erste Kapitel enthält daher die Historische Betrachtung der Schuppenfrage.

Ferner war mir von großer Wichtigkeit, die Form und Struktur der typischen Teleosteerschuppen genau klarzulegen,

---

1) Siehe Anhang I.

was in dem zweiten Kapitel geschehen ist. Da die recht komplizierte Struktur für sich allein betrachtet, schwer, ja fast gar nicht verständlich ist, so mußte ich die Ontogenie und Phylogenie der Schuppe heranziehen und kam dadurch auf ein noch recht umstrittenes Gebiet. Die ontogenetische Entwicklung habe ich im dritten Kapitel behandelt, während der Phylogenie das letzte (fünfte) Kapitel gewidmet ist. Die von mir gefundene und eingehender beschriebene segmentale Anordnung der Schuppen ist im vierten Kapitel behandelt worden. Diesem sowie dem zweiten Kapitel sind zur Erläuterung eine Reihe von Textfiguren<sup>1)</sup> beigegeben worden, welche, wo nichts ausdrücklich bemerkt ist, sämtlich Originalfiguren sind. Die Tafeln gehören zum zweiten und dritten Kapitel.

Was nun das Material anbelangt, so habe ich marine und Süßwasserfische verwandt. Von ersteren wurden *Gobius Jodzo* L., *Mugil cephalus* L., *Sargus annularis* L., *Sciaena umbra* L. (*Corvina nigra* SALV.), *Mullus barbatus* L., *Blennius tentacularis* BRÜNN, *Cyprinodon (Lebias CUV.) calaritanus* CUV., *Belone acus* RISSO untersucht, sämtlich während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Triest in Oesterreich. Herrn Prof. Dr. CORI bin ich für die Liebenswürdigkeit, mit der er mir das Material des Institutes zur Verfügung stellte, zu großem Danke verpflichtet.

Von Süßwasserformen benutzte ich *Salmo salar* L., *Salmo fario* L., *Cyprinus carpio* L., *Cyprinus rex cyprinorum* L., *Carassius carassius* L. (*Carassius vulgaris* NILS.), *Tinca vulgaris* CUV., *Leuciscus rutilus* L., *Leuciscus erythrophthalmus* L., *Abramis blicca* L., *Gasterosteus aculeatus* L., *Perca fluviatilis* L., *Acerina cernua* L.

Als Vertreter der Ganoiden zog ich *Lepidosteus (Lepisosteus) osseus* L., *Polypterus bichir* GEOFFR., *Amia calva* L. heran, jedoch mußte ich mich hier auf die äußere Betrachtung beschränken, da mir nur die Sammlungsexemplare des Zoologischen Institutes zu Jena zur Verfügung standen.

Besonders verwandte ich zu meinen Untersuchungen *Salmo fario* und *Leuciscus rutilus*. Dies hatte verschiedene Gründe. Erstens beziehen sich die Angaben früherer Autoren betreffs der Ontogenie der Schuppen zunächst auf die Forelle; sie mußte also bei der Nachprüfung ihrer Resultate unbedingt herangezogen werden. Zweitens be-

1) Die Figuren im Text sind durchlaufend numeriert und als „Textfig.“ bezeichnet. Die Tafelfiguren sind ebenfalls durchlaufend numeriert und einfach als „Fig.“ bezeichnet.

kommen die Salmoniden relativ spät ihr Schuppenkleid. Man findet daher an ein und demselben Individuum alle möglichen Stadien der Schuppenentwicklung, ein Umstand, der sehr zur Erleichterung des Studiums beiträgt. Drittens endlich ist die Haut bei *Salmo fario* auch im Jugendstadium ziemlich dick und läßt sich ungleich besser schneiden als die von *Leuciscus rutilus*. Letztere Art stand mir in reicher Anzahl in allen Größen (1—25 cm) aus der Saale bei Jena zur Verfügung. Von *Salmo fario* erhielt ich von Herrn Oberförster a. D. RIEHM (Fischzuchtanstalt Scheibe in Schwarzburg) eine Sendung zu vorliegendem Zwecke als Geschenk. Die Größe betrug 3—10 cm. Herrn Oberförster RIEHM spreche ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus.

**Methoden.** Als Fixierungs- und Erhärtungsmittel benutzte ich Alkohol absol., Formol 4-proz. und 10-proz. (die Einwirkung durfte aber keine zu lange sein), Pikrinessigsäure und Chromessigsäure. Am besten hat sich Formol mit Nachbehandlung in 5-proz. wässriger Alaunlösung und Alkohol absol. bewährt. Soweit Entkalkung nötig war, verwandte ich Salpetersäure 5-proz. in Aq. dest. und schweflige Säure 10-proz. in Aq. dest., ferner auch Salzsäure 5-proz. in alkoholischer Lösung. Um die durch die Säure hervorgerufene Quellung wieder auszugleichen, wurde mit 5-proz. Alaunlösung nachbehandelt. Leider zerreißen die entweichenden Kohlensäureblasen die Gewebe sehr leicht, und man erhält unklare Bilder. Wenn es sich darum handelte, die Struktur der Schuppen kennen zu lernen, wurde nicht entkalkt. Wie sollte man auch ein genaues Bild von der Struktur erhalten, wenn man die anorganische Substanz, die ja die Hälfte der Masse der Schuppen ausmacht, entfernt!

Bei Macerationen bediente ich mich der Kalilauge (2-proz.) heiß oder kalt, sowie einfach nur kochenden Wassers. Letzterem möchte ich den Vorzug einräumen.

Von der großen Zahl der Färbemittel habe ich meistens nur zwei verwandt, welche mir sehr gute Dienste geleistet haben. Es sind dies Hämatoxylin nach DELAFIELD und Formaldehydalaunkarmin. Ferner färbte ich noch mit Boraxkarmin (nach GRENACHER in alkoholischer und wässriger Lösung), Karbolxyloeosin, Methyleneblau nach EHRLICH und Bleu de Lyon. Fast durchgängig wandte ich Stückfärbung an und erzielte auch recht gute Erfolge.

Als Durchgangsmidien wurden Terpentin, Nelkenöl und Xylol benutzt. Von Einschlußmitteln kamen in Frage: Kanadabalsam, Damarlack, sowie Glycerin, letzteres mit Aq. dest. im Verhältnis 1:1 gemischt.

Dünnschliffe stellte ich durch Schleifen mit Smirgelpapier oder kanadischem Marmor her. Ersteres schleift viel rascher, hat aber den großen Nachteil, daß die feinen Smirgelkörnchen sehr schwer aus dem Präparat zu entfernen sind. Dieser Uebelstand fällt bei kanadischen Marmor weg, dafür ist das Schleifen damit aber recht zeitraubend.

Die großen Schuppen von *Cyprinus rex cyprinorum*, welche ein klassisches Objekt zum Studium der Struktur sind, schnitt ich zwischen Holundermark mit dem Rasiermesser. Das Schneiden mit dem Mikrotom war bei Objekten mit großen Schuppen oft sehr schwierig, da sich die Stücke in geschmolzenem Paraffin verkrümmten und außerordentlich hart wurden. Eine Orientierung im mikroskopischen Bilde wurde teilweise dadurch unmöglich. Gute Schnittserien erhielt ich von *Salmo fario*, *Leuciscus rutilus*, *Tinca vulgaris* und *Abramis blicca*.

## I. Kapitel.

### Historische Betrachtung der Schuppenfrage.

Bei der großen Literatur über die Schuppen der Fische war es nötig, eine Sichtung vorzunehmen. Es mußte aus der Fülle der aufgehäuften Details das herausgesucht werden, was zur tatsächlichen Erkenntnis, zur Förderung und Lösung der Frage beigetragen hat. Theorien, die früher Geltung gehabt hatten, wurden durch die Untersuchung nachfolgender Autoren hinfällig und mußten durch bessere ersetzt werden. Zur leichteren Uebersicht habe ich die lange Reihe von Jahren, in denen sich Forscher mit Schuppenstudien befaßten, in 3 Perioden eingeteilt, welche gleichzeitig die drei verschiedenen Arten der Behandlung dieser theoretisch so wichtigen Frage zum Ausdruck bringen<sup>1)</sup>.

#### Erste Periode.

Die ersten Angaben über Fischschuppen finden wir schon in den Werken der Zoologen des 17. Jahrhunderts. Man sieht also, daß die „Schuppenfrage“ mehr als 250 Jahre die Forscher beschäftigt hat. Diesen langen Zeitraum zerlegen wir, wie oben angedeutet, in 3 Perioden, welche natürlich nicht scharf abgegrenzt sind, sondern Uebergänge zeigen.

1) Die Autoren sind nach den Jahreszahlen der Publikation der betreffenden Abhandlungen zitiert. Siehe das ausführliche Literaturverzeichnis Anhang I.

Die erste Periode möchte ich von 1656—1834 rechnen oder, mit anderen Worten, vom Erscheinen der Abhandlung von PETRUS BORELLUS „de squamis“ bis zu dem berühmten Werk von AGASSIZ „Recherches sur les poissons fossiles“, 1834.

Mit weit geringeren Hilfsmitteln als in der Neuzeit ausgerüstet, mußte man sich zumeist auf eine äußerliche Betrachtung der Schuppen beschränken. Man beschrieb weitläufig die Formen der Schuppen, ohne das Wesentliche zu treffen. Ein Fehler fast aller Autoren der ersten Periode war es, daß sie die Schuppen den Federn und Haaren der übrigen Wirbeltiere homolog betrachteten, wie es schon ARISTOTELES getan.

Gehen wir nun zu den einzelnen Autoren selbst über. Der erste, bei dem wir über die Form der Schuppen etwas finden, ist der schon vorhin erwähnte PETRUS BORELLUS (1656); er berichtet uns: „Squamae piscium apparent, si aspiciantur, lineis orbicularibus multis distinctae, et in parte, qua cuti adhaerent, radiis ac punctis multis transcurrentibus divisae.“ Die Abbildungen sind aber noch recht unvollkommen, ebenso wie diejenigen von HOOKE (1667), der über die Anordnung sagt, sie sei „dachziegelartig“, ein sehr passender Ausdruck, welcher heute noch gebraucht wird. Ueber das Wachstum macht LEEUWENHOEK (1685) Bemerkungen. Seine erste Ansicht, daß um die alte Schuppe ein Zuwachskreis sich bilde, korrigiert er später selbst und läßt eine neue, größere Schuppe unter der alten entstehen, die dann mit dieser verwächst. Die konzentrischen Linien waren nach ihm also Zuwachsstreifen.

Auf dem Standpunkte dieser Autoren blieb man lange Zeit stehen, und ihre Ansichten übernahmen ohne kritische Prüfung die meisten ihrer Nachfolger. SCHAEFFER (1761) und LEDERMÜLLER (1764) liefern fast nur Kopien von LEEUWENHOEK, ohne selbständig weiterzuforschen. Angaben über Schuppen macht auch RÉAUMUR (1716). Unter anderem betrachtet er die Silbersubstanz an der Unterseite der Schuppen (heute hat man sie als Guaninkristalle erkannt) als zur Schuppe selbst gehörig, ein Irrtum, der erst viel später aufgeklärt wurde. ROBERG (1717) und BROUSSONET (1787) beschäftigten sich zum ersten Male mit den besonderen Schuppenformen, wie man sie beim Aal, Ammocoetes, Cepola u. a. gefunden hatte. Da beide aber nicht vergleichend-anatomisch vorgehen, so erheben sich ihre Abhandlungen nur auf das Niveau von Detailarbeiten. Hervorgehoben zu werden verdient die Arbeit von PETIT (1733), welche aber noch 1873 BAUDELLOT als unwichtig (sans im-

portance) bezeichnete. PETIT fand nämlich, daß die Schuppen beim Karpfen segmental angeordnet seien. Diese Angabe ist völlig richtig, um so mehr ist es zu verwundern, daß sie bis heute fast völlig außer acht gelassen wurde.

FONTANA (1781) entdeckte die sogenannten Schuppenkörperchen zuerst, aber auch diese Entdeckung blieb unberücksichtigt, bis 1831 MANDL diese Gebilde von neuem fand und ausführlich beschrieb.

F. P. V. WALTHER (1807), LAVAGNA (1812), C. MAYER (1819) und MECKEL (1828) lehrten noch die Zusammengehörigkeit von Schuppen und Haaren. Richtig erkannte aber schon v. WALTHER, daß Schuppen und Zähne eine genetische Einheit bilden. Nur FOX hob, leider vergeblich, zum erstenmal die Aehnlichkeit zwischen Knochen und Schuppen hervor. EHRENBURG (1833) beschäftigte sich ebenfalls mit Schuppenstudium, verfiel aber auch in den Irrtum wie RÉAUMUR, indem er die Silbersubstanz als einen Teil der Schuppen ansah und dementsprechend beschrieb.

HEUSINGER (1823) versuchte die Schuppen systematisch zu verwerten und klassifizierte danach die Fische, wie folgt:

- 1) Fische ohne Schuppen.
- 2) Fische mit kleinen Schuppen.
- 3) Fische mit typischen Schuppen.
- 4) Fische mit am Rand gezähnelten Schuppen.
- 5) Fische mit Knochenschuppen.
- 6) Fische mit Knochenplatten.

In ihm haben wir einen Vorläufer von AGASSIZ, welcher den Gedanken weiter ausbaute und einheitlicher durchführte als HEUSINGER. Einen Rückschritt gegen die eben erwähnte Arbeit von HEUSINGER bedeuten diejenigen KUNTZMANN'S (1824 und 1829). Er klassifizierte nur die Schuppenarten, ohne sie in Beziehung zu den Fischen selbst zu setzen. Seine 7 Schuppenklassen sind:

- |                          |                          |
|--------------------------|--------------------------|
| 1) häutige Schuppen,     | 5) gefelderte Schuppen,  |
| 2) halbhäutige Schuppen, | 6) gestachelte Schuppen, |
| 3) einfache Schuppen,    | 7) gedornete Schuppen.   |
| 4) gezeichnete Schuppen, |                          |

Ueberblicken wir die ganze Periode nochmals, so finden wir, daß man über die Befunde der allerersten Autoren nicht viel hinausgekommen war. Alle Arbeiten dieser Periode haben für uns daher nur historisches Interesse. Die Anregung von FOX, die Schuppen vergleichend histologisch zu betrachten, blieb so gut wie unbeachtet. Der Gedanke HEUSINGERS, die Schuppen systematisch

zu verwerten, wurde erst 10 Jahre später von AGASSIZ wieder aufgenommen und ausgebaut. Vor allem aber vermissen wir Arbeiten, die Plakoid- und Ganoidschuppen speziell behandeln. Dem Studium dieser Formen widmete man sich erst in der nun zu behandelnden zweiten Periode.

### Zweite Periode.

Diese Periode datiere ich von 1834—1874 oder vom Erscheinen der klassischen Arbeit von AGASSIZ „Recherches sur les poissons fossiles“ bis zu den Studien von O. HERTWIG über die Plakoidschuppen.

Durch AGASSIZ wurden ganz neue Bahnen eingeschlagen, und zahlreiche Forscher begannen sich mit dieser Materie eingehend zu befassen. Der Gedanke von AGASSIZ, die Schuppen systematisch zu verwerten, ist, wie wir ja gesehen, nicht völlig neu. Allein durch die Art der Durchführung wurde er maßgebend für die ganze zweite Periode. Die lebhaften Kontroversen über dieses Thema förderten ein reiches Tatsachenmaterial zu Tage.

AGASSIZ unterschied bekanntlich 4 Schuppenarten, und zwar: 1) Placoid-, 2) Ganoid-, 3) Cykloid-, 4) Ktenoid-schuppen. Danach teilte er die Klasse der Fische in 4 entsprechende Ordnungen. Auch fand er schon, daß die Belegknochen des Schädels und die Schuppen mit einer harten, glänzenden Schicht („Schmelz“) überzogen seien. Besonders empfahl er das Studium der Struktur recenter Schuppen. Irrtümlich hielt AGASSIZ die Schuppen für ein horniges und kalkiges Sekret der Epidermis und sagt darüber: „Elles (die Schuppen) sont formées de lamelles ou de feuillets cornés ou calcaires, superposés les uns les autres et qui sont sécrétés à la surface du chorion.“

Wenige Jahre später publizierte MANDL (1839 und 1840) seine umfangreichen Arbeiten, und ihm verdanken wir die ersten genauen histologischen Beschreibungen von Teleosteerschuppen. Betreffs einiger Punkte kam er mit AGASSIZ (1840) in heftigen Streit. Die von MANDL eingeführten Bezeichnungen für die einzelnen Teile der Schuppen sind heute noch in Gebrauch, weshalb ich sie gleich hier anführen will. MANDL bezeichnete die Radialfurchen als Längskanäle (canaux longitudinaux), die Mitte der Schuppe als Zentralfeld (foyer), die konzentrischen Linien als Zelllinien (lignes cellulaires). Die nach ihm benannten, aber schon früher von FONTANA (1781) gefundenen Schuppenkörperchen (MANDLschen Körperchen) hielt er irrtümlicherweise

für die Bildungszellen der Schuppen. Die ganze Schuppe sah MANDL als etwas Knorpel- und Knochenartiges an, dessen Hauptbildungszone die Mitte (das Zentralfeld oder foyer also) sei. Die Zähnen der Ktenoidschuppen wurden von ihm als selbständige, primäre Gebilde aufgefaßt. MANDL unterschied auch zwei Schuppen-schichten, eine obere homogene und eine untere mehr fibrilläre.

Seinen Ansichten widersprach AGASSIZ (1840) in einer neuen Abhandlung. Ganz richtig hatte er erkannt, daß wir es bloß mit Längsfurchen, nicht mit Längskanälen (wie MANDL meinte) zu tun haben. Das „foyer“ war nach seiner Ansicht gerade der älteste Teil der Schuppe. Zwei Schichten konnte er auch nicht feststellen, sondern nur eine. Die Schuppenkörperchen waren nach AGASSIZ' Meinung als rudimentäre Lamellen anzusehen. Die vielen strittigen Punkte beider Autoren sind dann erst nach und nach aufgeklärt worden.

Die Arbeit von PETERS (1841), dem nächsten Bearbeiter der Schuppenfrage, ist von einiger Wichtigkeit. Schließt er sich auch im großen und ganzen an AGASSIZ an, so ist er doch der erste, welcher die Schuppen richtig als Coriumgebilde auffaßte. Er sagt darüber: „Sie liegen nicht in der Epidermis, können also auch keine hornige Sekretion derselben sein.“

Obige Tatsache ist bis heute als richtig anerkannt worden, und nur ein einziger Autor (KLAATSCH 1894 und 1895) hat später nochmals versucht, die Schuppen aus der Epidermis abzuleiten.

Ganz im Sinne von AGASSIZ, die Schuppen als systematische Merkmale zu verwerten, sind die Arbeiten von VOGT (1842 und 1845), sowie die von DARESTE (1850) geschrieben. Ersterer vertrat auch noch die Ansicht, daß die Schuppen in besonderen Taschen (poches épithéliales) entstünden.

Nachverzeichnete Autoren beschäftigten sich vorzugsweise mit dem Studium der Schuppenstruktur. Vor allem studierte man eifrig die Hautossifikationen der Ganoiden und Placoiden. So entstanden die großen und trefflichen Arbeiten von WILLIAMSON (1849 und 1851), SIEBOLD und STANNIUS (1849), LEYDIG (1854), HUXLEY (1859), HANNOVER (1868), BRACKEL (1858) und REISSNER (1859). Besonders durch WILLIAMSON wurde die morphologische und histologische Kenntnis der Schuppen sehr gefördert. Auch befaßte er sich, nach dem Beispiel, das AGASSIZ gegeben, mit dem Studium fossiler Fischschuppen. Den recenten Ganoidenschuppen schrieb er eine eigentümliche Schicht zu, die von ihm „Ganoïn“ genannt wurde. Der Mangel der prismatischen Struktur war ihm

das Charakteristische daran. Diese Ganoinsschicht stellte LEYDIG (1854) in Abrede. Die Beobachtungsfehler, welche LEYDIG dabei begangen, wies REISSNER (1859) nach. Ersterer hatte nämlich in Salzsäure entkalktes Material verwandt, wodurch die Ganoinsschicht zerstört worden war.

WILLIAMSON, JOH. MÜLLER (1844) und STEENSTRUP (1861) waren auch schon von der genetischen Einheit der Schuppen und Zähne der Selachier überzeugt, allein den exakten Beweis hierfür auf Grund embryologischer Befunde zu erbringen, blieb später O. HERTWIG vorbehalten. WILLIAMSON führte auch den Ausdruck Hautzahn (dermal teeth) in die Literatur ein und bezeichnete damit speziell die Schuppen der Selachier.

JOH. MÜLLER (1844) war ferner der erste, der gegen AGASSIZ Front machte. In seiner berühmten Abhandlung „Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden“ betonte er ausdrücklich, daß man nicht die Schuppen allein zur Bestimmung und Abgrenzung einer Gruppe verwenden dürfte.

Recht interessant ist auch die von STEENSTRUP (1861) gemachte Entdeckung, daß die Placoidschuppen ständig gewechselt werden, während dies bei Ganoid-, Cykloid- und Ktenoidschuppen nicht mehr der Fall ist. WILLIAMSON (1851) widmete sich dann auch dem Studium der Teleosteerschuppe und zog an der Hand seiner Befunde Vergleiche zwischen der Knochen- und Schuppenstruktur. Aehnliche Intentionen verfolgten später LEYDIG (1851, 1852, 1857), STEEG (1857), KÖLLIKER (1858), GEGENBAUR (1867), WENZEL (1868), SALBEY (1868) und KOLLMANN (1873).

Beschreibungen von abweichenden Schuppenformen geben DARESTE (1850), der sich mit den Schuppen der Plectognathen beschäftigte, und HOLLARD (1853 und 1857), welcher die Hautverknöcherungen der Balistiden und Ostracioniden zum Gegenstand seiner Darstellungen machte. Da allgemein vergleichende Gesichtspunkte nur wenig erörtert werden, so haben diese Arbeiten geringes allgemeines Interesse.

Ueber die Entstehung der Schuppen besitzen wir aus dieser Periode nur sehr unvollkommene Angaben, vor allem wurde die Embryologie völlig vernachlässigt. Bemerkungen über die Art der Entstehung von Schuppen haben wir zwar von VOGT (1842), LEYDIG (1851 und 1852), HANNOVER (1868) und BAUDELLOT (1873). Welche Vorgänge bei der Schuppenbildung stattfinden, wurde aber nicht aufgeklärt, denn die damals üblichen Methoden genügten zur Lösung dieser Frage noch nicht. Erst O. HERTWIGS Arbeiten

sind auch hierin bahnbrechend gewesen. BAUDELLOT (1873) schrieb die Entstehung der Schuppen Anhäufungen von Kalkkörperchen allein zu, ähnlich wie es vor ihm LEYDIG getan hatte. VAILLANT (1872) verfiel wiederum in den Irrtum früherer Autoren, indem er die Zähnen der Ktenoidschuppen für epidermoidale Gebilde erklärte.

Ganz verfehlt muß ich die Ansicht von BLANCHARD (1866) nennen, welcher den Schuppen eine respiratorische (!) Funktion zuschrieb.

Von dem Gedanken von AGASSIZ ausgehend, die Schuppen auf ihren systematischen Wert hin zu prüfen, war man nach und nach zu einer morphologisch-histologischen Betrachtung der Schuppen gekommen. Nach Einsicht der komplizierten Struktur suchte man der Ontogenie näher zu kommen. Allein darin waren die Autoren wenig glücklich. Weit fruchtbarer erwies sich der Gedanke, Vergleiche zwischen Zähnen und Schuppen einerseits und Schuppen und Knochen andererseits zu ziehen. Besonders LEYDIG (1851, 1852, 1857), später GEGENBAUR (1867), WENZEL (1868), KÖLLIKER (1858) und VROLIK (1873) dehnten ihre Untersuchungen nach dieser Seite hin aus. Die Arbeiten eben genannter Forscher führen uns schon in die dritte Periode. Die ontogenetischen und phylogenetischen Verhältnisse der Schuppen aufzuklären, blieb der nun zu behandelnden dritten Periode vorbehalten.

### Dritte Periode.

Von GEGENBAUR war der Gedanke ausgegangen, die verschiedenen Schuppenformen vergleichend-anatomisch zu betrachten und vor allem die ontogenetischen Befunde mitheranzuziehen. Durch diese Methode gedachte GEGENBAUR die theoretisch so wichtige Frage: wie verhalten sich die Selachier- und Ganoidschuppen zu denen der Teleosteer? endlich zu lösen. Seinen Nachfolgern ist die Lösung zum guten Teil gelungen, indem sie seine Intentionen verfolgten. Auf GEGENBAURS Veranlassung begann OSKAR HERTWIG (1874) sich mit der Frage zu beschäftigen. Die Resultate seiner Studien liegen in vier Abhandlungen vor. Von dem Erscheinen der ersten dieser Arbeiten im Jahre 1874 datiere ich die dritte Periode in der Schuppenforschung.

O. HERTWIG wies exakt das nach, was vor ihm schon WILLIAMSON, JOH. MÜLLER und STEENSTRUP vermutet hatten, nämlich daß die Zähne und Schuppen der Selachier eine genetische Ein-

heit bilden. Auf Grund seiner Untersuchungen des Schuppenkleides der Selachier kam O. HERTWIG zu folgenden Resultaten:

Die Placoidschuppe besteht aus 3 nach Bau und Entwicklung differenten Schichten: a) aus dem „Schmelz“, der epidermoidaler Herkunft ist, b) aus dem Dentin, welches von mesodermalen Cutiszellen abstammt, und c) aus der Basalplatte, die sich von verknocherten, tieferen Cutisschichten herleitet.

In drei weiteren Abhandlungen, betitelt: „Ueber das Hautskelett der Fische“ (1876, 1879, 1882), beschäftigt sich O. HERTWIG mit vergleichenden Studien über die Hautossifikationen. Er fand unter anderem, daß die Schuppen der Ganoiden aus der Verschmelzung von Plakoidschuppen abzuleiten seien. Ferner beschreibt O. HERTWIG eingehend die sehr abweichenden Schuppenkleider der Siluroiden, Plectognathen, Pediculaten, Centriscidae und Triglidae. Diese Formen sind, erklärte er, durch einseitige Reduktion oder Weiterbildung resp. durch Verschmelzung aller Art der ursprünglichen Schuppen entstanden. Er verbindet so in mehreren Punkten die Selachierschuppe mit der Teleosteerschuppe. Die typische Teleosteerschuppe, wie wir sie bei den Physostomen finden, ließ er außerhalb seiner Betrachtungen.

Weniger nach allgemeinen Gesichtspunkten abgefaßt sind die Arbeiten von CARLET (1879), JOURDAIN (1881), von BENNECKE (1882) und SCHAEFF (1886), welche mehr Einzelheiten hervorheben. WIEDERSHEIM (1880) und GÜNTHER (1871 und 1880) zogen auch zum ersten Male die Schuppen der Dipnoer in den Kreis der allgemeinen Betrachtung, welche vorher von AGASSIZ und KÖLLIKER nur der Form nach beschrieben worden waren.

JOH. WALTHER (1882) griff das Thema von VROLIK (1873) „Ueber den genetischen Zusammenhang von Deckknochen und Hautzähnen“ wieder auf und zeigte, daß auch beim Hecht die Belegknochen von Hautzähnen abzuleiten sind, welche die größte Aehnlichkeit mit denen der Plakoiden haben. Ferner konnte er für Lachs und Forelle nachweisen, daß ein Teil der Belegknochen des Kopfes ebenfalls von solchen Hautzähnen abstammt, oder in anderen Worten, er erbrachte den Beweis, daß die Belegknochen des Fischschädels phylogenetisch aus Hautossifikationen hervorgegangen sind.

Die große umfassende Arbeit von KLAATSCH (1890) sowie die kleinere von HOFER (1889) sind ganz im Sinne GEGENBAURS abgefaßt. In manchen Punkten weichen beide Autoren voneinander

wesentlich ab. Auf die Abhandlung von KLAATSCH muß ich mit einigen Worten eingehen. Er beschäftigte sich mit allen 4 Schuppenarten, besonders auch mit deren Entwicklung. Diejenigen Zellen, welche die Schuppen selbst bilden, nannte er Skleroblasten, eine Bezeichnung, die sich völlig in die Literatur eingebürgert hat. Ich werde sie in Zukunft gleichfalls beibehalten. Nach Feststellung der ontogenetischen Tatsachen wurden von ihm unter Berücksichtigung der fertig ausgebildeten Formen die Cykloid- resp. Ktenoidschuppen aus denen der Selachier und Ganoiden abgeleitet. Er kam zu dem Resultat: „Die Cykloidschuppe ist phyyletischen Ursprunges“ (l. c. p. 225). KLAATSCH ging von den Selachierschuppen aus und setzte „die Ganoidschuppe der Placoidschuppe homolog, und zwar der Basalplatte in ihren tieferen Teilen; die Ganoinsschicht entspricht nach ihm dem oberflächlichen Teil der Basalplatte“ (l. c. p. 155). Weiter setzte er die Teleosteerschuppe den Ganoidschuppen „homodynam“. Sie entspricht dem oberflächlichen Teil der Basalplatte einerseits und „den am meisten nach außen gelegenen Teilen“ der Ganoidschuppe andererseits (l. c. p. 196). Ferner folgerte er: „jede Teleosteerschuppe entspricht einer Plakoidschuppe“ (p. 174), „ihr Zentrum entspricht dem Punkte, wo einmal ein Stachel sich erhob“ p. 176). Ferner untersuchte KLAATSCH die Dipnoerschuppen, sowie die von Ichthyophis und verknüpfte beide hypothetisch mit der Ganoidschuppe. Auf die eben erwähnte Arbeit von KLAATSCH werde ich im speziellen Teile noch öfters zurückzukommen haben.

HOFER (1889) zieht besonders Cykloid- und Ktenoidschuppen in den Kreis seiner Betrachtungen. Von ihm stammt der Ausdruck „Hyalodentin“ (l. c. p. 107) für die obere homogene Schicht der Teleosteerschuppe, ich übernehme ihn von demselben. Leider gibt HOFER zu seinen Ausführungen keine Abbildungen.

Von besonderer Wichtigkeit ist der Befund NICKERSONS (1893), daß auch die Ganoidenschuppe in ihrer Entwicklung ähnliche Stadien durchläuft, wie die phylogenetisch ältere Placoidschuppe. Er faßt die Ganoidenschuppe auf als sehr stark entwickelte Basalplatte der Placoidschuppe, die mit rudimentären Zähnen besetzt ist (l. c. p. 133).

In erneuten Untersuchungen versuchte KLAATSCH (1894 und 1895) die Skleroblasten, und damit die Hautossifikationen überhaupt, aus dem Ektoderm abzuleiten. Für die Placoidschuppen kommt er zu dem merkwürdigen Resultate: „Die Skleroblasten leiten sich vom Ektoderm ab. Sie gehen aus der tiefen Ektoderm-

schicht hervor, aus demselben Material, welches das Schmelzepithel liefert“<sup>1)</sup> (p. 179), an anderer Stelle behauptet er, „daß die Skleroblasten, welche den Dentinkegel und die Basalplatte liefern, ausgewanderte Ektodermzellen sind“<sup>1)</sup> (p. 164). Für die Teleosteeschuppen folgert er das nämliche: „eine erneute Durchsicht zeigt mir sehr deutlich die ektodermale Herkunft der Skleroblasten auch hier“<sup>1)</sup> (p. 212).

Eine zweite Arbeit von KLAATSCH (1895) behandelt nochmals die Herkunft der Skleroblasten. Danach sollen diese sogar im Anschluß an Hautsinnesorgane entstanden sein, die er demgemäß als „Neuroskleralanlagen“<sup>2)</sup> (p. 133) bezeichnet.

Seinen Irrtum bezüglich der Placoidschuppen wiesen ihm RÖSE (1897)<sup>3)</sup>, RABL (1894)<sup>4)</sup>, R. G. HARRISON (1895)<sup>5)</sup> und KEIBEL (1894) nach. Auch ich kann KLAATSCH in Bezug auf die ektodermale Herkunft der Skleroblasten bei den Teleosteen nicht beistimmen, in dem nächsten Kapitel werde ich meine Ansicht genauer begründen.

Die Schuppen fossiler Ganoiden machte SCUPIN (1896) zum Gegenstand seiner Untersuchungen.

Ueber Teleosteeschuppen besitzen wir dann noch einige Arbeiten neueren Datums von USSOW (1897), THOMSON (1902), TIMS (1902 und 1905) und BROWN (1903). Meist sind es jedoch Arbeiten über spezielle Gebiete, worin allgemeine Gesichtspunkte wenig erörtert werden. USSOW untersuchte die Entstehung der Schuppen bei der Gattung Cobitis. Merkwürdigerweise geht er mit keinem Wort auf die Skleroblastentheorie von KLAATSCH ein, sie scheint ihm völlig unbekannt zu sein.

In seinen Befunden weicht er von KLAATSCH und HOFER ziemlich ab. TIMS (1902 und 1905) beschäftigte sich mit dem Schuppenkleid der Gadiden. Seine Darstellungen sind manchmal etwas unklar, so spricht er von Plakoidschuppchen auf den Ktenoid-

1) H. KLAATSCH, Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Morphol. Jahrb., Bd. XXI, 1894.

2) H. KLAATSCH, Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Anat. Anz., Bd. X, Ergänzungsheft, 1895.

3) C. RÖSE, Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XIV, 1897.

4) C. RABL, Ueber die Herkunft des Skelettes. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Straßburg 1894.

5) R. G. HARRISON, Ectodermal or mesodermal origin of the scales Teleosts. Anat. Anz., Bd. X, 1895.

schuppen, er meint damit die kleinen Zähnchen am Hinterrande derselben: „each is a minute microscopic placoid scale“ (l. c. p. 48). THOMSON versuchte zum ersten Male die Schuppen zur Altersbestimmung der einzelnen Individuen heranzuziehen. Als Mangel bei den zwei letztgenannten Autoren empfindet man vor allem das Fehlen von guten Abbildungen.

Ueberblicken wir nochmals die Ergebnisse der Schuppenforschung in den 3 Perioden, so läßt sich kurz folgendes sagen. Von der rein äußerlichen Betrachtung der Gestalt und Form der Schuppen ging man, durch AGASSIZ angeregt, zur Prüfung der Schuppen auf ihren systematischen Wert hin über. Hand in Hand damit versuchte man sich über die feinere histologische Struktur Klarheit zu verschaffen und zog Vergleiche zwischen Knochen- und Schuppenstrukturen. Nach Vervollkommnung der mikroskopischen Technik lernte man die erste Entwicklung kennen und trat auch mit Erfolg der Frage nach der Phylogenie der Schuppen näher.

## II. Kapitel.

### Form und Struktur der Teleosteerschuppe.

Schon vielfach haben Form und Struktur der Teleosteerschuppe die Aufmerksamkeit der Autoren auf sich gelenkt. Trotzdem sind noch einige Punkte aufzuklären, bzw. richtigzustellen, so daß eine erneute Untersuchung unter Zuhilfenahme der eingangs angeführten Methoden mir nicht überflüssig erschien.

MANDL (1839 und 1840) war der erste, welcher sich eingehend mit der Struktur beschäftigte. Bezüglich einiger Punkte war er mit AGASSIZ (1840) in Streit gekommen, worauf im vorhergehenden Kapitel hingewiesen wurde. Noch wertvoller sind die Beobachtungen, die wir von WILLIAMSON (1849 und 1851), dem nächstfolgenden Bearbeiter dieser Materie, besitzen. Ferner befaßten sich JOH. MÜLLER (1844), KÖLLIKER (1858) und LEYDIG (1851, 1854, 1857) mit dem Studium der Teleosteerschuppen. Fast übereinstimmend fanden diese Autoren, daß die Schuppe aus zwei Schichten besteht, einer oberen mehr homogenen und einer unteren, welche fibrillär strukturiert ist. WILLIAMSON führt noch eine dritte, mittlere an, allein dies ist ein Irrtum. Die obere Schicht setzte WILLIAMSON der Ganoinsschicht der Ganoidenschuppe gleich.

In neuerer Zeit haben sich BAUDELLOT (1873), HOFER (1889), KLAATSCH (1890) und USSOW (1897) mit der Struktur beschäftigt, während v. BENNECKE (1882) nur die äußere Form ins Auge faßte. Die Resultate will ich nicht einzeln anführen, im Text werde ich darauf zurückzukommen haben.

Zu meinen Untersuchungen verwandte ich vor allem Schuppen von *Leuciscus rutilus* und *erythrophthalmus*, *Cyprinus carpio*, *Cyprinus rex cyprinorum*, *Salmo fario* und *Carassius carassius* als Vertreter der cykloidbeschuppten, von *Perca fluviatilis*, *Acerina cernua*, *Sargus annularis*, *Gobius Jodzo*, *Sciaena umbra* und *Mugil cephalus* als Vertreter der typisch ktenoidbeschuppten Formen.

### 1. Die Form der Telosteerschuppe.

(Hierzu Fig. 1—3.)

Bei der Mehrzahl der Teleosteer treten uns zwei Grundtypen der Schuppe entgegen, es sind dies Cykloid- und Ktenoidschuppen<sup>1)</sup>. Die ganz abweichenden Formen, wie sie unter anderem SCHAEFF (1886) von den Lophobranchiern beschrieben hat, sind bei folgenden Darstellungen außer acht gelassen.

Typische Cykloidschuppen finden wir bei *Carassius carassius* (Fig. 1), während *Perca fluviatilis* und *Acerina cernua* echte Ktenoidschuppen aufweisen (Fig. 2). Beide Bilder wurden nach Glycerinpräparaten gezeichnet. Vorhergegangen war eine kurze Maceration in kochendem Wasser, um die anhaftenden Hautteile zu entfernen. Fig. 1 zeigt uns eine in der Querachse etwas komprimierte Form, so daß die Längsachse (Kopf — Schwanzrichtung) größer ist. Streng die Kreisform halten z. B. sehr junge Schuppen von *Salmo fario* (Fig. 3) ein.

Durch die sofort auffallenden Radialfurchen *RF* werden die Schuppen in mehrere Felder zerlegt. BAUDELLOT füllt viele Spalten seiner Abhandlung mit ganz zwecklosen Messungen der einzelnen Felder, die er sogar mit besonderen Namen belegt hat. Die Radial-

1) In J. LEUNIS' Synopsis der Tierkunde, 3. Aufl., 1883, wird der Name „Sparoidschuppe“ für eine besondere Art Ktenoidschuppen gebraucht. A. a. O. p. 636 werden darunter Schuppen verstanden, die nur einzelne Zähnen und Stacheln auf der Oberfläche tragen. Man findet diese Art der Schuppen besonders bei der Gattung *Sparus*, woher auch der Name genommen wurde. Besagte „Sparoidschuppen“ sollen die Uebergangsform zwischen Cykloid- und Ktenoidschuppen darstellen, eine Annahme, die durch keinerlei Beweise gestützt wird.

furchen ziehen nach dem Zentrum und vereinigen sich hier in mehr oder minder unregelmäßigen Liniensystemen. Zahl und Anordnung dieser Radialfurchen ist unbestimmt und sogar beträchtlichen Schwankungen für die Schuppen einzelner Individuen unterworfen. Allgemein läßt sich nur sagen, daß nach dem Vorderende *V* (Kopfende) zu bei den Cykloidschuppen meist mehr Radialfurchen vorhanden sind als nach dem Hinterende zu. Ferner zeigt uns das Vorderende eine wechselnd tiefe Ausbuchtung, in die hinein allemal eine Radialfurchung mündet. Um die Form ganz allgemein zu charakterisieren, konnte ich nur feststellen, daß bei den Cykloidschuppen die Längsachse etwas größer ist als die Querachse.

Etwas anders stellt sich der Grundtypus der Ktenoidschuppe dar (Fig. 2). Das Zentrum ist stark nach dem Hinterende *H* zu verschoben, das Vorderende *V* zeigt tiefere Ausrundungen wie die Cykloidschuppe.

Radialfurchen nach dem Hinterende und den Seiten zu fehlen zumeist. Dafür gehen nach dem Vorderende gewöhnlich mehr als bei den Cykloidschuppen. Ferner sieht man am Hinterende die den Ktenoidschuppen eigentümliche Zähnelung. Die Anzahl der Zähnen ist völlig unbestimmt und jedes Zählen nutzlos. Entgegengesetzt den Cykloidschuppen ist hier die Querachse die größere. Die zahnartigen Gebilde haben der Schuppe den Namen gegeben und sind lange Zeit ein strittiger Punkt gewesen. Ich werde darauf im 3. Abschnitt des Kapitels näher zu sprechen kommen. Die in Fig. 1 und 2 punktierte Linie *L—L'* zeigt an, wie weit ungefähr die Schuppen von der Epidermis mitüberdeckt werden. Hinzufügen möchte ich noch, daß Fig. 1 und 2 Schuppen darstellen, die in der Nähe der Seitenlinie in der Rumpfregeion gelegen waren. Hier sind alle Schuppen am regelmäßigsten und größten ausgebildet. In der Kopf-, Kehl-, Bauch- und Schwanzregion findet man vielfach etwas kleinere und unregelmäßiger ausgebildete Formen.

## 2. Die Struktur der Teleosteerschuppe.

(Hierzu Fig. 4—20.)

Die Schuppe in ihrer Gesamtheit stellt ein kalkiges, elastisch-biegsames Gebilde dar. Unverkalkt sind die Radialfurchen, was aus folgenden Versuchen hervorgeht. Eine anhaltende Maceration in kochendem Wasser oder eine kürzere in 2-proz. Kalilauge halten die verkalkten Teile sehr gut aus, ohne wesentlich angegriffen zu werden. Nur in den Radialfurchen findet ein Zerfall

der ganzen Schuppe statt. Diese Furchen sind Lücken in der oberen Schicht. Die untere Schicht ist ausgebildet, aber an dieser Stelle so gut wie nicht verkalkt. KLAATSCH stellte ebenfalls fest, daß die obere Schicht an diesen Stellen unterbrochen sei. Wenn er aber weiter davon sagt (l. c. p. 192): „sie stellen sich dar als eine die allmähliche Reduktion der äußeren Schuppenschicht anbahnende Erscheinung“, so kann ich mich dieser Ansicht durchaus nicht anschließen. Meines Dafürhaltens soll dadurch der Schuppe mehr Biegsamkeit verliehen werden, vielleicht findet auch der Transport von gelösten Kalksalzen an diesen Stellen statt. Letzteres möchte ich nicht mit Sicherheit behaupten, da ich Gefäße nicht konstatieren konnte.

Da wir es hier mit stark verkalkten Objekten zu tun haben, so lag mir daran, den Einfluß von Mineralsäuren kennen zu lernen. Ich faud folgendes: Salpetersäure 5-proz. und Salzsäure 10-proz. lösten die ganze Schuppe nach längerer Zeit (mindestens 48 Stunden) zu einer homogenen, gelatineartigen Platte auf, welche dann keinerlei Struktur mehr zeigte. Konzentrierte Salzsäure löste nach meinen Versuchen innerhalb von 24 Stunden die ganze Schuppe völlig auf, so daß nicht einmal oben erwähnte gelatineartige Platte übrig blieb. Selbst große Schuppen von *Cyprinus rex cyprinorum* brachte ich innerhalb dieser Zeit zur völligen Auflösung. Sonst verwandte ich zu diesen Versuchen Schuppen von *Carassius carassius* und *Perca fluviatilis*.

Aschenanalysen sind von Teleosteerschuppen verschiedenfach ausgeführt worden. Sie ergaben zumeist 30—40 Proz. anorganischer Substanz, worin kohlen-saurer und phosphorsaurer Kalk ungefähr zu gleichen Teilen die Hauptrolle spielen. [Vergl. die Arbeiten von WICKE (1855), WEISKE (1883), MÖRNER (1897).]

Erwähnen möchte ich noch, daß man an der Unterseite der Schuppen fast immer die sogenannte „Silbersubstanz“<sup>1)</sup> findet, welche den Metallglanz der Schuppe bedingt. Diese „Silbersubstanz“ besteht aus Guaninkristallen, welche parallel zueinander in ein sehr zartes Häutchen eingelagert sind. Besonders bei schwacher Vergrößerung irisieren diese Kriställchen sehr stark und zeigen

---

1) Vergl. die speziellen Arbeiten hierüber von C. Vort, Ueber die in den Schuppen und der Schwimmblase von Fischen vorkommenden irisierenden Kristalle. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XV, 1865. E. PRINCE, On the formation of argenteous matter in the integument of Teleosteans. Brit. Assoc. Adv. Sc. Meet. Rep., Vol. LXII, 1893.

ein prächtiges Farbenspiel. Bekannt ist ja, daß diese Substanz von *Alburnus lucidus* mit Ammoniak herausgelöst wird und als sogenannte „Perlenssenz“ im Handel ist. Mit der Struktur der Schuppe selbst haben diese Guaninkristalle gar nichts zu tun.

Um über die innere Struktur Klarheit zu erhalten, wurden Längs- und Querschnitte, sowie Flächenschliffe durch nicht entkalkte Schuppen hergestellt. Ich fand, wie die früheren Autoren, zwei Schichten, eine äußere homogene und eine innere fibrilläre.

a) Die äußere Schicht.

(Hierzu Fig. 4—12.)

Bei der Betrachtung der ganzen Schuppe von oben gewahrt man ein wechselvolles Oberflächenrelief, welches eine Eigentümlichkeit dieser Schicht ist. Besagtes Relief wird von kleinen Erhöhungen oder Leisten gebildet [BAUDELOT nannte sie „crêtes“ (Kämme)], welche konzentrisch angeordnet sind oder dem Schuppenrand mehr oder minder parallel laufen. Jede Radialfurche unterbricht sie, da, wie schon bemerkt, die obere Schicht an dieser Stelle überhaupt fehlt. Von diesen Leisten hat BAUDELOT ganz nutzlose Zählungen angestellt. Ihre Zahl ist außerordentlich variabel. In dem Zentrum der Schuppe vereinigen sich diese Leisten ziemlich unregelmäßig. Auf Querschnitten müssen sie natürlich als kleine Zacken erscheinen, was auch in Fig. 5—8 zum Ausdruck kommt. Bei starker Vergrößerung sieht man außerdem, daß der Rand dieser Leisten sehr fein gezähnt ist und zwar sind die Spitzen der Zacken nach der Schuppenmitte zugekehrt (Fig. 4).

Die obere Schicht, welche ich mit HOFER (1889) *Hyalodontinschicht* in Zukunft nennen werde, zeigt ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als die untere. Die ganze Masse ist hart und glasurähnlich. Sie entspricht physiologisch dem Schmelz der Ganoid- und Placoidschuppen, ist diesem also analog.

Glüht man nach Verbrennung der auflagernden Substanz die unentkalkte Schuppe, so erhält man die obere Schicht als eine glasartige Masse, welche sich von der unteren Schicht in Stücken löst (Fig. 10). Das Oberflächenrelief bleibt jedoch erhalten, ein Beweis, daß es anorganischer Natur ist. Bei starker Vergrößerung sieht man nach dem Glühen in der oberen Schicht lange, fast parallele, radialverlaufende Sprünge (Fig. 11). Es folgt also aus diesen Versuchen, daß die *Hyalodontinschicht* zum größten Teil anorganischer Natur ist und in ihrer Struktur im

wesentlichen durch Glühen nicht verändert wird. Fig. 10 stellt ein Stück der oberen Schicht nach dem Glühen dar. Die schwarzen Flecken sind verkohlte Zellreihen (Skleroblasten), zum Teil sind Stücke von der unteren Schicht abgesprungen, ein Beweis, daß beide Schichten auseinanderzuhalten sind. Eine Anzahl der radial verlaufenden Sprünge stellt uns Fig. 11 dar. Die dunklen Flecken rühren wiederum von verkohlten Zellen her; die feine Punktierung und Faserung wird durch die untere, durchscheinende Schicht verursacht.

Dünne Quer- oder Längsschnitte zeigen folgende Struktur (Fig. 5—9). Wir sehen eine stark glänzende Schicht, die gegen ihre Nachbarschicht nicht durch eine gerade Linie abgegrenzt ist, sondern mannigfaltige Ausrandungen zeigt (Fig. 5 u. 6. Die Zacken auf der freien Seite rühren, wie ich schon dargetan, von Querschnitten der konzentrischen Leisten her. Fürs erste möchte man an das Vorhandensein einer dritten mittleren Schicht glauben. Es ist dies aber nicht der Fall. Die oberen Partien der Hyalodontinschicht sind mehr lamellos, die unteren mehr prismatisch struktruiert (Fig. 6 u. 8). Ob wir es hier mit Umkristallisationsvorgängen zu tun haben, mag dahingestellt bleiben, für möglich halte ich es. Das Verhalten der beiden Partien gegen Salzsäure ist das nämliche.

Ferner möchte ich noch auf eine Eigentümlichkeit der oberen Schicht hinweisen. Es ist die verschiedene Färbbarkeit. Mit Eosin tingiert sie sich nicht, wohl aber mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN und DELAFIELD. Dabei hatte ich das Material zu beiden Färbeversuchen direkt dem lebenden Tier entnommen.

Schneidet man nun Ktenoidschuppen in der Längsrichtung, so bekommt man Bilder, wie Fig. 9 und 9a darstellen. Wir sehen vor allem, daß die Hyalodontinschicht (*o.Sch*) allein die Randzähnnchen der Ktenoidschuppen liefert. Die untere Schicht (*u.Sch*) dient nur als Unterlage. Ebenso wird die quadratische oder rhombische Felderung des Hinterteiles der Ktenoidschuppe von der oberen Schicht allein gebildet, die andere Schicht gibt auch hierbei nur die Unterlage ab.

Fig. 12 erläutert dies noch genauer. Wir sehen ein Schuppenzähnnchen von *Perca fluviatilis* vor uns. Die Basis ist merkwürdig „wurzelartig“ ausgebildet, das ganze Gebilde sitzt auf der unteren Schicht (*u.Sch*) auf, welche keine Umformungen eingegangen ist. Isoliert habe ich dieses Zähnnchen aus einer geglühten Schuppe und bei starker Vergrößerung gezeichnet.

Dentinröhren oder Knochenkörperchen habe ich in der Hyalodentinschicht niemals finden können, nach meiner Meinung fehlen diese Gebilde den Teleosteerschuppen vollständig.

b) Die innere Schuppenschicht.

(Hierzu Fig. 5, 6, 7, 13—20.)

Wir gehen nun zur Beschreibung der unteren oder inneren Schicht über. Trotzdem daß beide Schuppenlagen sehr fest miteinander verbunden sind und mechanisch außerordentlich schwer zu trennen sind, zeigen sie doch einen grundverschiedenen Aufbau. Man sollte demnach gerade das Gegenteil erwarten. Bestand der äußere Teil der Schuppe aus einer einzigen homogenen Schicht, so haben wir es bei dem nach innen gelegenen Teil mit einer ganzen Anzahl von gleichartigen Lamellen zu tun. Was deren Zahl betrifft, so kann ich nur sagen, daß sie bei älteren Schuppen größer ist als bei jungen. Dies ist nicht zu verwundern. Es werden ja fortgesetzt von unten her neue Lamellen angelagert.

Schleift man das Hyalodentin ab, so bekommt man ein Bild, wie es Fig. 13a, b und 14 zeigen. Quer- und Längsschnitte durch diese Schicht sind in Fig. 5—7, 9 und 9a wiedergegeben.

Die untere Schicht besteht demnach aus übereinander gelagerten Lamellen, welche durch eine Kittsubstanz fest verbunden sind. Diese Substanz wird durch manche Stoffe, Eosin z. B., intensiver gefärbt als die verkalkten Lamellen. Besonders gut kann man diese Verhältnisse an Schuppen von *Cyprinus rex cyprinorum* studieren. Fig. 7 stellt einen Querschnitt durch eine solche dar. Die Hyalodentinschicht (*o.Sch*) hat sich nicht gefärbt, die differente Färbung in der unteren Schicht (*u.Sch*) ist an solchen Präparaten vorzüglich zu sehen. — Auf die Tatsache, daß die einzelnen Lamellen miteinander verkittet sind, machte schon SALBEY (1868) aufmerksam. Es ist seine Beobachtung von den anderen Autoren aber gar nicht genügend beachtet worden; ich kann sie hierdurch in vollem Umfange bestätigen.

Betrachten wir nun den Bau der einzelnen Lamellen etwas genauer! Jede besteht aus einer großen Anzahl im Schuppenzentrum parallel zueinander verlaufender Fibrillen (Fig. 13a, b und 14 a, b). Nach dem Rande zu biegen die Fibrillen meist um und folgen dann den Randkonturen der Schuppe. Die Richtung der Fibrillen ist in verschiedenen Lamellen verschieden. So z. B. verlaufen sie in zwei übereinander gelagerten Lamellen in spitz- oder rechtwinklig zueinander gekreuzten Richtungen (Fig. 13a, 14b).

In Fig. 13a habe ich den Fibrillenverlauf in drei benachbarten Lamellen dargestellt.

Die Richtung der Fibrillen in der unteren Schuppenschicht ist dieselbe wie in der Cutis. Fig. 13c zeigt uns die Cutis einer jungen Forelle von ca. 5 cm, wo wir den Fibrillenverlauf sehr gut sehen können. Die Uebereinstimmung wird bei einem Vergleich der Abbildungen sofort klar. Senkrecht zur Körperoberfläche verlaufende Fibrillen konnte ich in den Schuppen nicht konstatieren, was um so merkwürdiger ist, da wir solche auf Querschnitten des Integumentes ziemlich häufig antreffen.

Eine Eigentümlichkeit der unteren Schicht sind die nach ihrem zweiten Entdecker MANDL (1839 und 1840, benannten Körperchen (Fig. 17—20). Die MANDLSchen Körperchen stellen rhombische oder sphäroidische Kristalliten dar, welche unzweifelhaft bei der Verkalkung eine Rolle spielen. Der schon vielfach citierte BAUDELLOT schrieb die Bildung der ganzen Schuppe diesen Körperchen allein zu und hat auch diese winzigen Gebilde bis auf Bruchteile von Millimetern gemessen. Daß sie Knorpelzellen(!) sind, wie MANDL behauptet hat, halte ich für ausgeschlossen. — Die Dicke dieser seltsamen Gebilde, die bisweilen faserige Struktur zeigen, ist sehr gering. Auf Querschnitten konnte ich sie nicht wahrnehmen. Schwache Salzsäure zerstört sie ebenfalls, woraus hervorgeht, daß wir es der Hauptsache nach mit anorganischen Gebilden zu tun haben. Durch Kalilauge oder Glühen der Schuppe werden sie nicht angegriffen, was meine Behauptung unterstützt. In Fig. 17 ist ein Stück aus der Mitte der Schuppe von *Leuciscus rutilus* mit quadratischen Schuppenkörperchen (*Mk*) abgebildet, die außerdem dargestellte feine Faserung rührt von den Fibrillenbündeln der Lamellen her, mehr elliptisch geformte zeigen Fig. 18 und 20. Nach dem Rande zu werden die MANDLSchen Körperchen immer kleiner, treten dafür aber um so massenhafter auf und sind dann meist von länglich-ovaler Gestalt. Merkwürdig ist ferner, daß sich bisweilen zwei dieser Gebilde senkrecht zueinander durchkreuzen. Wir haben dann Formen vor uns, wie Fig. 18 und 19 sie zeigen. Gegen Farbstoffe verhalten sie sich indifferent, von der Fläche betrachtet, brechen sie das Licht stärker als die umgebende Lamelle.

Ganz anders als die Hyalodentinschicht verhält sich auch die untere beim Glühen. Während die erstere sehr durchsichtig bleibt, wird diese fast undurchsichtig, was wohl von der verkohlten Kittsubstanz, über welche ich vorher gesprochen habe,

herrühren mag. Die einzelnen Lamellen zeigen nach dem Glühen sehr viele kurze, wellige Sprünge, die alle in der Richtung der Fibrillen verlaufen. In Fig. 15 ist dies dargestellt. Rechts im Bilde sind die entstandenen Sprünge zweier Lamellen eingezeichnet, links dagegen die Sprünge jeder Lamelle für sich. Fig. 16 zeigt uns die Sprünge nochmals bei starker Vergrößerung. Beide Figuren entstammen dem Zentrum einer Schuppe von *Leuciscus rutilus*.

Hohlräume kommen in der unteren Schicht ebenfalls vor, wie aus Fig. 6 (*hr*) ersichtlich. Irgend welche Bedeutung ist ihnen nicht zuzuschreiben. Zellen, Blut- oder andere Gefäße konnte ich auch in dieser Schicht nicht konstatieren.

Wegen ihrer lamellos-faserigen Struktur werde ich die innere Schicht der Teleosteerschuppe in Zukunft *Faserschicht* nennen, im Gegensatz zur Hyalodontinschicht. Den Ausdruck „Basalplatte“ für die untere Schicht, wie ihn HOFER (1889, l. c. p. 107) vorgeschlagen hat, möchte ich nicht annehmen, da er im allgemeinen für die Placoidschuppe gebraucht wird und so Verwirrung in der Nomenklatur entsteht.

Fasse ich zum Schluß die gewonnenen Resultate über die Struktur der Teleosteerschuppe zusammen, so ergibt sich:

Die Schuppe ist ein elastisch-biegsames Gebilde der Lederhaut. Sie besteht aus einer homogenen, leicht zerstörbaren Grundsubstanz, in die Kalksalze in sehr fein verteilter Form eingelagert sind. Wir unterscheiden zwei Schichten:

a) eine obere, die sogenannte *Hyalodontinschicht*. Diese besteht aus einer glasurartigen, homogenen Masse. Zellelemente oder Dentinröhrchen fehlen derselben. Beim Glühen bleibt ihre Struktur erhalten, sie löst sich aber von der unteren Schicht ab; die entstehenden Sprünge sind sehr lang, verlaufen fast parallel zueinander und gehen durch die ganze Schicht hindurch. Eosin färbt diese Schicht nicht, wohl aber Hämatoxylin. Ihr Oberflächenrelief ist mannigfaltig ausgebildet.

b) eine untere, die sogenannte *Faserschicht*. Diese besteht aus einer wechselnden Anzahl Lamellen, welche ihrerseits aus parallel zueinander verlaufenden Fibrillenbündeln zusammengesetzt sind. Die einzelnen Lamellen sind durch eine gut färbbare Kittsubstanz verbunden. In die Lamellen sind die der Faserschicht allein zukommenden MANDLSchen Körperchen eingelagert. Blutgefäße oder zellige Elemente fehlen gleichfalls. Beim Glühen verliert sie ihre Durchsichtigkeit. Die entstehenden Sprünge sind sehr zahlreich, kurz und gehen nur durch eine Lamelle hindurch.

Die Richtung der Sprünge entspricht dem Fibrillenverlauf in jeder Lamelle. Eosin färbt diese Schicht gut, Hämatoxylin nicht.

### 3. Ueber die Ktenoidschuppe.

(Hierzu Textfig. 1—8.)

Im vorhergehenden sagte ich schon, daß die Hyalodentinschicht allein die Zähnnchen und Felder am Hinterrand der Ctenoidschuppe bilde. Es soll dies an der Hand von Textfiguren noch näher ausgeführt werden.

MANDL betrachtete bekanntlich diese Zähnnchen als selbständige, primäre Gebilde und setzte sie den Stacheln der Placoidschuppen homolog. Dieser Auffassung widersprach BAUDELLOT. Er betrachtete die Zähnnchen als sekundäre Gebilde und stellte sie auf eine Stufe mit den Radialfurchen. Dies ist insofern nicht ganz richtig, als ja die obere Schicht, welche die Zähnnchen bildet, in den Radialfurchen gerade fehlt, wie ich früher gezeigt habe. HOFER und KLAATSCH vertreten auch die Ansicht, daß die Ktenoidschuppenstacheln sekundärer Natur seien, nur VAILLANT (1875) hält an der Auffassung von MANDL fest.

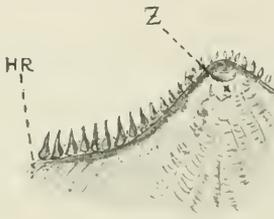
Die Ktenoidschuppen beanspruchen aber unser besonderes Interesse, denn wir haben sie als die erste Weiterbildung der Cykloidschuppen zu betrachten, wofür auch die Tatsache spricht, daß die Faserschicht sich zunächst noch nicht an den Differenziationen der Hyalodentinschicht beteiligt. Die Umbildung der oberen Schicht geht meines Erachtens von der Mitte aus nach dem Rand hin vor sich.

In Textfig. 1 ist der Hinterrand einer typischen Ktenoidschuppe abgebildet. Da, wo das sehr weit nach hinten verlagerte Zentralfeld (*Z*) liegt, sind die Zähnnchen noch sehr klein. Je weiter man sich davon entfernt, desto größer werden sie. Es ist wohl außer Zweifel, daß die kleinen, nahe am Zentralfeld gelegenen Zähnnchen die jüngsten sind, oder mit anderen Worten, daß die Umbildung von hier aus vor sich geht.

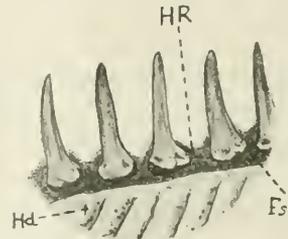
Der Hinterrand derselben Schuppe ist in Textfig. 2 nochmals wiedergegeben, aber bei stärkerer Vergrößerung. Die Zähnnchen, nur aus der Hyalodentinschicht (*Hd*) bestehend, sitzen isoliert der Faserschicht auf. Am basalen Ende sind sie etwas verdickt, ähnlich wie wir es bei *Perca fluviatilis* (Fig. 12) gefunden hatten.

Den Zerfall der oberen Schicht in rechteckige Felder von der Mitte aus sehen wir in der nächsten Textfigur. Die untere Schuppen-

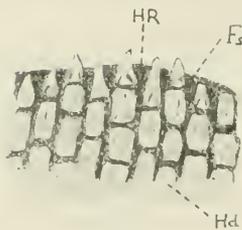
schicht (*Fs*) ist dunkler gehalten und bildet, wie sofort ersichtlich, die gemeinsame Unterlage. Am Hinterrand (*HR*) haben sich die rechteckigen Felder zu kleinen Zähnchen umgeformt. Diese gleichen außerordentlich in ihrer Ausbildung den Zähnchen der Plakoidschuppen; doch ist diese Aehnlichkeit eine rein äußerliche und darf uns nicht verleiten, beide Gebilde einander homolog zu setzen. Textfig. 4 stellt das Hinterende derselben Schuppe wie Textfig. 3 dar, bei stärkerer Vergrößerung. Die fertigen Zähnchen haben scharfe Spitzen, welche einer breiten Basalplatte aufsitzen.



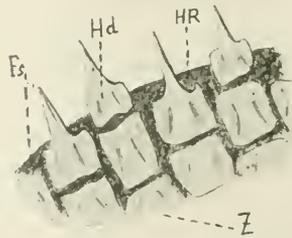
Textfig. 1.



Textfig. 2.



Textfig. 3.



Textfig. 4.

Textfig. 1. Hinterrand einer Schuppe von *Gobius Jodzo* L. Vergr. 130 : 1. *HR* Hinterrand, dem Schwanz zugekehrt, *Z* Zentralfeld.

Textfig. 2. Hinterrand einer Schuppe von *Gobius Jodzo* L. Vergr. 460 : 1. *Hd* Hyalodontinschicht (hell), *Fs* Faserschicht (dunkel).

Textfig. 3. Hinterende einer Schuppe von *Sargus annularis*. Vergr. 130 : 1. Zerfall der Hyalodontinschicht in Geradzellen.

Textfig. 4. Hinterende einer Schuppe von *Sargus annularis*. Vergr. 460 : 1. Der Zerfall schreitet von der Mitte *Z* aus fort. Zerfall der Hyalodontinschicht in Geradzellen.

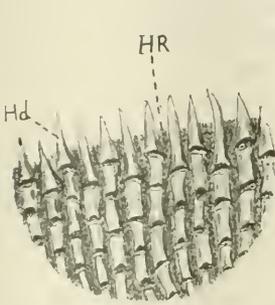
Die beiden nächsten Textfiguren 5 und 6 geben uns ein Bild vom Hinterrand der Ktenoidschuppen von *Sciaena umbra* L. (*Corvina nigra* SALV.).

Im Prinzip stellen sie dasselbe dar wie die anderen Textfiguren. Nur ist hier die Form der Zähnchen eine schlankere. Außerdem liegen hinter dem Zähnchen selbst eine große Anzahl rechteckiger Felder aus Hyalodontin, während bei *Sargus annularis*

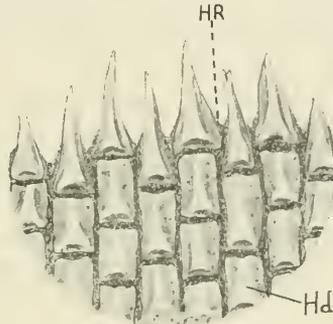
meist nur 2 oder 3 zu liegen kommen. Es herrscht überhaupt bei der Ausbildung dieser Zähnen ein außerordentlicher Formenreichtum, so daß man über die Mannigfaltigkeit dieser prinzipiell gleichen Gebilde staunen muß. E. HAECKEL hat in seinen „Kunstformen der Natur“ ebenfalls darauf hingewiesen.

Ein gutes Objekt, um die Umbildung der kontinuierlichen Hyalodentinschicht zum Schuppenzähnen in verschiedenen Stadien zu verfolgen, sind die Schuppen von *Mugil cephalus*.

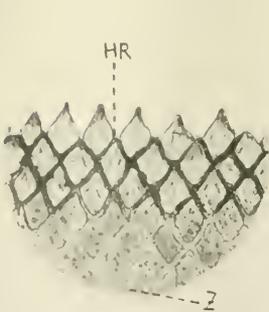
Textfig. 7 stellt den Hinterrand einer noch ziemlich jungen Schuppe aus der Schwanzregion dar. Nach der Mitte (Z) zu ist die



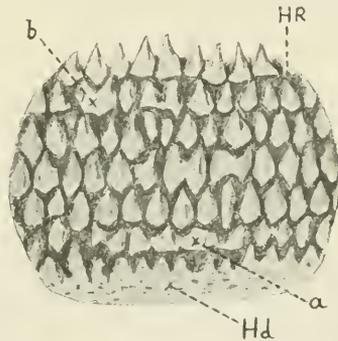
Textfig. 5.



Textfig. 6.



Textfig. 7.



Textfig. 8.

Textfig. 5. Hinterrand einer Ktenoidschuppe von *Sciaena umbra*. Vergr. 130 : 1. Zerfall in Geradzeilen.

Textfig. 6. Dieselbe Schuppe wie in Textfig. 5 bei Vergr. 300 : 1. Ein Zähnen mit gespaltener Spitze.

Textfig. 7. Hinterende einer Schuppe von *Mugil cephalus* aus der Nähe der Seitenlinie in der Schwanzregion. Vergr. 130 : 1. Zerfall der Hyalodentinschicht in Schrägzeilen.

Textfig. 8. Hinterende einer Ktenoidschuppe von *Mugil cephalus*. Vergr. 105 : 1. Nähe der Seitenlinie in der Kopfregion. Von der kontinuierlichen Hyalodentinschicht lösen sich Stücke (*a*) ab, die sich zu den Zähnen umbilden. Bei *b* sind noch 2 Zähnen in Verbindung. Zerfall in Schrägzeilen.

Umbildung der Hyalodentinschicht in rhombische Felder erst vorbereitet, dieselben sind noch in Kontakt miteinander. Am Rande sind die Zähnen schon entwickelt. Noch besser können wir diese Verhältnisse studieren, wenn wir demselben Tier eine etwas ältere Schuppe auch aus der Nähe der Seitenlinie, aber in der Kopffregion entnehmen (Textfig. 8).

Hier ist der Zerfall schon weiter vorgeschritten. Wir sehen folgende Uebergänge. Von der oberen Schicht *Hd* lösen sich zunächst längere gezackte Stücke ab (*a*); diese zerfallen allmählich in kleinere, rhombisch geformte, welche dann nach und nach zu Zähnen werden. Oft sieht man auch 2 Zähne, deren Verbindung noch nicht gelöst ist (*b*). Merkwürdigerweise sind bei *Mugil cephalus* die Zähne in Schrägzeilen angeordnet, während ich bei anderen Formen (siehe oben) Geradzeilen gefunden habe. Es ist dies auch mit ein Beispiel für die Mannigfaltigkeit des Oberflächenreliefs der Ktenoidschuppen. Bei Quer- oder Längsschnitten aller dieser Schuppen bekommen wir ein Bild, wie es Fig. 9 darstellt. Nirgends ließ sich feststellen, daß sich die Faserschicht mitumbildet habe.

Aus der Anordnung der Zähne und der dahinter liegenden Felder geht endlich noch hervor, daß beim Ausfall eines Zahns durch einen äußeren Eingriff sich das nächstliegende Feld zum Ersatzzahn ausbildet.

### III. Kapitel.

#### Die Entwicklung der Teleosteerschuppe.

(Hierzu Fig. 21—34.)

Ueber die Entwicklung der Teleosteerschuppe im spezielleren besitzen wir relativ wenig Beobachtungen. Zuerst wies Vogt (1842) darauf hin, daß die Salmoniden erst spät ihr Schuppenkleid bekommen.

Ferner hat sich LEYDIG (1851) und BAUDELLOT (1873) mit diesem Problem beschäftigt. Beide kommen, unabhängig voneinander, zu fast denselben Resultaten. Nach ihnen soll die Schuppe ihre Entstehung der Verschmelzung von Kalkkörperchen (es sind die im vorhergehenden Kapitel beschriebenen sog. MANDLschen Körperchen) verdanken. Von einer Zellbeteiligung beim Schuppenbildungsprozeß wissen also beide noch nichts.

Von späteren Autoren haben sich HOFER (1889) und vor allem KLAATSCH (1890), zuletzt USSOW (1897) mit der Entwicklung der Schuppen befaßt. Besonders die beiden ersteren bringen eine Reihe von sehr wichtigen und interessanten Tatsachen, die viel zur Klärung dieser Frage beigetragen haben. Von besonderer Wichtigkeit war ihr Befund, daß auch die Teleosteer-schuppe von einem Keim modifizierter Zellen gebildet wird, welcher die größte Aehnlichkeit mit den Schuppenanlagen der Placoiden und Ganoiden hat. In manchen Punkten widersprechen sich jedoch ihre Angaben, eine genaue Nachprüfung war daher unerläßlich. Im folgenden will ich meine Resultate niederlegen und angeben, inwieweit sie mit denen der früheren Autoren übereinstimmen oder von den ihrigen abweichen.

Als Material diente mir ebenso wie HOFER und KLAATSCH vor allem *Salmo fario* in der Größe von 4—9 cm. Fixiert wurde in Formol 10-proz., Alk. abs. oder Pikrinessigsäure. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach DELAFIELD oder Formaldehydalaunkarmin im Stück. Zum Vergleich zog ich *Leuciscus rutilus* (1½—5 cm), *Cyprinus carpio* (5—12 cm), *Tinca vulgaris* (7 cm) und *Perca fluviatilis* (12 cm) heran.

Bevor ich auf die Schuppenbildung selbst eingehe, möchte ich einige Worte über die Haut der Teleosteer im allgemeinen sagen, soweit es für vorliegenden Zweck von Wichtigkeit ist. Zur Zeit, da die Schuppenbildung beginnt, ist die ganze Haut noch ziemlich dünn (Fig. 21, 22, 24). Sie besteht aus der Epidermis (*ep*) und der darunter liegenden Cutis (*cu*). Die erstere ist ungefähr 3—5 Zelllagen dick. Die oberste Schicht der Epidermiszellen ist polygonal abgeplattet, wie es Fig. 23 uns zeigt. Die Zellen zeigen eine eigentümliche Zwischensubstanz, die MAURER<sup>1)</sup> eingehend beschrieben und genau abgebildet hat.

Die Form der Kerne aller Epidermiszellen ist meist eine rundlich-ovale. Die unterste Epidermisschicht fand ich immer als Basalschicht (*bs*) ausgebildet. Sie zeigt sehr regelmäßige kubische Zellen. Die Kerne dieser Zellen waren zumeist etwas größer als die der übrigen Epidermiszellen. (Vergl. Fig. 21, 22, 24, 29.)

Bei *Leuciscus*, *Perca* und *Cyprinus* habe ich eine recht starke Basalmembran (*bm*), direkt unter der basalen Epidermisschicht

1) Vergl. MAURER, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1895.

gelegen und von dieser ausgeschieden, konstatieren können (Fig. 21, 22). Bei *Salmo fario* ist sie ziemlich zart und nicht immer leicht zu sehen. HOFER und KLAATSCH bestätigen für *Salmo fario* meine Befunde. USSOW stellt das Vorhandensein einer solchen Membran in Abrede.

Ferner trifft man in der Epidermis wie auch in der Cutis Pigmentzellen (*pz*) und Leukocyten (*lz*) an. Für die Schuppenbildung kommen beide nicht in Frage, ebenso wie die der Epidermis allein zukommenden Schleimzellen (*sz*). Enorm große Schleimzellen sind in der Haut von *Tinca vulgaris* zu finden. Eine Cuticula, wie sie WOLFF<sup>1)</sup> auf der Epidermis von *Anguilla fluviatilis* beobachtet, konnte ich an den von mir untersuchten Species nicht konstatieren.

Was nun die Cutis (Fig. 24) anbelangt, so ist sie bei sehr jungen Tieren noch recht dünn. Sie besteht aus straffem Bindegewebe, mit langen, sehr schmalen Kernen. Mit Hämatoxylin färben sich diese Zellelemente ganz intensiv und erscheinen dann fast schwarz. Die Faserung der Cutis ist eine doppelte, wie an Präparaten, die mit Glycerin aufgehellt wurden, zu sehen ist. Einmal überkreuzen sich die Fasern (Fig. 13c), dann verlaufen sie aber auch senkrecht zur Körperoberfläche. Letztere sind die selteneren.

Nach innen wird die Cutis durch eine epithelähnliche Schicht abgegrenzt. Es ist dies die von KLAATSCH und USSOW ebenfalls gefundene Grenzschrift der Cutis (*igs*), auch nach ihrem Entdecker HATSCHEK Grenzepithel genannt, welchen Ausdruck ich nicht beibehalten möchte, da er leicht irreführend sein könnte. Ich werde diese Cutisschicht in Zukunft als innere Grenzlage oder besser als innere Grenzschrift der Cutis (*igs*) bezeichnen.

Die Kerne besagter Schicht sind etwas größer als die gewöhnlichen Cutiskerne, auch ist ihr Plasma reichlicher. Direkt unter der Basalmembran (*bm*) habe ich noch eine, ganz ähnlich der eben genannten inneren Grenzschrift, entsprechende äußere Grenzschrift (*ags*) aufgefunden. Diese zeigt uns ebenfalls differente Kerne und schließt, korrespondierend der Schwester-schicht, die Cutis gegen die Epidermis hin ab. Ich nenne sie äußere Grenzschrift (*ags*) der Cutis. Mit ihr werden wir uns noch zu beschäftigen haben.

---

1) G. WOLFF, Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. Jen. Zeitschr., Bd. XXIII, 1889.

Blutgefäße (*gef*) konnte ich vielfach, auch bei *Salmo fario*, in der *Cutis* konstatieren. Wenn KLAATSCH (l. c. p. 159) sagt: „Von Blutgefäßen ist in der *Cutis* keine Spur vorhanden“, so kann ich mich an der Hand meiner Befunde nicht damit einverstanden erklären. Es erscheint mir auch aus dem Grunde um so unwahrscheinlicher, weil ein Gewebe, in starkem Wachstum und in Umbildung begriffen, wie hier die *Cutis*, reichliche Zufuhr von Nahrungsstoffen nötig hat.

Zuerst sieht man die Schuppen bei *Leuciscus rutilus* und *Salmo fario* in der Nähe der Seitenlinie oberhalb der Brustflosse auftreten. Von da aus schreitet die Entwicklung rasch kaudalwärts fort, um sich dann über den ganzen Körper zu verbreiten. Diese Beobachtung machten schon VOGT (1892), ferner HOFER und KLAATSCH für die Forelle, für *Leuciscus* kann ich dasselbe bestätigen; USSOW fand das Gleiche bei *Cobitis taenia*, er sagt darüber: „Die Stelle, wo die Schuppen sich am frühesten zeigen, ist die vordere und mittlere Gegend der Seitenlinie“ (l. c. p. 342). Wegen dieser ungleich raschen Entwicklung der Schuppen am Fischkörper kann man alle möglichen Stadien an ein und demselben Individuum finden.

Ich komme nun auf die Entwicklung der Forellenschuppe speziell zu sprechen. Zur Erläuterung dienen Fig. 24—34.

Das Durchschnittsbild des Integumentes einer etwa 3 cm langen Forelle ist in Fig. 24 wiedergegeben. Von einer Schuppenanlage ist noch nichts zu bemerken. Die basalen Epidermiszellen (*bs*) sind alle von gleicher Größe. Die beiden Grenzschichten der *Cutis* (*ags* und *igs*) sind wohlausgebildet, die basale Membran ist ebenfalls zu sehen. Bei *lc* bemerken wir Leukocyten und bei *gef* ein kapillares Blutgefäß. Die Muskulatur (*m*) befindet sich noch in einem jugendlichen Stadium. In den nun folgenden Figuren ist die Epidermis nicht ganz ausgezeichnet, sondern nur die basale Schicht, da diese allein für uns von Wichtigkeit ist.

Die erste Anlage eines Schuppenkeimes (*sk*) ist in Fig. 25 dargestellt. Direkt unter der äußeren Grenzschicht der *Cutis* tritt ein Zellhaufe zusammen. Die Kerne desselben sind recht groß und reichlich mit Plasma umgeben. Es ist das erste Stadium der Schuppenentwicklung, welches wir vor uns haben.

Das zweite Stadium sehen wir in Fig. 26. Der Zellhaufen hat sich bedeutend vergrößert und in die Länge gestreckt. Die Längsachse fällt mit der Kopf-Schwanzrichtung zusammen. In

der Mitte des Schuppenkeimes kann man schon deutlich 2 Zellschichten mit besonders großen Kernen unterscheiden.

KLAATSCH (1890) hat für diese Zellen den Ausdruck Skleroblasten gebraucht, den wir als sehr zutreffend beibehalten wollen. Ferner sehen wir, daß sich das ganze Gebilde gegen die basale Epidermisschicht hindrängt, welche hierdurch hügelartig aufgewölbt wird. Nach dem Rande des Schuppenkeimes zu werden die Zellen immer kleiner, bis sie schließlich genau wieder den gewöhnlichen Cutiszellen gleichen, aus denen sie hervorgegangen sind.

Es kann wohl kein Zweifel sein, daß die Anlage der Schuppe aus modifizierten Cutiszellen entstanden ist, oder in anderen Worten, daß sie mesodermalen und nicht ektodermalen Ursprunges ist, wie KLAATSCH (1894 und 1895) in seiner Skleroblastentheorie behauptet hat. Im ersten Kapitel bin ich schon näher auf diese merkwürdige Theorie zu sprechen gekommen.

Dafür, daß der eben beschriebene Bildungsherd der Schuppe rein mesodermal ist, spricht außerdem noch das Vorhandensein:

1) der Basalmembran (*bm*), die Cutis und Epidermis gegeneinander abschließt, so daß Zellen ohne weiteres nicht überwandern können, wie KLAATSCH behauptet;

2) der äußeren Grenzschiicht (*ags*) der Cutis, welche aus flachen Mesodermzellen besteht und, wie uns Fig. 25—27 klar zeigen, zunächst an der Anlage der Schuppe ganz unbeteiligt ist. Bei einem Zellübertritt müßte sie doch irgend welche Veränderungen erfahren, was aber nicht der Fall ist.

KLAATSCH läßt trotzdem die schuppenbildenden Zellen (die Skleroblasten) aus dem Ektoderm ins Mesoderm übertreten. Er behauptet, die basalen Epidermiszellen teilen sich, bevor es zu einer Anlage des Schuppenkeimes kommt. Er sagt darüber (l. c. 1894, p. 212): „Eine scharfe basale Abgrenzung der Epidermis besteht hier nicht, einzelne Elemente der eigentümlich modifizierten basalen Epidermisschicht sind ins Bindegewebe der Lederhaut vorgeschoben. Alsdann kommt es zur Ausbildung jenes schmalen Spaltes, welcher die basale Schicht von der übrigen Epidermis trennt. So werden die Schuppenanlagen aus derselben gleichsam herausgeschält und erscheinen daher als Papillen, welche von unten her gegen die (übrige) Epidermis vorspringen.“

Ich habe ebenfalls Hautstellen untersucht, wo es noch nicht zur Anlage eines eigentlichen Schuppenkleides gekommen war.

Weder konnte ich ein Ueberwandern der basalen Epidermiszellen noch das Auftreten eines „Spaltes“ zwischen ihr und der übrigen Epidermis konstatieren.

Ferner möchte ich noch zur Erwägung geben, daß wir in der basalen Epidermisschicht das ursprüngliche einschichtige Epithel von Fischembryonen zu erblicken haben. Dieses teilt sich wohl nach außen hin, aber nicht nach innen, gleichsam ins Mesoderm hinein, wie KLAATSCH annehmen muß.

In einer zweiten Abhandlung über dieses Thema behauptet KLAATSCH (1895) sogar, die Skleroblasten seien im Ektoderm im Anschluß an Sinneszellen entstanden! Er spricht von einer „Neuro-Skleral-Anlage“ (l. c. 1895, p. 133), ein Ausdruck, den ich durchaus verwerfe. Im ersten Kapitel wies ich schon darauf hin, daß verschiedene Autoren, R. G. HARRISON, RÖSE, RABL, KEIBEL, dieser Theorie KLAATSCHS bezüglich der Selachier energisch widersprachen. Auf Grund meiner Untersuchungen an *Salmo fario* kann ich mich durchaus nicht dazu bekennen und behaupte gerade das Gegenteil, nämlich daß die Schuppen der Teleosteer nicht vom Ektoderm, sondern von modifizierten Mesodermzellen herzuleiten sind.

Kehren wir zur Entwicklung der Schuppe zurück. Ein drittes Stadium führt uns Fig. 27 vor Augen. Der Schuppenkeim hat noch an Größe zugenommen, die beiden Skleroblastenschichten haben sich noch schärfer herausgebildet. An der Peripherie der Anlage gehen beide Schichten ineinander über, so daß es oft unmöglich ist, zu entscheiden, ob eine Zelle der oberen oder unteren Schicht angehört. Das Hinterende des Schuppenkeimes (dem Schwanz zugewendet) schiebt sich im weiteren Verlauf gegen die Epidermis vor, gleichsam als wäre es der „Kopf“ der Schuppe. Während dieser Vorgänge hat das ganze Gebilde, welches erst streng parallel zur Körperoberfläche lag, eine Schrägstellung eingenommen. Die darüber liegende Epidermis erfährt an dieser Stelle eine Verminderung der Dicke. Ferner sieht man, daß die äußere Grenzschicht (*ags*) bis jetzt noch ganz unbeteiligt ist. Dann kann man aber auch alle möglichen Uebergänge von gewöhnlichen Zellkernen der Cutis bis zu den großen, ovalen Kernen des Schuppenkeimes konstatieren. Beides spricht für meine Behauptung.

Der oben genannte Schuppenkopf (*skf* Fig. 28) schiebt sich immer stärker gegen die Epidermis vor, und es resultiert eine immer stärker werdende Schrägstellung zur Körperoberfläche. In

diesem (vierten) Stadium der Entwicklung hat sich nun auch die obere Grenzschicht (*ags*) der Cutis etwas verändert. An der Stelle nämlich, aber nur an dieser, wo sich der Schuppenkopf (*skf*) gewissermaßen in die Epidermis einbohrt, sind ihre Kerne mehr und mehr rundlich geworden und in Form und Größe von den übrigen Zellen der Schuppenanlage schwer zu unterscheiden. In diesem Zustand bleibt die obere Grenzschicht auch fernerhin. Fig. 25—29 veranschaulichen das eben Ausgeführte. — Man sieht in diesen Figuren noch, daß, entsprechend dem „Schuppenkopf“ (*skf*), auch das andere Ende (*ve*) reichlicher mit Zellen umgeben ist. Hier geht auch im weiteren Verlauf des Schuppenbildungsprozesses die Umbildung von Cutiszellen zu Skleroblasten vor sich.

Während die eben beschriebenen Umwandlungen in der Cutis stattfinden, geht eine merkwürdige Veränderung in den direkt über dem Schuppenkeim gelegenen basalen Epidermiszellen vor sich (Fig. 4—10). — Solange noch kein Schuppenkeim vorhanden ist, zeigen alle das gleiche Aussehen und gleiche Größenverhältnisse (Fig. 4). Treten dann einige Cutiszellen zu einer Schuppenanlage zusammen und vergrößern sich, so nehmen auch die direkt darüber gelegenen basalen Epidermiszellen an Größe zu (Fig. 5).

In dem Maße, wie nun der Schuppenkeim wächst, werden die ursprünglich kubischen Zellen cylindrisch. Die Kerne vergrößern sich und rücken, nachdem sie eine längliche Form angenommen haben, an das der Basalmembran abgewandte Ende zu. Fig. 28 zeigt uns diese Umbildung auf ihrem Höhepunkte, von da an beginnt die Rückbildung, bis wieder das Normalstadium der kubischen Epidermiszellen erreicht ist (Fig. 24, 29 und 30). Zur Abscheidung irgend welcher Hartsubstanz seitens dieser Epidermiszellen kommt es jedoch nicht.

Den eben beschriebenen Vorgang hat HOFER gleichfalls konstatieren können, er nennt ihn eine „regressive Metamorphose“. KLAATSCH und auch USSOW stellen ihn seltsamerweise völlig in Abrede. Dieser Prozeß hat für uns das größte phylogenetische Interesse, da er die Wiederholung eines Vorfahrenstadiums darstellt. Bei den Placoidschuppen und Ganoiden kommt es zur Abscheidung von Hartsubstanz seitens dieser Epidermiszellen, bei den Teleostern unterbleibt dies.

Merkwürdig ist, daß die Epidermiszellen auf Veränderungen in der Cutis, von der sie ja durch die Basalmembran (*bm*) und die äußere Grenzschicht (*ags*) geschieden sind, reagieren. Physiologisch scheint eine Wechselwirkung zwischen der Epidermis und

dem Mesoderm zu bestehen. Man macht hier bei den Teleosteer-schuppen dieselben Beobachtungen, welche andere Autoren bei der Entwicklung von Placoidschuppen gemacht haben, nämlich daß die Wucherung im Mesoderm und die Veränderung in der Epidermis gleichzeitig erscheinen. Bei den Placoidschuppen ist es nun schwer zu entscheiden, ob die Vorgänge im Mesoderm die Veränderungen in der Epidermis zur Folge haben oder umgekehrt. Sicherlich besteht eine physiologische Beziehung zwischen der Epidermis und der Cutis, eine Wechselwirkung, welche vielleicht eine antagonistische ist im Sinne eines „Kampfes der Teile“, vielleicht eine synergistische in dem Sinne, daß stärkeres Wachstum in der Epidermis und in der Cutis sich gegenseitig begünstigen. Darauf kann ich hier jedoch nicht näher eingehen.

In dem vierten Stadium, wie es ja Fig. 28 veranschaulicht, sehen wir zwischen beiden Skleroblastenschichten eine sehr dünne, homogene Schicht auftreten, es ist dies die junge Schuppe. Fig. 29 zeigt uns das nächste Stadium. Hier ist schon eine feine Platte von Hartschubstanz ausgeschieden worden, die völlig in die mesodermalen Skleroblasten eingehüllt ist.

Wir müssen nun die Vorgänge betrachten, welche zu der bekannten dachziegelartigen Deckung der Schuppen führen. Der erste Schritt hierzu ist das Vordrängen des Schuppenkopfes (*skf* Fig. 27) gegen die Epidermis. Der Schuppenkeim, ursprünglich parallel zur Körperoberfläche gelagert (Fig. 25 und 26), wurde dadurch schräg gestellt. Diese Schrägstellung wird nun nicht nur beibehalten, sondern weiter ausgebildet (Fig. 28 und 29).

Vom fünften Stadium an (Fig. 29) beginnt die Ueberlagerung der jungen Schuppen. Es ist dies leicht erklärlich. Durch die Schrägstellung der ganzen Anlage ist ja erst die Möglichkeit gegeben, nach allen Seiten hin unbehindert wachsen zu können. Die Schuppen schieben sich über- resp. untereinander, und es resultiert so die bekannte dachziegelartige Deckung oder Imbrikation. Die Durchschnittsbilder des Integumentes Fig. 30, 33, 34 geben dies deutlich wieder. Fig. 34 ist ein Vertikalschnitt, während die anderen Frontalschnitte darstellen.

In dem Maße nun, wie sich die wachsende Schuppe teils in die Epidermis, teils in die Cutis hineinbohrt, kommt es zur Ausbildung der merkwürdigen Epidermisfortsätze oder Epidermiszapfen, wie man sie auch nennen könnte (Fig. 30 und 33 *epf*). Diese Fortsätze der Epidermis in die Cutis hinein haben

wohl VOGT (1842) verleidet, die Schuppen als in „Epitheltaschen (poches épithéliennes)“ gelagert zu erklären. Je mehr die Schuppe wächst, um so tiefer dringt sie in die Epidermis ein, und um so länger wird der Epidermisfortsatz. Diesem entspricht eine Epidermislücke, wie wir sie bei Individuen mit ausgebildetem Schuppenkleid vorfinden. Diese Lücke hat weiter keinen Zweck, als bei der Biegung des Körpers die Epidermis, die doch recht zart ist, vor der Zerreiung über dem Schuppenende zu schützen (Fig. 33 *epI*).

Nach KLAATSCH (1894) sollen die oben erwähnten Epidermisfortsätze (*epf*) auch im weiteren Verlauf des Schuppenwachstums Skleroblasten an das Mesoderm abgeben. Er sagt darüber (l. c. p. 213): „Indem sich derselbe (Epidermisfortsatz) unter die Schuppe schiebt, gibt er die Skleroblasten ab, welche die untere Schuppen-schicht aufbauen.“

Dem möchte ich entgegenhalten, daß die Schuppen schon relativ groß und dick sind, ehe es zur Ausbildung der Epidermisfortsätze kommt, auch sind beide Schichten der Schuppen schon entwickelt. Ferner sind die Schuppen schon völlig von Skleroblasten umhüllt, die aber vom Schuppenkeim herstammten. Drittens fand ich auch hier ein Basalmembran, die Epidermis und Cutis voneinander trennte. Viertens ist die Schuppe mitsamt den ihr anlagernden Skleroblasten von Bindegewebe umgeben, durch welches sich die neu hinzukommenden Skleroblasten gleichsam hindurchdrängen müten.

Aus Fig. 30 ersehen wir ferner, daß die ganze Schuppenanlage, die ursprünglich sehr nahe an der Epidermis lag, durch wucherndes, lockeres Bindegewebe (*bi*) von dieser abgedrängt worden ist. Eine solche Bindegewebswucherung findet aber auch an der Unterseite der jungen Schuppe statt, und es kommt so zur Ausbildung der bekannten „Schuppentaschen“, die als sekundäre Modifikationen in der Cutis zu betrachten sind. Der weitere Verlauf des Schuppenwachstums ist ziemlich einfach, die an der Ober- und Unterseite der Schuppe liegenden Skleroblasten (*Schl*) scheiden die Hartschubstanz ab. Bei der Bildung der unteren Schicht werden Bindegewebsfibrillen mitherangezogen, was bei der Hyalodentinschicht nicht der Fall ist. Es spricht hierfür auch die Tatsache, daß Anordnung und Richtung des Verlaufs der Fibrillen der unteren Schicht die gleiche ist wie in der umgebenden Cutis, worauf von mir schon mehrfach hingewiesen wurde.

Betrachtet man die Skleroblastenschichten von der Fläche, so

erhält man ein Bild, wie es uns Fig. 31 darstellt. Die Zellkerne (*zk*) sind groß und ründlich, der Kernkörper färbt sich meist intensiv. Der Plasmaleib (*pl*) ist etwas heller im Gegensatz zu der homogenen Zwischensubstanz (*zs*). KLAATSCH sah im Plasma-leib der oberen Skleroblastenschicht helle Flecken auftreten, die nach Verlagerung des Kernes an das eine Ende der Zelle mit der Zwischensubstanz verschmolzen. Ich konnte nichts Derartiges feststellen. Merkwürdig ist noch die große Aehnlichkeit der Skleroblastenschicht (*scbl* Fig. 31) mit der obersten Epidermisschicht (Fig. 3). Diese Uebereinstimmung im Aussehen ist eine rein äußerliche und von keinerlei Bedeutung. Irgendwelche Beziehungen beider Schichten zueinander daraus abzuleiten, wäre grundfalsch.

Schneidet man die Haut eines Fisches mit großen, fertig ausgebildeten Schuppen (in diesem Falle *Cyprinus carpio* in der Größe von 20 cm) in der Frontalrichtung, so erhält man folgendes Bild (Fig. 32). Wir sehen die obere Skleroblastenschicht (*scbl*) zwischen den im Durchschnitt als kleine Zähnnchen erscheinenden konzentrischen Linien gewissermaßen eingebettet liegen. Die Hyalodentinschicht (*osch*) hat sich intensiver gefärbt als die untere Schuppenschicht (*usch*). Letzterer liegt ebenfalls eine Skleroblastenschicht an, mit sehr schmalen Kernen und spärlichem Plasma. Im Gegensatz dazu haben die Kerne der oberen Skleroblastenschicht ein reichliches Plasma. Auf derartigen Querschnitten sieht man öfters kleine Hohlräume in der Schuppe, die ohne irgend welche Bedeutung sind. Knochenkörperchen konnte ich nirgends finden.

Das gesamte Integument hat während aller eben beschriebenen Vorgänge erheblich an Dicke zugenommen. Beim ausgebildeten Individuum ist es ungefähr noch einmal so dick als bei dem jungen.

Wenn ich nun meine Befunde mit denen der früheren Autoren vergleiche, so ergibt sich, daß sie mit denjenigen von HOFER im wesentlichen übereinstimmen. HOFER fand auch, daß erst nach erfolgter Schrägstellung der Papille die erste Hartschichtplatte abgeschieden wird. KLAATSCH und USSOW sind dagegen der Ansicht, daß die junge Schuppe zunächst in dem horizontal gestellten Keim gebildet wird und dann erst eine schräge Lagerung einnimmt. Diese Angabe ist bei KLAATSCH etwas unklar, da er schon vorher von einer „kaudalwärts verschobenen Papille“ gesprochen hatte (l. c. p. 159). Mir ist es auch aus dem Grunde wahrscheinlicher, daß erst in der schrägen Papille Hartschicht abgeschieden wird, weil ein Gebilde ohne solche sich doch viel leichter umlagern resp. verschieben kann. USSOW widerspricht

sich des öfteren in seinen Angaben hierüber, so sagt er an einer Stelle, „die starke Entwicklung des Bindegewebes veranlaßt die Schrägstellung der Schuppe“, und gleich darauf vertritt er die Ansicht, „daß die Schrägstellung die reichlichere Entwicklung des Bindegewebes verursacht habe“ (l. c. p. 346).

Fasse ich zum Schluß meine Ergebnisse zusammen:

1) Die Teleosteerschuppe verdankt einer zur Körperoberfläche schrägen Papille (dem Schuppenkeim) ihre Entstehung. Der Schuppenkeim besteht aus modifizierten Cutiszellen, die wir Skleroblasten nennen. Diese Skleroblasten sind rein mesodermaler und nicht ektodermaler Herkunft, wie von einer Seite behauptet wurde.

2) Die Epidermis ist bei der Schuppenbildung selbst unbeteiligt. Die basalen Epidermiszellen verändern sich zeitweise allerdings, um aber im weiteren eine regressive Metamorphose einzugehen und ihre ursprüngliche Gestalt wieder anzunehmen.

3) Die Schuppe ist in einer besonderen „Schuppentasche“ gelegen, welche aus lockerem Bindegewebe gebildet wird.

4) Den Prozeß der Abscheidung von Hartsubstanz besorgen zwei Zellschichten, die sog. Skleroblastenschichten, die der Schuppe direkt anliegen.

#### IV. Kapitel.

##### Ueber die segmentale Anordnung der Teleosteerschuppen.

(Hierzu Textfig. 9—26.)

Bei der Betrachtung von Frontalschnitten, welche mir eigentlich dazu dienen, die Entwicklung der Schuppen von *Leuciscus rutilus* zu studieren, fiel mir auf, daß die jungen Schuppen deutlich segmental angeordnet waren. Wenn sich die jungen Schuppen segmental anlegen und ein späterer Wechsel nicht mehr stattfindet, so war zu erwarten, daß die ausgebildeten Schuppen ebenfalls segmental angeordnet sind. Nach genauer makroskopischer Untersuchung von großen *Leuciscus* auf diese Verhältnisse hin ergab sich denn auch die segmentale Anordnung der ausgebildeten Schuppen aufs deutlichste.

Bei der Nachforschung in der Literatur zeigte sich, daß nur

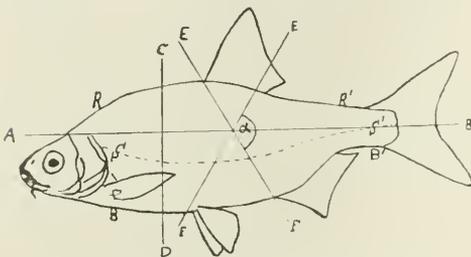
wenig und unvollkommene Beobachtungen hierüber vorliegen. Zuerst hatte PETIT (1733) diese Entdeckung gemacht. Ferner bemerkte AGASSIZ, daß bei Fischen mit großen Schuppen so viel quere Schuppenreihen als Wirbel vorhanden sind. Die nachfolgenden Autoren haben diese Beobachtung gar nicht weiter beachtet. Erst SALBEY (1868) führt sie am Ende seiner Arbeit an, ohne aber eine Nachprüfung vorzunehmen. Bezüglich dieser Stelle bei SALBEY sagt KLAATSCH (1890, p. 157): „auf ein Myocomma kommen meist mehrere Schuppen; die angebliche Beziehung zur Metamerie (SALBEY) besteht nicht“. Der Irrtum KLAATSCHS ist gewissermaßen ein doppelter, einmal indem er diese Beobachtung SALBEY zuschreibt, der sie ja nur von AGASSIZ übernommen hatte, andererseits bestreitet er die Beziehung der Schuppen zur Metamerie des Fischkörpers. HOFER (1889) sagt über diesen Punkt nichts, ebenso USSOW (1897). — Der einzige Autor, von welchem wir noch einige Angaben besitzen, ist JOHN RYDER (1892). Anlässlich seiner Studien „On the mechanical genesis of the scales of fishes“ fand er unter anderem auch, daß die Schuppen sehr wohl Beziehungen zur Metamerie besitzen. Er sagt hierüber (l. c. p. 224): „either repeated consecutively and in oblique rows corresponding to the number of segments“. — Seine Befunde scheinen auch gar nicht weiter bekannt geworden zu sein. Es ist verwunderlich, daß bei der reichen Literatur über Fischschuppen die Untersuchungen der Autoren nach dieser Richtung hin gar nicht ausgedehnt wurden. Ich glaubte mich deshalb zu einer erneuten und eingehenderen Untersuchung dieser Frage um so mehr berechtigt, zumal da die Ansichten von KLAATSCH und RYDER über diesen Punkt gerade entgegengesetzt sind.

Als Ausgangsmaterial meiner Untersuchungen verwandte ich *Leuciscus rutilus*, *Cyprinus carpio*, *Carassius carassius*, *Salmo fario* und *Tinca vulgaris*. Vor allem wurden auch Frontalschnitte durch ganze *Leuciscus* in der Größe bis 3 cm angefertigt, um die von AGASSIZ angegebenen Beziehungen zwischen Zahl der Schuppenreihen und Wirbel nachprüfen zu können. Individuen von oben angegebener Größe zeigten schon ein recht gut entwickeltes Schuppenkleid.

Um die Anordnung der Schuppen bei Teleosteen mit normalem Schuppenkleid (als solches betrachte ich z. B. dasjenige von *Leuciscus* und *Cyprinus*) völlig verstehen zu können, müssen wir mit einigen Worten auf das der Euganoiden eingehen. Bei *Lepidosteus* und *Amia* sind die Schuppen ebenfalls segmental, und wir

haben in der segmentalen Anordnung der Teleosteerschuppen ein direktes Erbe der phylogenetischen Vorfahren zu erblicken. Diese Tatsache wird auch dadurch mitgestützt, daß sich die phylogenetisch ältesten Teleosteer (und als diese haben wir zweifelsohne die Physostomen zu betrachten) direkt an die Ganoiden des Jura anschließen. Das Schuppenkleid von *Lepidosteus* und *Amia* zeigt im großen und ganzen dieselbe Ausbildung und Anordnung wie das der Teleosteer. Von den histologischen Differenzierungen sehe ich in diesem Sinne natürlich ab. Der einzige Unterschied in der äußeren Form besteht eigentlich nur darin, daß *Lepidosteus* rhombische Schuppen hat, die Teleosteer aber cykloide. *Amia* steht in dieser Hinsicht fast in der Mitte.

Wie sehr sich die Schuppenkleider beider Ordnungen nähern, sollen uns einige Textfiguren erläutern. Zunächst möchte ich die verschiedenen Richtungs-



Textfig. 9. Schematisches Bild eines Teleosteers. *AB* Frontalrichtung, *CD* Vertikalrichtung, *EF* Diagonalrichtung, *RR'* Rückenlinie, *BB'* Bauchlinie, *SS'* Seitenlinie,  $\alpha$  Divergenzwinkel der Diagonalen *EF*.

verschiedenen Richtungs-  
linien angeben, die wir  
nötig haben, um uns über  
die Reihen der Schuppen  
zu orientieren. Die in  
Textfig. 9 angewandten  
Bezeichnungen der einzel-  
nen Richtungen gelten  
dann auch für alle übrigen  
Textfiguren.

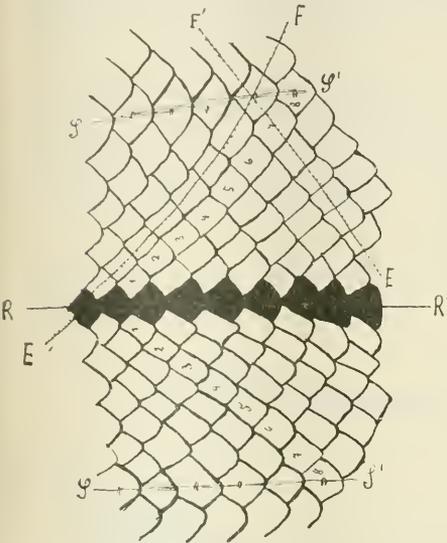
Es ist *AB* die Frontalebene oder Frontalrichtung, *CD* die Vertikalebene oder Vertikalrichtung, *EF* die Diagonalebene oder Diagonalrichtung, *RR'* die Rückenlinie, vom Kopf zum Schwanz laufend, dazu entsprechend *BB'* die Bauchlinie, *SS'* die Seitenlinie, Winkel  $\alpha$  der Divergenzwinkel der Diagonalen *EF*. Als Diagonalen bezeichne ich die schief über den Körper verlaufenden Linien, welche die Richtung der Schuppenreihen angeben.

Betrachten wir nun das Schuppenkleid von *Lepidosteus* (Textfig. 10) und *Leuciscus* (Textfig. 11) von der Rückenlinie *RR'* aus, nachdem wir es in eine Ebene projiziert haben.

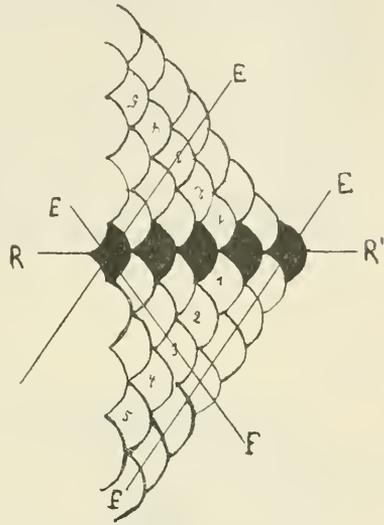
Die Uebereinstimmung in der Beschuppung beider Arten, abgesehen von der rhombischen und cykloiden Form, ist sofort ersichtlich. Die in der Rückenlinie *RR'* liegende Schuppenreihe habe ich der besseren Markierung wegen schwarz gezeichnet. Rechts und links davon sind symmetrisch die Schuppenreihen in

der Frontalrichtung  $AB$  gelegen. Unter dem Divergenzwinkel  $\alpha$  schneiden sich die Diagonalen in der Rückenlinie, oder mit anderen Worten, Winkel  $\alpha$  wird von  $RR'$  halbiert.

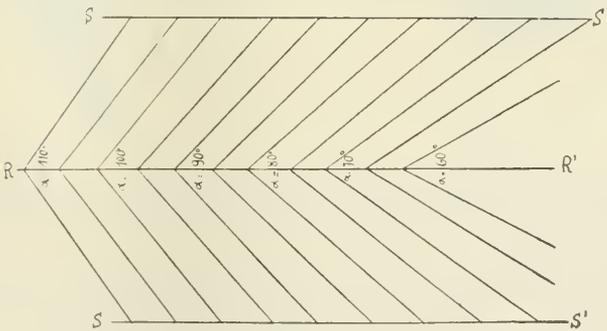
Noch besser veranschaulicht im Schema Textfig. 12 das eben Ausgeführte.



Textfig. 10.



Textfig. 11.



Textfig. 12.

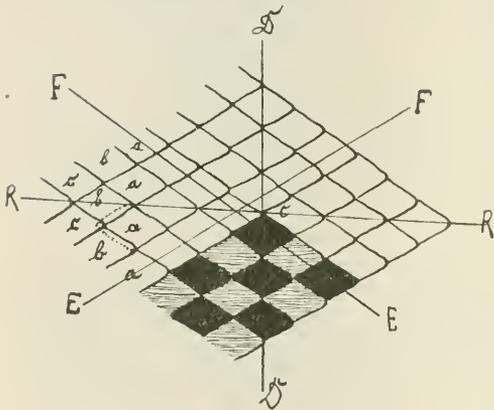
Textfig. 10. Projektion des Schuppenkleides von *Lepidosteus* von der Rückenlinie  $RR'$  aus in eine Ebene. Die  $RR'$  entlang laufende Schuppenreihe ist schwarz markiert. Von  $RR'$  aus zählt man jederseits 8 Schuppenreihen in der Frontalrichtung bis zur Seitenlinie  $SS'$ .

Textfig. 11. Projektion des Schuppenkleides von *Leuciscus rutilus* von der Rückenlinie  $RR'$  aus in eine Ebene. Die längs  $RR'$  laufende Schuppenreihe ist schwarz markiert. Von  $RR'$  bis zur Seitenlinie  $SS'$  zählt man beiderseits gleichviel Schuppenreihen in der Frontalrichtung.

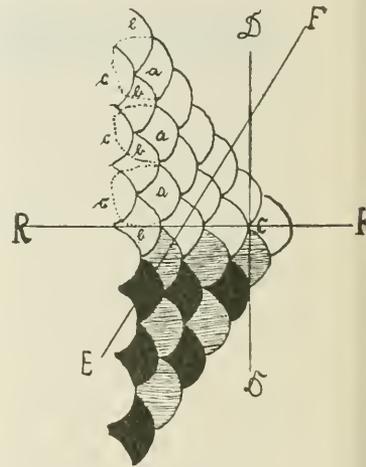
Textfig. 12. Schema des Verlaufs der Schuppendiagonalen, von der Rückenlinie  $RR'$  aus projiziert. Kaudalwärts nimmt der Wert für  $\alpha$  ab;  $RR'$  halbiert Winkel  $\alpha$ .

Ferner ersehen wir aus Textfig. 12, daß der Wert für  $\alpha$  nicht in allen Regionen des Körpers derselbe ist. Am Kopf erreicht er sein Maximum (ca.  $120^\circ$ ) und nimmt nach dem Schwanz zu regelmäßig bis etwa auf  $60^\circ$  ab. Das Wesentliche hierbei ist, daß der Divergenzwinkel  $\alpha$  der Schuppendiagonalen mit dem Divergenzwinkel  $\varepsilon$  der Körpersegmente in den einzelnen Regionen des Körpers übereinstimmt. Darauf werde ich später noch zurückzukommen haben.

Noch deutlicher wird die Uedereinstimmung der Schuppenkleider von *Lepidosteus* und *Leuciscus*, wenn man die einzelnen Schuppen in gleichen Richtungen gleichartig markiert, wie dies in Textfig. 13 und 14 geschehen ist. Textfig. 13 ist etwas schematisiert worden zu diesem Zwecke.



Textfig. 13.



Textfig. 14.

Textfig. 13. Schuppenkleid von *Lepidosteus*, etwas schematisch. Die Schuppe *a* werden an zwei Seiten von den Schuppen *b* und an der Spitze von Schuppe *c* überdeckt.

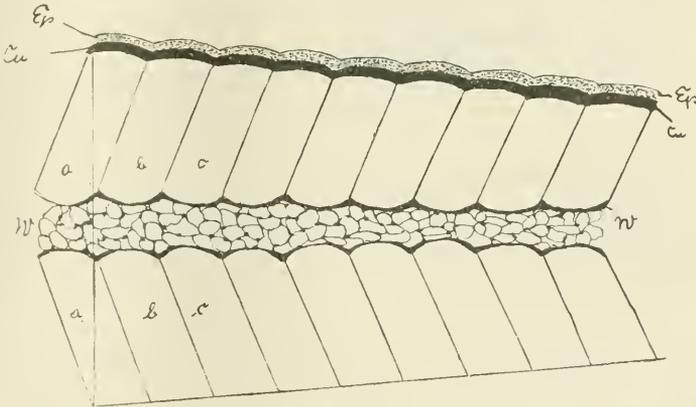
Textfig. 14. Schuppenkleid von *Leuciscus*. Schuppe *a* wird stark von 2 Schuppen *b*, außerdem noch ein großes Stück von Schuppe *c* überdeckt.

Wir erhalten beidemal, wenn wir die in der Vertikalrichtung *CD* und in der Frontalrichtung *AB* gelegenen Schuppen mit schwarzer Farbe markieren, eine schachbrettartige Zeichnung. Bemerken möchte ich aber, daß diese beiden Richtungen für die Schuppenreihen hier ganz willkürlich gewählt wurden. Der wirkliche Verlauf der Schuppenreihen ist ein diagonaler.

Mit einigen Worten muß ich noch auf die Deckungsverhältnisse der Schuppen bei Ganoiden und Teleosteen eingehen; zur Er-

läuterung ziehe ich ebenfalls Textfig. 13 und 14 heran. Bei den Ganoiden ist die gegenseitige Deckung der Schuppen nur eine geringe. So wird in Textfig. 13 Schuppe *a* nur wenig an zwei Seiten von Schuppe *b* und an der Spitze fast gar nicht von Schuppe *c* überdeckt. Die punktierte Linie soll dies zum Ausdruck bringen. Eine Vervollkommnung dieser Verhältnisse finden wir bei den Teleosteen (Textfig. 14). Infolge der cykloiden Ausbildung der Schuppe mußte natürlich die Deckung eine weit vollkommnere sein. Hier wird Schuppe *a* zum größeren Teil von Schuppe *b* und *c* überlagert. Diese Form der Beschuppung hat man sehr treffend als „dachziegelartig“ bezeichnet.

Infolge der weitgehenden Ueberlagerung der Schuppen entsteht von selbst ein genügend fester Hautpanzer bei den Teleosteen, die Ausbildung von Schuppenligamenten, wie wir sie bei den Ganoiden finden, wäre überflüssig.



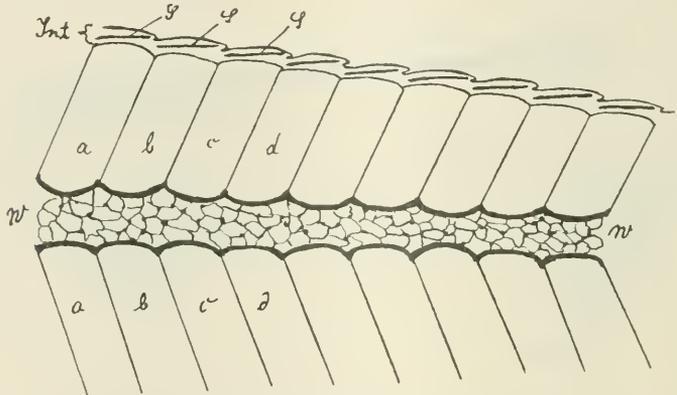
Textfig. 15. Frontalschnitt durch einen jungen *Leuciscus*. *W* die Wirbelsäule mit noch vorhandenem Chordagewebe, *a*, *b*, *c* u. s. w. die Körpersegmente, die Cutisplatte *Cu* schwarz, die Epidermis *ep* punktiert.

Habe ich im vorhergehenden auf die große Uebereinstimmung in der Beschuppung von Ganoiden und normal beschuppten Teleosteen hingewiesen, so komme ich nun auf die segmentale Anordnung spezieller zu sprechen. Als Objekte wählte ich *Leuciscus rutilus* und *Cyprinus carpio*, beide Species zeigen uns diese Verhältnisse außerordentlich klar. Durch *Leuciscus* legte ich Frontalschnitte, wie ich schon eingangs sagte, während *Cyprinus* zu makroskopischen Studien verwandt wurde.

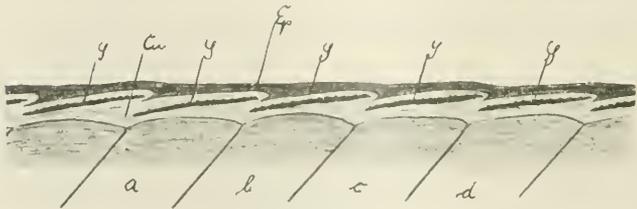
In Textfig. 15 ist ein Schnitt durch einen *Leuciscus* abgebildet, der noch keine Schuppen hat. Wir sehen bei *W* die Wirbelsäule mit dem Chordagewebe. *a*, *b*, *c* bezeichnen die einzelnen Myo-

commata. Die Cutisplatte habe ich zum Unterschied von der Epidermis (*ep*) schwarz markiert. Jedes Körpersegment entspricht einem Wirbel, wie leicht zu sehen ist. Schneidet man nun ein Exemplar mit schon vorhandenem Schuppenkleid ebenfalls in der Frontalrichtung, so erhält man ein Bild, wie es Textfig. 16 darstellt.

Bei *W* ist ebenfalls wieder die Wirbelsäule zu sehen. Mit *Int* ist das gesamte Integument also Epidermis und Corium bezeichnet. Auf jedes Segment (*a—d*) kommt allemal eine Schuppe (*S*), und da jedes Körpersegment einem Wirbel entspricht, so folgt, daß auch jede Schuppenreihe in der Diagonalrichtung einem Wirbelkörper zukommt, oder in anderen Worten, wir haben so viel quere Schuppenreihen, wie Wirbel vorhanden sind. Dieselben Verhältnisse wie Textfig. 16 zeigt uns auch Textfig. 17, nur etwas vergrößert.



Textfig. 16.



Textfig. 17.

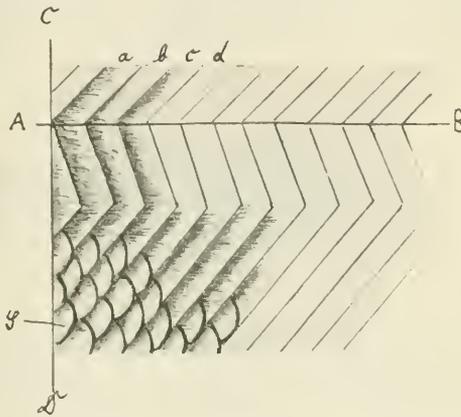
Textfig. 16. Frontalschnitt durch einen älteren *Leuciscus* mit schon vorhandenem Schuppenkleid. *a—d* die Segmente, deren jedes einem Wirbel entspricht. Auf jedes Segment kommt eine Schuppe. *Int* das Integument (Epidermis + Corium), *S* die einzelnen Schuppen.

Textfig. 17. Frontalschnitt durch einen älteren *Leuciscus* mit gut entwickeltem Schuppenkleid. Auf jedes Segment (*a—d*) kommt eine Schuppe *S*. Die Epidermis *Ep* ist dunkler gehalten. Die Schuppen liegen völlig innerhalb der Cutis (*Cu*).

Es sind wiederum *a, b, c, d* die Myocommata. Mit *S* sind die einzelnen Schuppen bezeichnet, die jedem Segment entsprechen. Sie liegen völlig innerhalb der Cutis, die Epidermis (*Ep*) wurde etwas dunkler gehalten, um den Unterschied beider Hautschichten besser hervortreten zu lassen.

Makroskopisch kann man sich von der Richtigkeit meiner Behauptung betreffs der segmentalen Anordnung der Schuppen leicht auf folgende Art überzeugen. Von einem Karpfen präpariere man die Haut so ab, daß von den Segmenten ein Teil daran haften bleibt. Man erhält ein Bild, wie es in Textfig. 18 wiedergegeben ist.

Es ist *AB* die Frontalrichtung und *CD* die Vertikalrichtung. Die der Haut noch anhaftenden Segmente sind deutlich zu sehen. Dieselben knicken, ihrem Verlaufe entsprechend, zweimal um. Bei *S* sehen wir die diagonalen Schuppenreihen mit den einzelnen Schuppen. Es ist auch hier sofort ersichtlich, daß jede Schuppenreihe in der Diagonalrichtung einem Segmente entspricht.

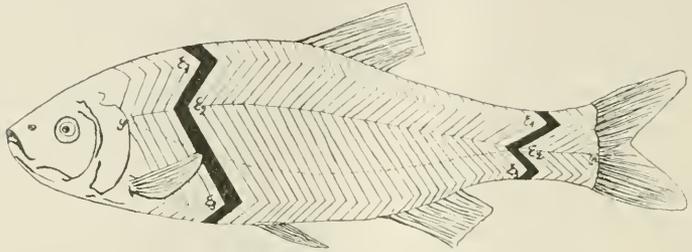


Textfig. 18. Haut von *Cyprinus carpio* von der Innenseite betrachtet. *a—d* sind 4 Myocommata, die an zwei Stellen umknicken. Bei *S* die einzelnen Schuppen der Diagonalreihen.

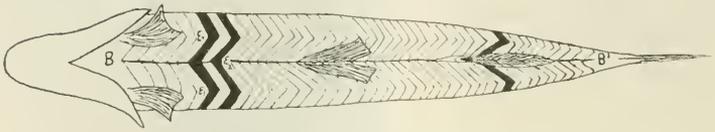
Nachdem wir nun festgestellt haben, daß die Schuppen segmental angeordnet sind, müssen wir den Verlauf der Segmente noch klarlegen und untersuchen, ob sich mit dem Verlauf dieser auch der der Schuppenreihen in Einklang bringen läßt. Erst nachdem wir dieses festgestellt haben, können wir die Aufgabe als erledigt betrachten.

Um mich betreffs des Segmentverlaufes nicht auf die Abbildungen anderer Autoren allein stützen zu müssen, habe ich mir selbst solche angefertigt. Aus AGASSIZ, „Histoire des poissons d'eau douce“ wurden die Textfigg. 21, 22, 23 entnommen, alle übrigen sind Originalfiguren. Zu obigem Zwecke präparierte ich von einem

etwa 20 cm langen *Leuciscus rutilus* die Haut völlig ab. Den Verlauf der Segmente stellt Textfig. 19 und 20 dar.



Textfig. 19.



Textfig. 20.

Textfig. 19. Segmentverlauf bei *Leuciscus rutilus*. Lateralansicht.  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$ ,  $\varepsilon_3$  die Divergenzwinkel der Segmente. Die Seitenlinie  $SS'$  fällt nicht mit der Mittellinie der Segmente (bei  $\varepsilon_2$ ) zusammen.

Textfig. 20. Segmentverlauf bei *Leuciscus rutilus*. Ventralansicht. Die Mittellinie der Segmente (bei  $\varepsilon_2$ ) fällt mit  $BB'$  (der Bauchlinie) zusammen.

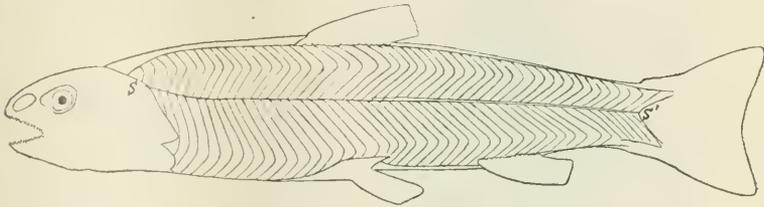
Wir finden, daß die Myocommata den Körper in „W“-ähnlichen geknickten Linien umziehen. Diesen merkwürdigen Verlauf der Segmente bestätigen mir AGASSIZ (siehe Textfig. 21—23) und JOHN RYDER. Man erhält diese „W“-förmige Linie ebenso gut, wenn man den Fisch von der Rückenlinie  $RR'$  aus betrachtet, wie Textfig. 22 zeigt, als auch bei Betrachtung von unten her (Textfig. 20 und 23). Ich benenne in Zukunft die „W“-ähnlichen Linien

- a) dorsale W-Linie, von  $RR'$  aus gesehen, Textfig. 22, 25;
- b) laterale W-Linie, von  $SS'$  aus gesehen, Textfig. 19, 21, 24, 26,
- c) ventrale W-Linie, von  $BB'$  aus gesehen, Textfig. 20, 23.

Die drei Winkel, welche durch die doppelte Knickung gebildet werden, bezeichne ich mit  $\varepsilon_1$ ;  $\varepsilon_2$  und  $\varepsilon_3$  von oben nach unten. Winkel  $\varepsilon_2$  ist stets der mittlere und zeigt mit der Spitze nach dem Kopfende zu. Bei Betrachtung von der dorsalen und ventralen Seite her liegt der Winkel  $\varepsilon_2$  mit dem Scheitel stets auf  $RR'$  bezüglich  $BB'$ . Die beiden Linien halbieren Winkel  $\varepsilon_2$  ebenso wie  $\alpha$  den Divergenzwinkel der Schuppendiagonalen. Von der Seitenlinie  $SS'$  (Textfig. 19) wird  $\varepsilon_2$  bei *Leuciscus* nicht halbiert, da er gar nicht mit dem Scheitel auf derselben liegt. Bei *Salmo*

fario ist dies der Fall, und hier halbiert  $SS'$  ebenfalls den mittleren Divergenzwinkel  $\varepsilon_2$  der Körpersegmente.

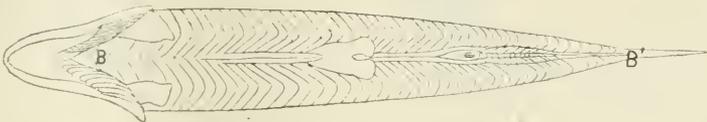
Der Verlauf der Seitenlinien  $SS'$  stimmt also nicht immer mit dem der Mittellinie der Myocommata überein. Die Seitenlinie, welche ursprünglich in gleicher Höhe mit den Mittellinien der Segmente gelegen ist, erfährt somit eine Umlagerung. Diese muß aber schon vor der Entwicklung der Schuppen vor sich gegangen sein, da ja die Schuppen längs der Seitenlinie von kleinen Kanälen durchbohrt sind, um den Sinnesorganen den Durchtritt zu gestatten. Daß diese besonders ausgebildeten Schuppen verlagert werden, halte ich für ausgeschlossen.



Textfig. 21. Myocommata bei *Salmo salar*. Nach AGASSIZ.



Textfig. 22. Vergl. Textfig. 21.



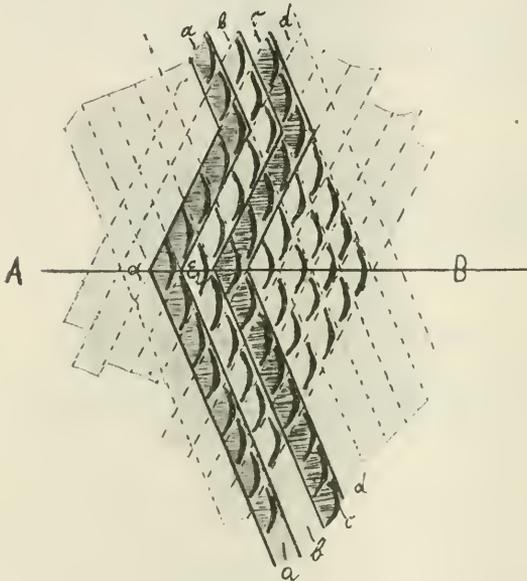
Textfig. 23. Vergl. Textfig. 21.

Am Kopf haben die Winkel  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$  und  $\varepsilon_3$  ebenfalls den größten Wert, wie man sich sofort durch Messung überzeugen kann. Nach hinten werden sie immer kleiner, wie es in Textfig. 19 und 20 sehr schön zu sehen ist. Diese Winkel  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$  und  $\varepsilon_3$  stimmen, in einer bestimmten Körperregion gemessen, und bei Betrachtung des Fisches von oben resp. unten oder von der Seite stets mit dem Divergenzwinkel  $\alpha$  der Schuppendiagonalen überein. Diese Tatsache halte ich ebenfalls für einen Beweis der segmentalen Anordnung der Schuppen.

Es wäre nun noch die Frage zu beantworten: wie ordnet man die Schuppen in jene merkwürdigen geknickten „W“-förmigen

Linien ein? Wie einfach sich das gestaltet, sollen uns Textfig. 24 und 25 erläutern.

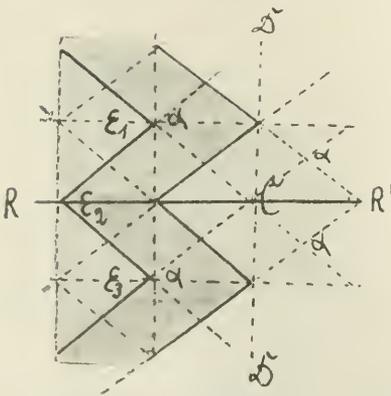
Textfig. 24 stellt einen Teil des Schuppenkleides von *Leuciscus rutilus* dar, und zwar wähle ich eine laterale Region der Segmente zwischen Brust- und Bauchflosse. Es sind  $a, b, c$  und  $d$  4 benachbarte Myocommata, die im Winkel  $\varepsilon_1$  und  $\varepsilon_2$  umgeknickt sind. Winkel  $\varepsilon_3$  ist nicht mehr auf dem Bilde. Diese Winkel  $\varepsilon_1$  und  $\varepsilon_2$  fallen genau mit dem Divergenzwinkel  $\alpha$  der Schuppen-



Textfig. 24.

und  $\varepsilon_2$  fallen genau mit dem Divergenzwinkel  $\alpha$  der Schuppen-

diagonalen zusammen resp. sind sie diesen als Scheitelwinkel gleich. Der Verlauf der Schuppen-  
diagonalen ist durch punktierte Linien angedeutet. Wir sehen, wie die Schuppenreihen wie spielend dem Verlauf der Segmente folgen.



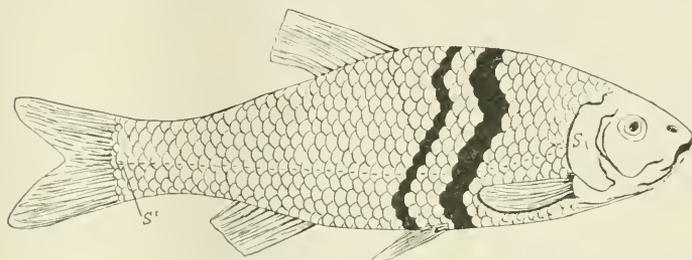
Textfig. 25.

Textfig. 24. Schuppenkleid von *Leuciscus rutilus*, von der Seite gesehen. Etwas schematisch. Die Schuppen ordnen sich den Segmenten ( $a-d$ ) ein. Jede Schuppenreihe entspricht einem Segment. 2 Segmente  $a$  und  $c$  zur leichteren Orientierung dunkler gehalten.

Textfig. 25. Projektion der für die Anordnung der Schuppen und Segmente in Betracht kommenden Linien von der Rückenlinie  $RR'$  aus. Der Verlauf eines Segmentes ist schraffiert.  $\sphericalangle \varepsilon_1, \sphericalangle \varepsilon_2, \sphericalangle \varepsilon_3 = \sphericalangle \alpha$ .

Das System aller vorkommenden Linien habe ich in Textfig. 25 von  $RR'$  aus gesehen nochmals in eine Ebene projiziert, um die Gleichheit der Winkel  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$  und  $\varepsilon_3$  mit Winkel  $\alpha$  zu veranschaulichen.

In Textfig. 26 endlich ist ein *Leuciscus* mit vollständigem Schuppenkleid nach der Natur gezeichnet worden. Durch schwarz wurde der Verlauf der Segmente und der Schuppendiagonalen angedeutet, um die Uebereinstimmung beider zu veranschaulichen. Daß die Schuppenreihen den Segmenten entsprechen, sehen wir auch hier, zumal wenn man Textfig. 19 nitheranzieht.



Textfig. 26. *Leuciscus rutilus* mit vollständigem Schuppenkleid. Einige Schuppendiagonalen sind schwarz markiert, um die Uebereinstimmung mit dem Segmentverlauf Textfig. 19 zu zeigen. Die Seitenlinie  $SS'$  fällt nicht mit der Mittellinie der Myocommata zusammen.

Fassen wir die gewonnenen Resultate dahin zusammen:

- 1) Die Schuppenreihen bei den normal beschuppten Teleosteen entsprechen den Körpersegmenten.
- 2) Da die Zahl der Segmente gleich derjenigen der Wirbel ist, so resultiert, daß auch die Zahl der diagonalen Schuppenreihen gleich der der Wirbel ist.
- 3) Die Körpersegmente umziehen die Wirbelsäule in drei geknickten Linien, so daß bei der Ansicht von der Dorsalseite, Lateralseite und Ventralseite eine „W“-förmige Anordnung der Segmente hervortritt.
- 4) Die Winkel, unter welchen die Segmente umgebogen sind, stimmen mit den Divergenzwinkeln der Schuppendiagonalen an entsprechenden Körperstellen völlig überein.
- 5) Die Schuppenreihen umziehen den Körper ebenfalls in „W“-ähnlichen geknickten Linien, entsprechend den zugehörigen Segmenten.

Die eigentümliche Anordnung der Schuppen läßt sich nicht allein phylogenetisch, sondern auch physiologisch erklären. Biegt

der Fisch seinen Körper nach einer Seite, so kontrahiert sich dabei jedes Segment. Wäre die Haut ein ganz weiches, nachgiebiges, nicht elastisches Gewebe, so würde sich über jedem Segment eine kleine Auffaltung der Haut bilden. Bei der großen Elastizität der Fischhaut fällt dieses natürlich weg. Wird nun aber die Haut durch harte Schuppen gefestigt, so wird der Bewegung dann am wenigsten Widerstand geboten werden, wenn die Schuppen den Segmenten folgen und sich segmentweise gegeneinander verschieben können.

Bemerken möchte ich noch, daß die segmentale Anordnung innerhalb der Ganoiden erworben wurde, von ihnen haben sie dann die normal beschuppten Teleosteer geerbt. Diese normale Beschuppung wurde aber im Laufe der phylogenetischen Weiterbildung sekundär umgestaltet. Der erste dieser sekundären Umbildungsprozesse nach dieser Richtung hin ist, daß ein Segment zwei Schuppen trägt, wie es z. B. *Tinca* und die Salmoniden zeigen. Im Prinzip ist aber auch bei ihnen die Anordnung dieselbe, wie wir sie bei *Leuciscus* und *Cyprinus* als typischen Beispielen der normal beschuppten Teleosteer gefunden haben.

## V. Kapitel.

### Phylogenie der Teleosteerschuppe.

In diesem letzten Kapitel will ich die phylogenetische Entstehung der normalen Teleosteerschuppe ins Auge fassen. Als solche normale Schuppen betrachte ich, wie schon bemerkt, nur die Cykloidschuppe.

Die vielfachen Modifikationen, welche die Schuppen innerhalb mancher Gruppen eingegangen sind, lasse ich außer Betracht. Wir können sie aus dem Grunde nicht mitheranziehen, weil uns noch jede genaue Beobachtung über die erste Entwicklung (und diese ist hier allein maßgebend) dieser seltsamen Formen fehlt. So bedarf die Entstehung der Schuppen bei den Siluroiden, Acanthopterygiern, Plectognathen, Lophobranchiern und vieler anderer noch der Aufklärung.

Wenn ich es unternehme, eine phylogenetische Reihe der typischen Teleosteerschuppe aufzustellen, so stütze ich mich teils auf das von vorhergehenden Autoren geförderte Tatsachenmaterial, teils auf die Resultate, welche ich durch meine Untersuchungen gewonnen habe. Als grundlegend für unsere Kenntnis des Baues

und der Entwicklung von Placoid- und Ganoidschuppen nenne ich von neueren Arbeiten diejenigen von O. HERTWIG (1874, 1876), KLAATSCH (1890) und NICKERSON (1893).

Ich bin mir wohl bewußt, daß ich ein noch ziemlich dunkles Gebiet betrete, und es sind die folgenden von mir aufgestellten Reihen lediglich als ein Versuch anzusehen und sollen daher durchaus nicht als abgeschlossen oder gar maßgebend gelten.

Als Urzustand aller Hautossifikationen haben wir wohl kleine Zähnnchen anzusehen, ähnlich denen, wie wir sie heute noch auf der Basalplatte der Placoidschuppen finden. Von diesem Urzustand aus lassen sich folgende Stufen unterscheiden:

- 1) Das Hautzähnnchen erhielt eine zur Körperoberfläche parallel gelagerte Basalplatte. Das Hautzähnnchen wurde somit zur Ur-Placoidschuppe.
- 2) Das Hautzähnnchen differenzierte sich in der Mundregion zum eigentlichen „Zahn“ (Urzahn), der in der Wirbeltierreihe eine selbständige Weiterbildung erfahren hat.
- 3) Die Basalplatten der Hautzähnnchen verschmolzen in der Schädelregion zu sekundären Deckknochen, welche im weiteren Verlauf zu den Schädeldachknochen wurden (bei Ganoiden, Teleosteen u. s. w.).
- 4) Die Ur-Placoidschuppe entwickelte sich ebenfalls weiter, und zwar zu:
  - a) der typischen Placoidschuppe, wie sie heute noch bei den Selachiern erhalten ist; ein ständiger Wechsel der Schuppen findet noch statt;
  - b) die Ur-Placoidschuppe ging besondere Modifikationen ein, welche die Rajiden- und Holocephalenschuppen zeigen.
- 5) Die typische Placoidschuppe wandelte sich um zur Ur-Ganoidschuppe. Die Basalplatten der Schuppen eines Segmentes verschmolzen miteinander. Der ständige Wechsel der Schuppen hörte auf. Die Platte wurde rhomboidal. Die Zähnnchen wurden reduziert und rudimentär; sie können, wie NICKERSON gezeigt hat, embryonal noch auftreten. Analog dem Schmelz tritt eine Ganoinsschicht auf. Diese Ur-Ganoidschuppe differenzierte sich ihrerseits zu:
  - a) der typischen Ganoidschuppe; rezent noch erhalten bei den Eganoiden und Crossopterygiern;
  - b) besondere Modifikationen fanden statt; es resultierten so die Schuppenplatten der Chondrostei;

- c) die Schuppen wurden sehr groß, nahmen cykloide Form an und überdeckten sich dachziegelartig; es kam die Dipnoerschuppe zur Ausbildung;
- d) endlich ging aus der Ur-Ganoidschuppe wohl auch die Be-panzerung der Stegocephalen hervor.
- 6) Aus der typischen Ganoidschuppe hat sich die Ur-Cykloidschuppe entwickelt, welche uns *Amia calva* repräsentiert. Es ist eine homogene äußere Schicht, analog der Ganoinnschicht, vorhanden, sowie eine faserige innere. Zähnchen fehlen, die Anordnung ist segmental, die Schuppen sind persistierend. Aus der Ur-Cykloidschuppe leiten wir direkt ab
- a) die typische Cykloidschuppe. Rezent bei den meisten Physostomen. Ursprünglich segmental, zuweilen verdoppelt oder ohne segmentale Ordnung. Die typische Cykloidschuppe modifizierte sich in jüngster Zeit, und zwar zu
- α) der Ktenoidschuppe durch Umbildung der oberen Schicht allein am Hinterrand; bei den Acanthopterygiern wird besonders diese Schuppenart ausgebildet;
- β) vielfachen sekundär ganz veränderten Formen, wie sie die Plectognathen, Siluroiden, Lophobranchier und andere mehr zeigen.

Ordnet man das eben Gesagte in ein Schema ein, so erhält man den nebenstehenden Stammbaum der normalen Teleosteerschuppe.

Zur Begründung dieses Stammbaumes möchte ich zunächst anführen, daß sich derselbe sehr gut mit der Stammreihe der Fische vereinigen läßt, wie sie z. B. HAECKEL<sup>1)</sup> aufgestellt hat. Nur bezüglich der Ableitung der Ur-Ganoidschuppe weiche ich etwas ab. Ich gebe auf p. 658 den Stammbaum der Fische nach HAECKEL wieder und füge hinzu, welche Schuppenart wir bei den betreffenden Ordnungen finden.

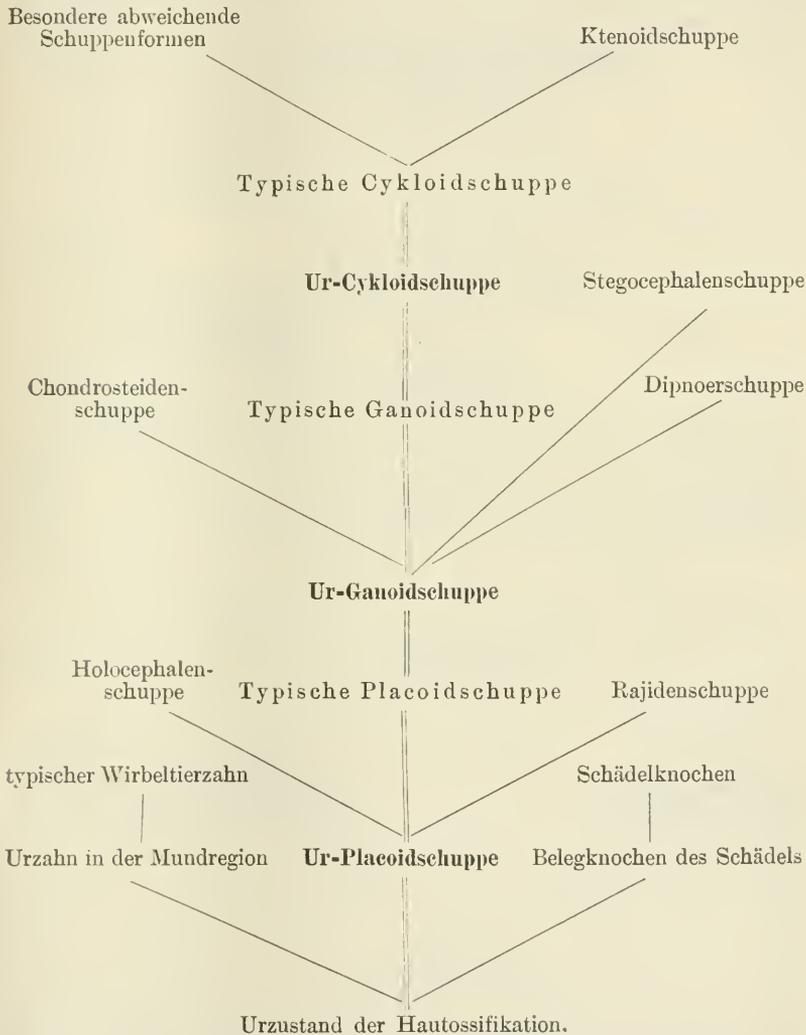
Ferner führe noch folgende Tatsachen an. Die Ganoidschuppe wiederholt ihr Vorfahrenstadium. Als solches sehe ich die embryonale Anlage der Zähnchen auf den Schuppen an, wie sie NICKERSON beobachtete. Diese Zähnchen kommen nicht mehr zur Ausbildung, sondern gehen eine regressive Metamorphose ein. Es rekapituliert aber die Teleosteerschuppe auch im Laufe ihrer Entwicklung das Ganoidenstadium, und als solches betrachte ich das

---

1) E. HAECKEL, Systematische Phylogenie der Wirbeltiere Berlin 1895.

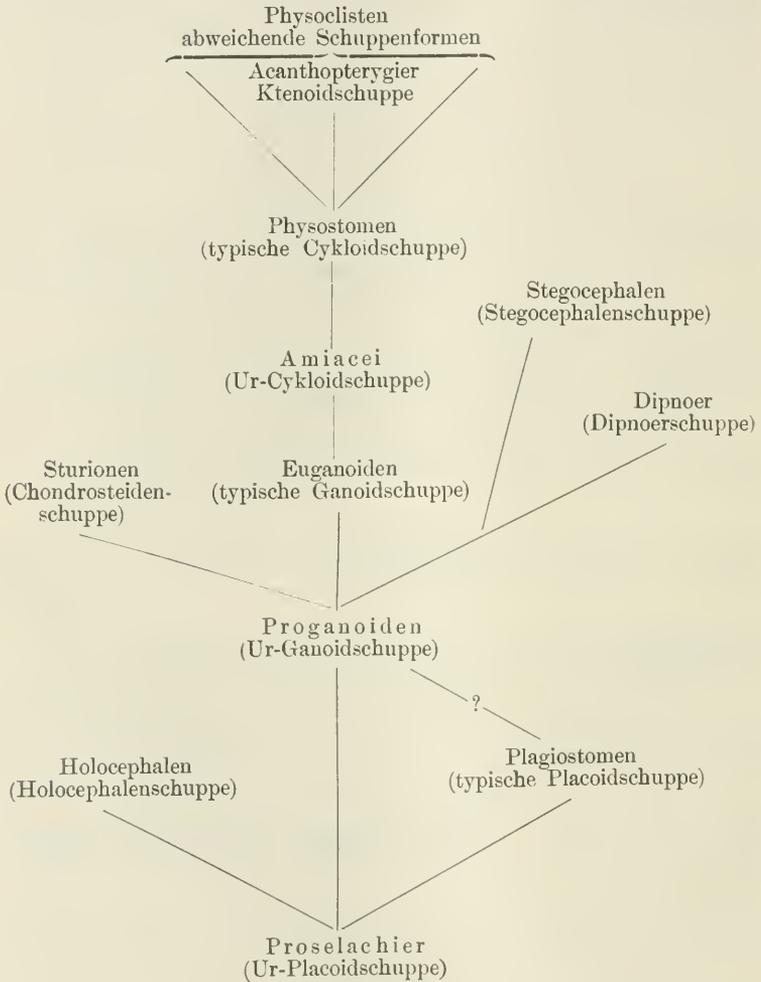
fünfte Stadium ihrer Entstehung (Fig. 29). Wir sehen hier junge Schuppen, die, wie die Ganoidschuppen im fertigen Zustande überhaupt, noch sehr wenig schräg zur Körperoberfläche gestellt

Stammbaum der normalen Teleosteerschuppe.



sind. Die Deckung an den Rändern ist gering, genau wie bei den Ganoidenschuppen. Endlich haben wir bei der Entwicklung der Teleosteerschuppe auch Anklänge an die erste Entstehung der Placoidschuppe. Ich wies schon darauf hin, daß der junge

Schuppenkeim der Placoidschuppen und der der Teleosteerschuppen sich eine Zeitlang außerordentlich ähnlich sind. Finden wir doch sogar die Umbildung der kubischen, basalen Epidermiszellen zu cylinderförmigen bei den Teleostern wieder, und zwar genau so, wie wir es an Entwicklungsstadien von Placoidschuppen



sehen. Eine Abscheidung von Hartschubstanz seitens dieser Epidermiszellen unterbleibt jedoch bei den Teleostern, denn die so zeitweise modifizierten Epidermiszellen wandeln sich bald wieder in normale um. Gerade diesen Stadien der Entwicklung der Teleosteerschuppen (Fig. 26, 27, 28, Stadium 2, 3 und 4) lege ich

die größte phylogenetische Bedeutung bei. Es sind diese Vorgänge ebenfalls ein Beispiel für das biogenetische Grundgesetz. Endlich hatten wir noch zu berücksichtigen, daß Placoid-, Ganoid- und Cykloidschuppen in Schrägzeilen auf der Körperoberfläche angeordnet sind.

Fragen wir nun, in welchen histologischen Beziehungen die Schichten der drei Schuppenarten miteinander stehen.

Zweifelsohne sind analog:

- a) die Schmelzschicht der Placoidschuppe,
- b) die Ganoinsschicht der Ganoidschuppe,
- c) die Hyalodontinschicht der Teleosteerschuppe.

Alle drei Schichten sind sehr hart und dienen vornehmlich zum Schutz.

Als einander homolog möchte ich ansehen:

- a) den oberen Teil der Basalplatte der Placoidschuppe,
- b) den unteren Teil der Ganoidschuppe,
- c) die gesamte Teleosteerschuppe.

Meine Ansicht begründe ich damit, daß alle drei eben genannten Hautgebilde ihre Entstehung den mesodermalen Skleroblasten verdanken, welche das junge Gebilde vollkommen umhüllen. Bei der Placoid- und Ganoidschuppe werden die Skleroblasten der Oberseite teilweise bei der Schuppenbildung miteinbezogen und geben dann die Knochenkörperchen dieser zwei Schuppenarten.

Bei den Teleosteerschuppen dagegen sehen wir beide Skleroblastenschichten dauernd gut erhalten. Es fehlen ja aus diesem Grunde auch die Knochenkörperchen in den Teleosteerschuppen.

Ich sagte schon, daß die Weiterbildung der Cykloidschuppen, phylogenetisch betrachtet, eine sehr junge ist. Die jurassischen Clupeiden, die sich bekanntlich direkt an die Amiaceiden anschließen, zeigen nur Cykloidschuppen. Es ist dies ganz natürlich, da diese Formen ja die cykloiden Schuppen als direkte Erben der Amiaceiden übernommen hatten. Die weit jüngeren Physoclisten bieten uns schon eine Fülle von besonderen Formen dar, über deren gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis betreffs der Umbildung und Differenzierung der Schuppen wir bei dem derzeitigen Stande der Schuppenforschung noch so gut wie nichts aussagen können da wir die Ontogenese noch nicht kennen. Bezüglich der Ktenoidschuppen bin ich der Ansicht, daß sie die erste sekundäre Modifikation der Cykloidschuppen sind, wie ich schon früher dargetan habe. Zum Beweis möchte ich hier anführen, daß die Anacanthini und Acanthopteri, welche ja hauptsächlich Ktenoidschuppen tragen,

erst in der Kreide auftreten, während die nur cykloidbeschuppten Physostomen schon im Jura vertreten sind. Die Formen mit ganz verändertem Hautskelett, die Plectognathen, Siluroiden, Lophobranchier und andere mehr, sind noch jünger; wir finden Vertreter dieser Gruppen erst im Tertiär und Quartär. Es wäre z. B. ganz gut denkbar, daß sich von der Ktenoidschuppe nur ein Zähnchen am Hinterrande entwickelt habe, dafür aber sehr groß geworden sei. Es würde dies ein Versuch zur Erklärung der Entstehung der seltsamen bestachelten Formen sein. Wir wollen uns jedoch nicht zu sehr auf derartige Spekulationen einlassen.

Was endlich die Schuppe der Dipnoer anbelangt, so gleicht sie sehr im Bau und Form einer Cykloidschuppe. Diese Aehnlichkeit beider darf uns aber nicht etwa verleiten, sie einander gleichzusetzen, zumal jede Beobachtung über die erste Entwicklung noch fehlt. Es wäre von höchstem Interesse, zu erfahren, ob bei der Entstehung der Dipnoerschuppe ebenfalls noch rudimentäre Zähnchen auftreten, man würde daraus sehr wichtige Schlüsse betreffs der Ableitung der Schuppen dieser seltsamen Ordnung ziehen können.

## Anhang I.

## Literaturverzeichnis.

- 1) AGASSIZ, L., a) Recherches sur les poissons fossiles, Neuchâtel 1833—1845.
- 2) — b) Observations sur la structure et le mode d'accroissement des écailles des poissons. Annu. des Sc. natur., 2. Sér. T. XIV, 1840.
- 3) — c) Histoire naturelle des poissons d'eau douce, Neuchâtel 1842.
- 4) ALESSANDRINI, M., De intima squamarum textura piscium, deque scutulis super chorio scatentibus Crocodili atque Armadili. Novi Commentarii Academiae Bononensis, Bd. IX, 1849.
- 5) BALFOUR and PARKER, On the structure and development of Lepidosteus. Philos. Transactions of the Roy. Soc., Part II, 1882.
- 6) BASTER, De squamis piscium. Opuscula subseciva, Harlem 1761.
- 7) BAUDELOT, E., Recherches sur la structure et le développement des poissons osseux. P. I, II. Arch. de Zool. expér. et gén., T. II, 1873.
- 8) v. BENNECKE, Die Schuppen unserer Fische. Schriften d. Physik.-ökonom. Gesellschaft zu Königsberg. Bd. XXII, 1882.
- 9) BLANCHARD, Les poissons des eaux douces de la France, Paris 1866.
- 10) BORELLUS, P., Observationum microscopicarum centuria. Observatio 37. De squamis, 1656.
- 11) BRACKEL, G., De cutis organo quorundam animalium ordinis Plagiostomorum disquisitiones microscopicae. Inaug.-Diss. Dorpat 1858.
- 12) BROUSSONET, Observations sur les écailles de plusieurs espèces de poissons qu'on croit communément dépourvues de ces parties. Journ. de Physique, 1787, T. XXXI.
- 13) BROWN, A., Some observations on the young scales of the Cod, Haddock and Whiting before shedding. Edinburgh Roy. Soc., Vol. XXIV, 1903.
- 14) CARLET, M. C., Mémoire sur les écailles des poissons téléostéens. Ann. des Sc. natur., 6. Sér. T. VIII, 1879.
- 15) COUCH, J., On the structure and manner of growth of the scales of fishes. Intellectual Observ. 12, 1868.
- 16) DARESTE, Recherches sur la classification des poissons de l'ordre des Plectognathes. Ann. des Sc. natur., 3. Sér. T. XIV, 1850.
- 17) GEGENBAUR, C., a) Ueber die Bildung des Knochengewebes. 2. Mitt. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. III, 1867.
- 18) — b) Grundzüge der vergleichenden Anatomie.

- 19) GÜNTHER, A., a) Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid fishes recently discovered in rivers of Queensland, Australia. *Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London*, Vol. CLXI, Part III, 1871.
- 20) — b) An introduction to the study of fishes, Edinburgh 1880.
- 21) HANNOVER, Sur la structure et le développement des écailles et des épines chez les poissons cartilagineux, 1868.
- 22) HERTWIG, O., a) Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. *Jen. Zeitschr.*, Bd. VIII, 1874.
- 23) — b) Ueber das Hautskelett der Fische. 1. Abt. *Morph. Jahrbuch*, Bd. II, 1876.
- 24) — c) Ueber das Hautskelett der Fische. 2. Abt. *Morph. Jahrbuch*, Bd. V, 1879.
- 25) — d) Ueber das Hautskelett der Fische. 3. Abt. *Morph. Jahrbuch*, Bd. VII, 1882.
- 26) — e) *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre*, Jena 1902.
- 27) HEUSINGLR, *System der Histologie*, Eisenach 1823.
- 28) HOFER, B., Ueber den Bau und die Entwicklung der Cykloid- und Ktenoidschuppen. *Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München*, 1889/90.
- 29) HOLLARD, a) *Monographie de la famille des Balistides*. I. p. *Ann. des Sc. nat.*, 3. Sér. T. XX, 1853. II. p., 4. Sér. T. I, 1854.
- 30) — b) *Monographie des Ostracionides*. *Ann. des Sc. natur.*, 4. Sér. T. VII, 1857.
- 31) HOOKE, *Micrographica*, London 1676.
- 32) HUXLEY, Article Tegumentary Organs. *Todd's Cyclopedia of Anatomy and Physiology*, Supplement T. V, 1859.
- 33) JOURDAIN, Sur le développement tardif des écailles chez les anguilles. *Rev. Soc. Nat.* 2, 1880.
- 34) KLAATSCH, H., a) Zur Morphologie der Fischechuppen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe. *Morph. Jahrb.*, Bd. XVI, 1890.
- 35) — b) Ueber die Herkunft der Skleroblasten. *Morph. Jahrbuch*, Bd. XXI, 1894.
- 36) — c) Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. *Anat. Anz.*, Bd. X, *Ergänzungsheft*, 1895.
- 37) KOLLMANN, J., Zahnbein, Schmelz und Zement, eine vergleichend-histologische Studie. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie*, Bd. XXII, 1873.
- 38) KÖLLIKER, A., a) Ueber die verschiedenen Typen in der mikroskopischen Struktur des Skeletts der Knochenfische. *Sitzungsber. der Physik.-med. Gesellschaft in Würzburg*, 1858.
- 39) — b) *Handbuch der Gewebelehre*, 6. Aufl., Leipzig 1884.
- 40) KUNTZMANN, Bemerkungen über die Schuppen der Fische. *Verhandlungen der Gesellschaft naturforschender Freunde Berlin*, 1824 und 1829.

- 41) LEDERMÜLLER, Amusement microscopique, Nürnberg 1764.
- 42) LEYDIG, FR., a) Ueber die Haut einiger Süßwasserfische. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. III, 1851.
- 43) — b) Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
- 44) — c) Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. V, 1854.
- 45) — d) Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt a. M. 1857.
- 46) LICHTENFELT, H., Literatur zur Fischkunde. Eine Vorarbeit, Bonn 1906.
- 47) LOEWENHOEK, Opera omnia seu arcana naturae, 1685.
- 48) MANDL, L., a) Recherches sur la structure intime des écailles des poissons. Ann. des Sc. natur., 2. Sér. T. XI, 1839.
- 49) — b) Nouvelles observations sur la structure des écailles des poissons. Ann. des Sc. natur., 2. Série, T. XIII, 1840.
- 50) MECKEL, F., System der vergleichenden Anatomie, II. Teil, Halle 1828.
- 51) MÖRNER, TH., Die organische Grundsubstanz der Fischschuppen, vom chemischen Gesichtspunkte aus betrachtet. Zeitschr. Phys. Chemie, Heft 24, 1897.
- 52) MÜLLER, J., Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und das natürliche System der Fische. Abh. d. Xgl. Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1844.
- 53) NICKERSON, J., The development of the scales of Lepidosteus. Bull. Mus. Comp. Zoology Harvard College, Vol. XXIV, 1893.
- 54) ORR, H., Beitrag zur Phylogenie der Ganoiden. Diss. Jena, 1885.
- 55) PARKER, siehe BALFOUR.
- 56) PETERS, Bericht über den mikroskopischen Bau der Fischschuppen. MÜLLERS Archiv für Anatomie und Physiologie, 1841.
- 57) PETIT, Histoire de la Carpe. Histoire de l'Académie royale des Sciences, Paris 1733.
- 58) REAUMUR, Histoire de l'Académie royale des Sciences, Paris 1718.
- 59) REISSNER, Ueber die Schuppen von Polypterus und Lepidosteus. Arch. f. Anat. u. Physiol. von REICHERT und DU BOIS-REYMOND 1859.
- 60) RYDER, J. A., On the mechanical genesis of the scales of fishes. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia, 1890.
- 61) SALBEX, Ueber die Struktur und das Wachstum der Fischschuppen. Archiv f. Anat. u. Physiol. von J. MÜLLER, 1868.
- 62) SCHAEFF, J., Untersuchungen über das Integument der Lophobranchier. Diss. Kiel, 1886.
- 63) SCHAEFFER, SCHAEFFERS vermischte Schriften, 2 Bde., 1761.
- 64) SCUPIN, H., Vergleichende Studien zur Histologie der Ganoidschuppen. Archiv f. Naturgesch., Jahrg. 62, 1896.
- 65) SIEBOLD und STANNIUS, Nouveau manuel d'anatomie comparée, Paris 1849.
- 66) STEEG, De anatomia et morphologia squamarum piscium. Diss. Bonn, 1857.

- 67) STEENSTRUP, Sur la différence entre les poissons osseux et les poissons cratilagineux au point de vue de la formation des écailles. *Ann. des Sc. natur.*, 4. Série, T. XV, 1861.
- 68) STEINHARD, Ueber Placoidschuppen in der Mund- und Rachenhöhle der Plagiostomen. *Arch. f. Naturgesch.*, Jahrg. 69, Bd. I.
- 69) SWAINE, On the scales and other tegumentary organs of fishes. *Bristol Proc. Nat. Soc.* 4, 1870.
- 70) THOMSON, S., The periodic growth of scales in Gadidae and Pleuronectidae as an index of age. *Plymouth Mar. Biol. Assoc. Journ.*, (2) Vol. VI and VII, 1904.
- 71) TIMS, M., a) On the structure of the scales in the Cod. Report of the Br. Assoc. for the Avancement of Sc., 72, Belfast 1902.
- 72) — b) The development, structure and morphology of the scales in some Teleostean fishes. *The Quarterly Journal of Microsc. Sc.*, Vol. XLIX, New Series, Part I, 1905.
- 73) USSOW, Die Entwicklung der Cycloidschuppen der Teleosteer. *Bull. Soc. Imp. des Nat. Moscou, Nouw Sér. T. XI*, 1897.
- 74) VAILLANT, L., a) Sur la valeur des certains caractères employés dans la classification des poissons. *Compt. rend. de l'Académie des Sc.*, T. LXXXV, 1872.
- 75) — b) Sur le développement des spinules dans les écailles de *Gobius niger*. *Compt. rend. hebdom. des séances de l'Académie des Sc.*, T. LXXXI, 1875.
- 76) VOGT, C., a) Embryologie des salmones, in: L. AGASSIZ, *Histoire nat. des poissons d'eau douce*, Neuchâtel 1843.
- 77) — b) Quelques observations sur les caractères qui servent à la classification des poissons Ganoides. *Ann. des Sciences natur.*, 3. Sér. T. IV, 1845.
- 78) VROLIK, J., Studien über die Verknöcherung und die Knochen der Teleosteer. *Niederl. Archiv f. Zool.*, Bd. I, 1873.
- 79) WALTHER, J., Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch.*, Bd. XVI, 1882.
- 80) WENZEL, Untersuchungen über das Schmelzorgan und den Schmelz. *Archiv für Heilkunde*, 1868.
- 81) WICKE, W., Aschenanalysen von Hechtschuppen. *LIEBIGS Ann.* 95, 1855.
- 82) WIEDERSHEIM, Zur Histologie der Dipnoerschuppen. *Archiv für mikrosk. Anatomie*, Bd. XVIII, 1880.
- 83) WEISKE, Ueber die Zusammensetzung von Fischschuppen und Fischknochen. *Zeitschr. f. physik. Chemie*, 7, 1883.
- 84) WILLIAMSON, W. C., a) On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid fishes. *Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London*, 1849, P. II.
- 85) — b) Investigations into the structure and development of the scales and bones of fishes. *Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London*, 1851, P. II.
- 86) ZITTEL, *Handbuch der Paläontologie*. Abt. I, Paläozoologie, Bd III, München und Leipzig 1887.

## Anhang II.

## Erklärung der Tafelfiguren.

## Durchgehende Bezeichnungen.

<i>ep</i> Epidermis	<i>cl</i> konzentrische Linien
<i>cu</i> Cutis	<i>osch</i> obere Schuppenschicht (Hyalodontinschicht)
<i>m</i> Muskulatur	<i>usch</i> untere Schuppenschicht (Faserschicht)
<i>bi</i> Bindegewebe	<i>sch</i> Schuppe
<i>bm</i> Basalmembran	<i>sz</i> Schleimzellen
<i>bv</i> Basalschicht der Epidermis	<i>lz</i> Leukocyten
<i>ags</i> äußere } Grenzschrift der Cutis	<i>pz</i> Pigmentzellen
<i>igs</i> innere }	<i>gef</i> Gefäß
<i>sk</i> Schuppenkeim	<i>zk</i> Zellkern
<i>skf</i> Schuppenkopf	<i>pl</i> Plasma
<i>ve</i> Vorderende der Schuppe	<i>zs</i> Zwischensubstanz
<i>epf</i> Epidermisfortsatz	
<i>epl</i> Epidermislücken	
<i>scbl</i> Skleroblasten	

## Tafel XXXVIII.

Fig. 1. Typische Cykloidschuppe von *Carassius carassius*. Nach Maceration in kochendem Wasser. *RF* Radialfurche. *LL'* deutet an, wie weit die Schuppe, vom Hinterrand *H* aus gerechnet, nicht überdeckt wird von den Nachbarschuppen. Nähe der Seitenlinie entnommen.

Fig. 2. Typische Ktenoidschuppe von *Acerina cernua*. *RF* Radialfurche. *LL'* wie in Fig. 1. Maceration in kochendem Wasser. Am Hinterrand *H* die Zähnen. In Fig. 1 u. 2 ist *V* der Vorderend der Schuppe, nach dem der Kopf zugekehrt.

Fig. 3. Junge Schuppen von streng cykloider Form von *Salmo fario*, 4 cm. Etwas vergrößert.

Fig. 4. Schuppe von *Leuciscus rutilus*. Die feine Zählung der konzentrischen Leisten *cl* ist sichtbar. *RF* Radialfurche. Vergr. 450:1.

Fig. 5. Schuppe von *Leuciscus erythrophthalmus* im Querschnitt. Nicht entkalkt. *oSch* obere (Hyalodontin-)Schicht. *uSch* untere

(Faser-Schicht). Die konzentrischen Leisten erscheinen im Querschnitt als kleine Zähnnchen. Vergr. 130:1.

Fig. 6. Querschnitt durch die Schuppe von *Leuciscus rutilus*. Nicht entkalkt. Die Hyalodentinschicht (*oSch*) ist in den äußeren Lagen mehr lamellös geschichtet. Die tieferen Schichten sind mehr prismatisch. Die Faserschicht (*uSch*) ist durchgängig lamellös. Bei *hr* sind kleine Hohlräume. Die Querschnitte der Leisten (*cl*) erscheinen als große Zacken. Vergr. 600:1.

Fig. 7. Querschnitt durch nicht entkalkte Schuppe von *Cyprinus rex cyprinorum*. Färbung mit Karbol-Xylol-Eosin. Nur die untere Schicht hat sich gefärbt, und zwar die Kittsubstanz *KS* stärker als die verkalkten Lamellen. Vergr. 350:1.

Fig. 8. Die Hyalodentinschicht einer Schuppe von *Cyprinus rex cyprinorum*. Struktur der Schicht wie in Fig. 6. Nicht entkalkt. Vergr. 600:1.

Fig. 9. Querschnitt durch den Hinterrand einer Schuppe von *Perca fluviatilis*. Nicht entkalkt. *Z* die Ktenoidzähnnchen. Die obere Schicht *osch* teilweise unterbrochen. Sie bildet allein das Zähnnchen. Vergr. 300:1.

Fig. 9 a. Querschnitt durch eine Schuppe von *Salmo fario*. Die Radialfurchen *RF'* erscheinen als Lücken der oberen Schicht. Vergr. 300:1.

Fig. 10. Stück einer geglähten Schuppe von *Leuciscus rutilus*. Die dunkler erscheinende obere Schicht hat sich teilweise abgelöst und ist zersprungen. Die schwarzen Linien sind verkohlte Plamareste, *P*. Vergr. 130:1.

Fig. 11. Die obere Schicht derselben Schuppe wie Fig. 10 bei stärkerer Vergrößerung. *P* verkohlte Plamareste. Die Sprünge *Sp* verlaufen radial. Vergr. 600:1.

Fig. 12. Isoliertes Zähnnchen vom hinteren Rande einer Schuppe von *Perca fluviatilis*. Das Zähnnchen selbst wird nur von der Hyalodentinschicht gebildet, es zeigt an der Basis eigentümliche wurzelartige Fortsätze. Die Faserschicht bildet die Unterlage für das Zähnnchen, hinter dem ein in Umbildung begriffenes Stück der oberen Schicht zu suchen ist. Vergr. 450:1.

Fig. 13 a. Faserverlauf in drei benachbarten Lamellen der unteren Schicht einer Schuppe von *Cyprinus carpio*. Nach Zerzungung. Vergr. 105:1.

Fig. 13 b. Eine isolierte Lamelle der unteren Schicht mit den parallel verlaufenden Fibrillen. Nach Zerzungung. Vergr. 700:1.

Fig. 13 c. Haut einer jungen Forelle (3 cm) mit den gekreuzten Fibrillenbündeln. *P* Farbzellen der Haut. Nach Aufhellung mit Glycerin. Vergr. 240:1.

Fig. 14 a. Einzelne Lamelle der unteren Schicht einer Schuppe von *Cyprinus carpio*. Färbung mit Karbol-Xylol-Eosin. Nach Zerzungung. Vergr. 700:1.

Fig. 14 b. Zwei übereinander gelagerte Lamellen der unteren Schuppenschicht von *Cyprinus carpio*. Färbung wie Fig. 14 a. Vergr. 300:1.

## Tafel XXXIX.

Fig. 15. Faserschicht einer Schuppe von *Leuciscus rutilus* nach dem Glühen. Die Sprungrichtung stimmt mit dem Faserverlauf überein. In der rechten, oberen Hälfte des Bildes sind die entstandenen Sprünge zweier benachbarter Lamellen eingezeichnet, in der unteren Hälfte die Sprünge in jeder Lamelle für sich allein. Vergr. 105 : 1.

Fig. 16. Die Sprünge der unteren Schicht bei starker Vergrößerung. Dieselben sind kurz und wellig. Vergr. 700 : 1.

Fig. 17. Quadratisch geformte MANDLSche Körperchen (*mk*) aus der Mitte einer Schuppe von *Leuciscus erythrophthalmus*. Vergr. 450 : 1.

Fig. 18. Elliptisch geformte Schuppenkörperchen aus der Schuppe von *Leuciscus rutilus*. Vergr. 450 : 1.

Fig. 19. Kompliziert gebaute Schuppenkörperchen aus der Mitte der Schuppe von *Leuciscus rutilus*. Vergr. 600 : 1.

Fig. 20. Schuppenkörperchen vom Rand einer Schuppe von *Leuciscus rutilus*. Der Rand der Schuppe liegt rechts im Bilde. Vergr. 450 : 1.

Fig. 21. Haut von *Leuciscus rutilus* ( $2\frac{1}{2}$  cm). Eine deutliche Basalmembran (*bm*) ist entwickelt. Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD. Frontalschnitt. Vergr. 450 : 1.

Fig. 22. Haut von *Cyprinus carpio* (15 cm). Die Basalmembran (*bm*) ist sehr stark. Färbung Formaldehydalaunkarmin. Frontalschnitt. Vergr. 460 : 1.

Fig. 23. Flächenansicht der obersten Epidermisschicht von *Salmo fario*. Die Zellen zeigen große Aehnlichkeit mit den Skleroblasten in Fig. 31. Eine Zwischensubstanz (*zs*) ist vorhanden. Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD. Vergr. 700 : 1.

Fig. 24. Haut von *Salmo fario* ( $3\frac{1}{2}$  cm). Die Anlage einer Schuppe ist noch nicht vorhanden. Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD. Vergr. 940 : 1.

Fig. 25. Haut von *Salmo fario* (4 cm). Erstes Stadium der Schuppenentwicklung. Nur die basale Epidermisschicht (*bs*) ist ausgezeichnet, die äußere Epidermisgrenze ist durch eine Linie angedeutet. Die Muskulatur ist gleichfalls weggelassen. Ebenso in den nächstfolgenden Figuren. Bei *sk* der erste Schuppenkeim. Direkt darüber beginnen die basalen Epidermiszellen sich zu vergrößern. Färbung wie in Fig. 24. Frontalschnitt. Vergr. 940 : 1.

Fig. 26. Haut von *Salmo fario* (4 cm). Zweites Stadium der Schuppenbildung. Der Schuppenkeim hat sich gegen die Epidermis verschoben. Die äußere Grenzschicht (*ags*) ist völlig unverändert. Die über *sk* liegenden basalen Epidermiszellen haben mehr Cylinderform angenommen. Die Kerne rücken an das eine Ende. Färbung wie in Fig. 24. Frontalschnitt. Vergr. 940 : 1.

Fig. 27. Haut von *Salmo fario* (4 cm). Drittes Stadium der Schuppenbildung. Der Schuppenkeim beginnt mit dem Kopf *skf* sich gegen die Epidermis hindrängen. Die basalen Epidermis-

zellen darüber sind cylindrisch geworden. Die äußere Grenzschicht (*ags*) noch völlig unverändert. Die Skleroblasten (*scbl*) ordnen sich in zwei Lagen an, am Rande gehen beide ineinander über. Färbung wie Fig. 24. Frontalschnitt. Vergr. 940 : 1.

#### Tafel XL.

Fig. 28. Haut von *Salmo fario* (5 cm). Viertes Stadium. Der Schuppenkeim hat sich schräg gestellt und dringt mit dem Hinterende (Schuppenkopf) in die Epidermis ein. Die Umbildung der basalen Epidermisschicht auf ihrem Höhepunkt. Die äußere Grenzschicht der Cutis in der Nähe des Schuppenkopfes etwas umgebildet. In der Mitte des Schuppenkeimes die zwei Skleroblastenschichten, dazwischen die erste Hartschicht. Sonst wie Fig. 27.

Fig. 29. Haut von *Salmo fario* (5 cm). Fünftes Stadium der Schuppenentwicklung. Die Schrägstellung der ganzen Anlage hat sich weiter ausgebildet. Die junge Schuppe ist zwischen den Skleroblastenschichten zu sehen. Die gegenseitige Deckung der Schuppen ist noch sehr gering (Ganoidenstadium). Die basale Epidermisschicht beginnt sich wieder zurückzubilden. Sonst wie Fig. 27.

Fig. 30. Haut von *Salmo fario* (7 cm). Sechstes Stadium der Schuppenbildung. Die gegenseitige Deckung ist vollzogen. Das wuchernde Bindegewebe (*bi*) hat die junge Schuppe von der Epidermis (*ep*) abgedrängt. Die Epidermisfortsätze (*epf*) zwischen den Schuppen hinein sind deutlich entwickelt. Die Basalschicht der Epidermis hat wieder ihren Normalzustand erreicht. Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD. Frontalschnitt. Vergr. 300 : 1.

Fig. 31. Obere Skleroblastenschicht, von der Fläche gesehen, von *Cyprinus carpio* (15 cm). *pl* Plasma, *zk* Zellkern, *zs* die Zwischensubstanz zwischen den einzelnen Skleroblasten. Die Skleroblastenschicht hat Ähnlichkeit mit der obersten Epidermisschicht in Fig. 23.

Fig. 32. Schnitt durch eine Schuppe von *Cyprinus carpio* (15 cm) mit anliegenden Skleroblastenschichten (*scbl*). Die Hyalodentinschicht hat sich intensiver gefärbt. Die Zellen der oberen Skleroblastenschicht haben reichliches Plasma, die der unteren spärliches. Erstere erscheinen zwischen die konzentrischen Linien (*cl*) eingebettet. Färbung mit Formaldehydalaunkarmin. Vergr. 460 : 1.

Fig. 33. Schnitt durch die Haut von *Cyprinus carpio* (20 cm). Die Epidermisfortsätze sind sehr lang geworden. Die Schuppen (*sch*) überdecken sich größtenteils. Das Bindegewebe umgibt die Schuppen mitsamt den beiden Skleroblastenschichten vollständig. Blutgefäße (*gef*) und Pigmentzellen (*pz*) sind reichlich vorhanden. Färbung Formaldehydalaunkarmin. Frontalschnitt. Vergr. 200 : 1.

Fig. 34. Haut von *Tinca vulgaris* (20 cm). Die gegenseitige Ueberlagerung der Schuppen kommt hier anders zum Ausdruck. Färbung Hämatoxylin n. DEL. Vertikalschnitt. Vergr. 130 : 1.

# Die Spermatogenese von *Hydrometra lacustris* L.

Von

Gottfried Wilke aus Düsseldorf.

Hierzu Tafel XLI—XLIII und 19 Figuren im Text.

## Uebersicht.

I. Einleitung. II. Historischer Abschnitt. III. Material und Methoden. IV. Biologischer Abschnitt. V. Spermatogenese: 1) Die Spermatogonien und die Vermehrungsteilungen. 2) Knänelstadium. 3) Bildung von Tetraden. 4) Die Zahl der Tetraden und die Reduktionsfrage. 5) Erste Reifungsteilung. 6) Zweite Reifungsteilung. 7) Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon.

## I. Einleitung.

Wie die Insekten in Bezug auf die Körpergestalt und die Ausbildung der Organe eine überaus große Mannigfaltigkeit zeigen, so findet man bei ihnen auch in Bezug auf die Chromosomen sehr verschiedenartige und zum Teil sehr eigenartige Verhältnisse. Insbesondere hat die Ordnung der Hemipteren (Rhynchoten) in dieser Hinsicht mannigfaltige und sehr merkwürdige Befunde ergeben.

Ich wurde von Herrn Professor H. E. ZIEGLER auf das verschiedene Verhalten der Chromosomen gerade bei den Hemipteren aufmerksam gemacht und untersuchte auf seinen Vorschlag die Spermatogenese des „Wasserläufers“, *Hydrometra lacustris*. Ich darf es nicht unterlassen, meinem hochverehrten Lehrer an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen für die große Aufmerksamkeit, die er mir im Verlauf der Untersuchung schenkte, und die vielseitigen Aufklärungen und Anregungen, durch welche er mir das genaue Studium der komplizierten Verhältnisse erleichterte.

## II. Historischer Abschnitt.

Bevor ich zu meinen eigenen Befunden übergehe, gebe ich eine knappe Uebersicht über die Spermatogenesen der Hemipteren. Die Untersuchungen sind in den Resultaten so verschieden, ja, in Bezug auf wichtige Punkte direkt widersprechend, so daß ein Ueberblick der Literatur höchst wünschenswert erscheint. Dabei ver-

dienen die Arbeiten der amerikanischen Forscher, insbesondere die interessanten Schriften von E. B. WILSON, eingehende Berücksichtigung.

Im Jahre 1891 eröffnete HENKING, der Entdecker des accessorischen Chromosoms, die Reihe der Untersuchungen mit der Arbeit „Ueber die Spermatogenese und deren Beziehungen zur Entwicklung bei *Pyrrhocoris apterus* L.“ Die Normalzahl der Chromosomen beträgt bei diesem Objekt 24. Nach den Vermehrungsteilungen der Ursamenzellen legen sich die Chromosomen zum Knäuel zusammen. Es ist außerdem ein großer Nucleolus vorhanden. Nach der Auflockerung des Knäuels bilden sich Kernschleifen, die sich sehr fein im Kern verteilen. Dann entsteht ein Fadenknäuel, aus dem 12 Ringe hervorgehen. Diese werden zu 12 Doppelkugeln. Von diesen ist eine aus dem Nucleolus hervorgegangen. Es folgt die erste Reifungsteilung, die jeder Spermatocyte zweiter Ordnung 12 Chromosomen gibt. Diese Teilung ist eine Reduktionsteilung. Ihr folgt die zweite Reifungsteilung, eine Aequationsteilung. Bei dieser letzten Teilung geht ein Chromosom ungeteilt in die Spermatide über, das accessorische Chromosom. Es gibt also zwei Arten von Spermatozoen, eine mit dem accessorischen Chromosom, die andere ohne dasselbe.

Dieser Arbeit folgt eine lange Pause bis zum Jahre 1897. Da veröffentlichte MONTGOMERY eine „Premilinary Note on the Chromatin Reduction in the Spermatogenesis of *Pentatoma*.“ In den Spermatogonien fand MONTGOMERY 14 Chromosomen. Diese vereinigen sich später in einem Knäuel. Eine longitudinale Spaltung des Fadens ist nicht sichtbar. Der Faden, der bisher zusammenhing, zerbricht durch Querteilung in 3 oder 4 Stücke. Letztere teilen sich wieder quer, so daß 7 Stücke daraus hervorgehen, welche bald die Gestalt länglicher Chromosomen annehmen. Diese schnüren sich darauf in der Mitte ein. Die erste Reifungsteilung ist eine Querteilung, die zweite ebenfalls! In beiden wird der Nucleolus auch geteilt.

Als dritter Autor trat im Jahre 1898 PAULMIER auf mit seiner „Chromatin Reduction in Hemiptera“. Hier werden mehrere Species untersucht, aber der Verlauf der Spermatogenese wird nur bei einer derselben, *Anasa tristis*, vollständig verfolgt. Nach den Vermehrungsteilungen sammelt sich das Chromatin an einer Stelle des Kernes. Es kommt schließlich zur Bildung von längsgespaltenen Segmenten. Aehnliche Resultate ergaben Untersuchungen an *Euplecta galeator* und *Chariesterus autemator*. Ferner untersuchte PAULMIER *Euchistus variolarius*, aus derselben Unterfamilie, zu

welcher MONTGOMERYS *Pentatoma* gehört. Auch hier konstatierte er Längsspaltung. Die erste Reifungsteilung ist eine Reduktions-, die zweite eine Aequationsteilung. Bei anderen Pentatomiden, *Podisus*, *Mormidea*, *Coenus*, *Nezara*, trifft er ebenfalls längsgespaltene Segmente. Ähnlich verhält sich auch *Lygaeus turcicus*. Aus diesen wenigen Beobachtungen glaubt PAULMIER den doch etwas fernliegenden Schluß ziehen zu können, daß bei den heteropteren Hemipteren die erste Reifungsteilung eine Reduktions-, die zweite eine Aequationsteilung sei. Es war allerdings kaum möglich, nach diesen Beobachtungen dies mit Sicherheit zu behaupten. Dieser Schluß wurde später dann auch durch die wichtigen Arbeiten von GROSS über *Syromastes* und *Pyrrhocoris* ins Schwanken gebracht.

Im Jahre 1898 erschien sodann die Arbeit von MONTGOMERY über *Pentatoma*<sup>1)</sup>. In den Spermatogonien sind 14 Chromosomen enthalten. Hieraus entstehen nach den Vermehrungsteilungen ebenso viele fadenförmige Gebilde. Ein Chromosom behält jedoch seine ursprüngliche Gestalt bei. Das ist der „Chromatin-Nucleolus“. Während die übrigen Chromosomen in Synapsis treten, bleibt er unverändert. Außer ihm erscheint noch ein Nucleolus. Während der Synapsis legen sich die Chromosomen aneinander; nach derselben sind nur noch 3—6, in den meisten Fällen 4 Fäden vorhanden. Der Chromatin-Nucleolus kann in mehrere Stücke zerfallen. Es folgt nun eine Wachstumsperiode, während der die Fäden sich auflösen und im Kern verbreiten. Danach treten wieder 3—6 längliche Schleifen auf, wovon sich einige teilen. Schließlich sind in allen Fällen 7 Schleifen vorhanden, die sich durch Verkürzung in hantelförmige Figuren umwandeln. Dieselbe Gestalt nimmt auch der Chromatin-Nucleolus an. Es folgen die beiden Reifungsteilungen, die beide Reduktionsteilungen sind. Ein accessorisches Chromosom ist nicht beobachtet worden.

Schon im folgenden Jahre, 1899, folgte eine „Correction“ von MONTGOMERY über *Pentatoma* (= *Euchistus*). Er erklärt in kurzen Worten, daß die zweite Reifungsteilung keine Reduktionsteilung, sondern eine Aequationsteilung sei.

1899 erschien PAULMIERS ausführliche Arbeit über *Anasa tristis*. Die Spermatogonien enthalten 22 Chromosomen<sup>2)</sup>, die einen Längs-

1) Dieser Name wurde später von ihm durch *Euchistus* ersetzt, da er zuerst falsch bestimmt hatte. Ich werde also im folgenden immer schreiben *Pentatoma* (= *Euchistus*).

2) Die Zahl 22 wird neuerdings von WILSON (1905, I) als unrichtig angegeben und durch 21 ersetzt. Auch in PAULMIERS

spalt erkennen lassen. Es folgen die Vermehrungsteilungen. Nach diesen tritt das Chromatin in Synapsis mit Ausnahme zweier kleiner Chromosomen, welche sich zu einem vereinigen. Aus dieser Synapsis gehen 10 stäbchenförmige Chromatinelemente hervor, die einen Längsspalt erkennen lassen. Sie vergrößern sich, werden dann aber an den Grenzen unscharf. Darauf vollzieht sich wiederum eine Verdichtung; indes treten jetzt Stäbchen auf, welche in der Mitte eine Knickung haben. Aus diesen bilden sich durch Verkürzung Tetraden. Die beiden kleinen Chromosomen, die sich ja vereinigt hatten, verwandeln sich ebenfalls durch Längs- und Querteilung in eine Tetrade. Von den nun folgenden beiden Reifungsteilungen ist die erste eine Reduktions-, die zweite eine Aequationsteilung. In der ersten Reifungsteilung wird die kleine Tetrade mitgeteilt, in der zweiten jedoch nicht. Vielmehr geht in dieser ihr Bestandteil ganz in eine Spermatide über, so daß wir also ein accessorisches Chromosom haben.

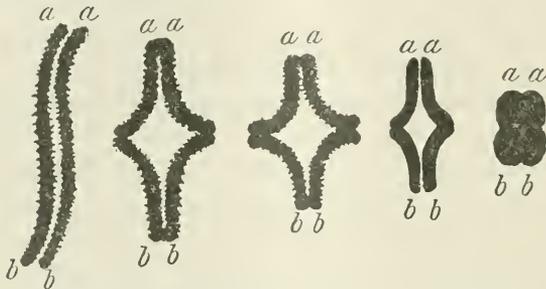


Fig. A. Bildung der Vierergruppen in den Samenzellen von *Anas tristis*. Nach PAULMIER.

Das Jahr 1901 brachte eine Arbeit MONTGOMERYS, in der er ungefähr 20 Species von Hemipteren beschreibt. Es kann natürlich von einer ausführlichen Darstellung nicht die Rede sein. Aus seinen Beobachtungen geht hervor, daß die Spermatogenese der Hemipteren ganz erhebliche Verschiedenheiten aufweist. Auf diese Tatsache hatte schon PAULMIER hingewiesen. Die Normalzahl schwankt zwischen 14 und 36. Bei einigen trifft er auch ungerade Zahlen an. In den meisten Fällen zeichnen sich einige Chromosomen durch geringere Größe von den übrigen aus. Es bilden sich hantelförmige Tetraden,

Originalpräparaten konnte WILSON immer nur die Zahl 21 konstatieren! PAULMIER scheint die Zahl 22 mehr aus theoretischen Gründen angenommen zu haben.

an welche sich 2 Fäden von den Centrosomen her anheften, was zweifellos auf eine Längsspaltung hindeutet.

Im Jahre 1904 erschien eine vorläufige Mitteilung von GROSS, „Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren“, welcher in demselben Jahre die Hauptarbeit „Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus*“ folgte. Die Zahl der Chromosomen in einer Äquatorialplatte der Spermatogonie beträgt 22. Unter diesen sind 2 besonders kleine Chromosomen. Sämtliche Chromosomen strecken sich, nachdem sie die Vermehrungsteilungen durchgemacht haben, in die Länge. Jedoch behalten 2, welche den 20 größeren Chromosomen zugerechnet werden müssen, ihre ursprüngliche Form bei. Die übrigen treten in die Synapsis ein, während welcher die beiden oben erwähnten Chromosomen etwas auseinander rücken.

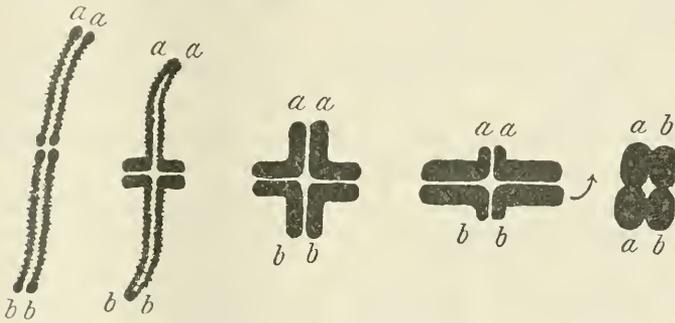


Fig. B. Bildung der Vierergruppen bei *Syromastes marginatus*. Nach GROSS.

Aus dem Knäuel scheidet sich mehrere Bröckchen aus, die sich zu einem Nucleolus vereinigen. Der Knäuel lockert sich allmählich auf, und wir haben, abweichend von anderen Hemipteren, ein echtes Spiremstadium. Der Faden zerfällt in Segmente verschiedener Größe. Diese werden schließlich gleich lang, 2 sind jedoch kürzer als die übrigen. Durch Schlüsse stellt GROSS fest, daß 20 Segmente, 18 lange und 2 kurze, vorhanden sein müssen. Außerdem haben wir noch die 2 Chromosomen, welche sich in der Spermatogonie nicht gestreckt haben. Sie bilden nun einen Chromatin-Nucleolus, während die übrigen Fäden zackig werden. Der Nucleolus zerbröckelt und verschwindet. Die nun folgende Tetradenbildung geschieht, nachdem sich 2 längsgespaltene Chromosomen von gleicher Länge aneinander gelegt haben, nach Fig. B. Die Chromosomenhälften verschmelzen an den oberen bzw. unteren Enden, verkürzen sich und wachsen an den aneinander gelegten Enden

nach außen. Die hieraus entstandene Tetrade mit gleich langen Armen vom Baue  $\frac{a|a}{b|b}$  dreht sich um  $90^\circ$  und hat also in der

Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung den Bau  $\frac{a|b}{a|b}$ . Somit wird diese zu einer Aequationsteilung. Die zweite Teilung ist eine Reduktionsteilung. Jedoch vollzieht sie sich nicht in der bisher bekannten Weise, daß die Chromosomindividuen a und b getrennt werden, sondern diese Chromosomindividuen werden jedes der Quere nach halbiert, so daß also jede Spermatide Bestandteile von beiden Chromosomen erhält. Es tritt auch ein accessorisches Chromosom auf, so daß wir 2 Sorten Spermatozoen haben. Diese Ansicht von GROSS über die Tetradenbildung steht im Widerspruch zu der PAULMIERS. Dieser Forscher ließ die Tetraden ja nur durch Verkürzung des längsgespaltenen Fadens entstehen, wie es in Fig. A dargestellt ist. Wir haben also auf der einen Seite den Präreduktionstypus, wie er von PAULMIER bei *Anasa tristis* gefordert wird (Fig. A), auf der anderen Seite den Postreduktionstypus von GROSS bei *Syromastes* (Fig. B).

In den Jahren 1905 und 06 erschienen 3 Arbeiten des amerikanischen Forschers E. B. WILSON, welche neue Befunde bei Hemipteren und auch neue Gesichtspunkte enthalten. In seiner ersten Arbeit untersucht WILSON *Lygaeus turcicus*, *Coenus delius*, *Euchistus fissilis*, *E. spinosus*, *Brachymena*, *Trichopepla* und *Nezara*. Schon MONTGOMERY hatte bei *Coenus delius* und *Euchistus tristigmus* die Erscheinung beobachtet, daß die Anzahl der Chromosomen bei den Teilungen der Spermatocyten erster und zweiter Ordnung wechselt, indem die Spermatocyte zweiter Ordnung 8, die Spermatide 7



Fig. C. Prophase der zweiten Reifungsteilung bei *Lygaeus turcicus*. *i* Idiochromosomen. Aus WILSON.

die beiden Teilungen getrennt durchmachen oder sich vor der ersten Reifungsteilung zu einem zweiwertigen Chromosom vereinigen. WILSON fand nun bei genauer Untersuchung des oben genannten Materials, daß die Zellen mit 8 Chromosomen Spermatocyten erster Ordnung waren, die vor der ersten Reifungsteilung

Chromosomen besitzt. Zur Erklärung dieser Tatsache hatte MONTGOMERY, der Spermatocyten erster und zweiter Ordnung verwechselte, angenommen, daß 2 Chromosomen, die er Chromatin-Nucleoli nannte, entweder

standen, und daß die mit 7 Chromosomen Spermatocyten zweiter Ordnung waren, die vor der zweiten Reifungsteilung standen. Die Verminderung der Chromosomen von 8 auf 7 findet in der Prophase der zweiten Reifungsteilung statt durch Konjugation von 2 ungleichen Chromosomen (Chromatin-Nucleoli MONTGOMERYS!). Diese Chromosomen nennt WILSON „Idiochromosomen“.

Wir können uns WILSONS Befund am besten an einem Schema klar vor Augen führen, an dem wir das typische Verhalten der Chromosomen überblicken. Als Normalzahl gelte 14, wie sie bei den meisten untersuchten Tieren sich vorfand. Unter diesen 14 Chromosomen sind also

12 gewöhnliche Chromosomen, die ich mit arabischen Ziffern angebe,

2 Idiochromosomen verschiedener Größe. Ich bezeichne das größere mit *I*, das kleinere mit *i*.

Die ausgezogenen Linien bedeuten eine Reduktionsteilung, die gestrichelten eine Aequationsteilung.

WILSON konstatierte also, daß die gewöhnlichen Chromosomen eine Prä-, die Idiochromosomen dagegen eine Postreduktion durchmachen.

Die zweite seiner Arbeiten handelt über die drei verschiedenen von ihm aufgestellten Arten sich abweichend verhaltender Chromosomen. Er nennt alle abweichenden Chromosomen „Heterochromosomen“. Die drei Arten sind: die Idiochromosomen, die Mikrochromosomen oder m-Chromosomen und die accessorischen oder heterotropen Chromosomen. Seine zweiten Untersuchungen beziehen sich auf *Alydus pilosulus*, *Anasa tristis*, *Archimerus calcarator*, *Banasa calva*, bei welchen also die Mikrochromosomen vorkommen.

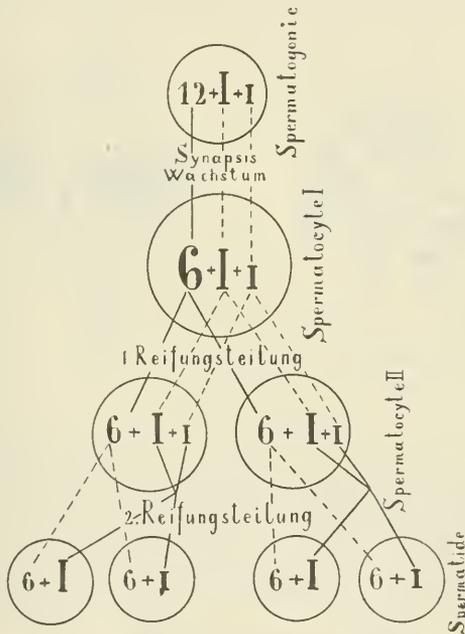


Fig. D. Schema zur Veranschaulichung der Idiochromosomen. Aufgestellt nach WILSONS Schrift I, 1905.

Diese zeichnen sich in den Spermatogonien durch besondere Kleinheit aus, wie die Abbildung (E) zeigt. Untereinander sind sie in den meisten Fällen von gleicher Größe. Dies ist jedoch nicht immer der Fall. Ihre Eigentümlichkeit besteht darin, daß sie sich während der Wachstumsperiode nicht zu einem zweiwertigen Körper vereinigen, sondern dies erst in der Prophase der ersten Reifungsteilung tun. Infolge dieser Konjugation hat die Spermatoocyte zweiter Ordnung ebenso viele Chromosomen wie die Spermatische. Sie werden in der ersten Reifungsteilung wieder voneinander getrennt, wie aus der Figur F ersichtlich ist.



Fig. E.

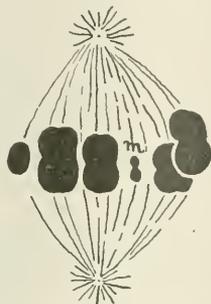


Fig. F.

Fig. E. Spermatogonie von *Anasa tristis*.  
m Mikrochromosomen.  
Aus WILSON.

Fig. F. Metaphase der ersten Reifungsteilung bei *Archimerus calcarator*. m konjugierte Mikrochromosomen. Aus WILSON.

Das accessorische Chromosom ist stets unpaar und vollzieht seine Teilung entweder in der ersten oder zweiten Reifungsteilung. Es kommt stets in Gemeinschaft mit den Mikrochromosomen vor. Ausgenommen ist jedoch *Banasa calva*, wo es neben Idiochromosomen vorkommt. Infolgedessen haben wir hier 4 verschiedene Arten von Spermatozoen zu unterscheiden:

- 1) solche ohne accessorisches, mit 1 großem Idiochromosom
- 2) " " " " 1 kleinem "
- 3) " mit accessorischem, " 1 großem "
- 4) " " " " 1 kleinem "

Für die 3 verschiedenen Arten Heterochromosomen gilt das Folgende:

Die Idiochromosomen sind typisch ungleich (bei *Nezara hiliaris* jedoch gleich!). Sie können sich während der Synapsis paaren; es ist dies jedoch nicht immer der Fall. Stets aber treten sie getrennt in die erste Reifungsteilung ein, nach welcher sie sich zu einer asymmetrischen Dyade vereinigen, die durch die zweite Reifungsteilung wieder in ihre Komponenten zerlegt wird.

Die Mikro- oder m-Chromosomen sind gewöhnlich sehr klein und bilden ein symmetrisches Paar in der Spermatogenie. In der Prophase der ersten Reifungsteilung vereinigen sie sich und liefern einen zweiwertigen Körper. Sie werden getrennt, ohne verschmolzen zu sein. Jedes Mikrochromosom teilt sich in der zweiten Reifungsteilung.

Das accessorische Chromosom ist ohne Genossen in der Spermatogenie. Es teilt sich nur einmal im Verlauf der Spermatogenese, entweder in der ersten oder in der zweiten Reifungsteilung. Es ist wahrscheinlich entstanden durch Verschwinden eines gleich großen Genossen. Die Idiochromosomen betrachtet WILSON als eine Stufe dieser Rückbildung. So kommen z. B. bei *Nezara* 2 gleich große Idiochromosomen vor. Das eine hiervon müßte kleiner werden (wie dies Verhältnis ja bei *Lygaeus turcicus* vorkommt), und wenn es ganz verschwunden ist, so nennt man das andere eben accessorisches Chromosom.

Die dritte Arbeit von WILSON handelt über die Bestimmung des Geschlechtes. Er hält das accessorische Chromosom für dasjenige Element, welches das weibliche Geschlecht bestimmt. Diese Auffassung ist das Extrem zu der Ansicht von Mc CLUNG, der im accessorischen Chromosom einen das männliche Geschlecht bestimmenden Faktor erblickt. Im übrigen brauche ich auf die WILSONSchen Spekulationen hier nicht näher einzugehen, da sie außerhalb unserer Betrachtung liegen.

In seiner letzten Arbeit (1906) über „Die Spermatogenese von *Pyrrhocoris apterus*“ unterzieht GROSS das schon von HENKING 1891 studierte Objekt einer Nachuntersuchung. GROSS weicht in der Auffassung des Reduktionsmodus von HENKING ab. Er findet

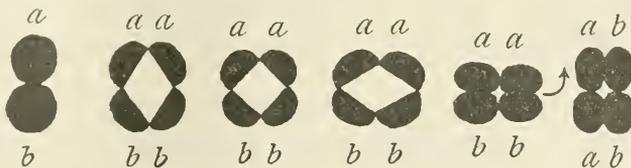


Fig. G. Schema der Tetradenbildung bei *Pyrrhocoris apterus*. Nach GROSS.

auch bei *Pyrrhocoris* die schon 1904 an *Syromastes* entdeckte Tetradenbildungsweise. Diese wird in Fig. G dargestellt. Während also nach HENKINGS Auffassung die Tetrade den Bau  $\frac{a\ a}{b\ b}$  hat, besitzt sie nach GROSS die Zusammensetzung  $\frac{a\ b}{a\ b}$  während der ersten

Reifungsteilung. Infolge dieser Auffassung kommt GROSS auch bei der zweiten Reifungsteilung zu derselben Deutung, welche ich schon bei Syromastes weiter oben beschrieben habe. Aus diesem Gegensatz in einem so wichtigen Punkte bei zwei durchaus exakten Beobachtern ersieht man, wie kompliziert die Spermatogenese bei den Hemipteren verläuft. Nach der zweiten Reifungsteilung tritt bei *Pyrrhocoris* ein Nebenkern auf, welcher cytoplasmatischen Charakters ist. Das Centriol teilt sich, nachdem es zwischen Kern und Nebenkern gewandert ist. Das eine der beiden bleibt an dieser Stelle, das andere dagegen wandert auf der Scheidewand des aus zwei Hälften bestehenden Nebenkernes in entgegengesetzter Richtung weiter. So entsteht der Achsenfaden des Spermatozoons.

Dies sind in aller Kürze die Ergebnisse, welche bei den Hemipteren bisher erzielt worden sind. Folgende Tabelle gibt noch einen kurzen Ueberblick.

	Objekt	Autor	Reifungsteilung		accessorische Chromosomen
			I	II	
1891	<i>Pyrrhocoris</i>	HENKING	Reduktion	Aequation	1 accessorisches
1897	<i>Pentatoma</i> (= <i>Euchistus</i> )	MONTGOMERY	"	Reduktion	—
1898	<i>Anasa</i>	PAULMIER	"	Aequation	1 accessorisches
1898	<i>Pentatoma</i> (= <i>Euchistus</i> )	MONTGOMERY	"	Reduktion	—
1899	"	"	"	Aequation	—
1899	<i>Anasa</i>	PAULMIER	"	"	1 accessorisches
1904	<i>Syromastes</i>	GROSS	Aequation	Reduktion	1 accessorisches
1905	verschiedene	WILSON	Reduktion	Aequation (gewöhnl. Chrom.)	
1906	"	"	Aequation	Reduktion (Idiochrom.)	
1906	<i>Pyrrhocoris</i>	GROSS	Aequation	Reduktion	1 accessorisches

### III. Material und Methoden.

Die zur Untersuchung erforderlichen Tiere verschaffte ich mir aus den Tümpeln nahe den Saaleufern bei Jena. Als Fangzeit eigneten sich am besten die heißen Mittagsstunden, während welcher die Hydrometren sich zahlreich auf den Teichen herumtummelten. Den Tieren wurde, nachdem ihnen der Kopf abgeschnitten war, unter physiologischer Kochsalzlösung die Hoden entnommen. Danach kamen diese sofort in das starke FLEMMINGSche

Gemisch<sup>1)</sup>. In diesem verweilten sie  $1/2$ —24 Stunden. Als vorzüglich hat sich die 24-stündige Fixierung bewährt, obschon durchaus brauchbare Resultate schon nach der kürzesten Fixierung erzielt wurden. Von großer Wichtigkeit ist, daß die Hoden nach dem Fixieren gut ausgewaschen werden, und zwar dauert die Auswaschung in fließendem Wasser so lange, wie die Fixierzeit betrug.

Die Dicke der Schnitte betrug 2—5  $\mu$ . Gefärbt habe ich mit dem HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylin<sup>2)</sup>.

Diese Färbung erwies sich, was Klarheit und scharfe Begrenzung der Bilder anbelangt, als vorzüglich. Ferner habe ich als Kontrollfärbung mit gutem Erfolg die mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin angewandt. Doch sind die damit erzielten Bilder weniger für die stärkeren Vergrößerungen geeignet als diejenigen, welche mit HEIDENHAINschem Eisenhämatoxylin gefärbt sind. Sie sind lichtschwächer, aber immer noch deutlich genug, um Details erkennen zu können. Ebenso brauchbar erwies sich Safranin.

Als Plasmafarbstoff habe ich Lichtgrün verwandt, das eine schöne intensive Färbung lieferte.

1) Lösung I	Lösung II
Aqua dest. 150 ccm	(im Dunkeln aufzubewahren)
5-proz. Chromsäure 37,5 "	50 ccm 2-proz. Osmiumsäure
Eisessig 3,75 "	

Die beiden Lösungen werden vor dem Gebrauch im Verhältnis ihrer Volumina gemischt.

2) Die Behandlung geschieht nach folgender Tabelle:

Eisenalaun (= Eisenoxydammoniak 2-proz.) 24—36 Stunden

↓

Aqua dest. 15—20 Min.

↓

Eisenhämatoxylin 1 Proz. (alte Lösung!) 24—48 Stunden

↓

Aqua dest. 10 Min.

↓

Eisenalaun 2-proz. Differenzieren. Kontrollieren!

↓

Aqua dest. 5 Min.

↓

Aqua font. Abspülen 20—30 Min.

↓

Aqua dest.

↓

Alk. 35-proz., 70-proz., 94-proz., absol.

↓  
Xylol

↓  
Einschließen in Kanadabalsam.

Die Untersuchung geschah bei künstlichem (Gas-)Licht. Dasselbe eignet sich viel besser als Tageslicht, indem die Kontraste innerhalb der Zelle besser sichtbar werden.

Die Zeichnungen wurden mit  $\frac{1}{12}$  homogener Immersion (Zeiß) in Verbindung mit den Kompensationsokularen 4, 8, 18 frei nach dem Objekt angefertigt.

#### IV. Biologische Bemerkungen.

Die Hydrometriden kann man wohl als eine der biologisch interessantesten Gruppen unter den Hemipteren bezeichnen. Jedermann hat ihnen wohl schon zugeschaut, wie sie unermüdlich bald stoßweise über den Teich eilen, bald längere Zeit auf ein und demselben Flecke stehen bleiben.

Ihre Fähigkeit, auf dem Wasser zu stehen, können wir uns erklären, wenn wir das Ende eines Laufbeines näher betrachten. Das Tier hat 3 Beinpaare, deren Längen im Verhältnis 2 : 5 : 3 stehen. Die Vorderbeine (Taf. XLI, Fig. 1) sind also die kürzesten. Als Lauffüße werden die beiden letzten Beinpaare benutzt. Die mittleren, die ja die längsten sind, stehen wie Ruder vom Tierkörper ab (Taf. XLI, Fig. 2). Das ganze Fußende ist mit vielen Härchen besetzt, von denen immer eines sehr lang gezogen ist. Außerdem sind noch 2 Krallen vorhanden, die beweglich sind und in das Wasser getaucht werden können. Diese Härchen werden mit Fett bestrichen, wie ich unten genauer angebe. Hierdurch kann die Oberflächenspannung des Wassers nicht überwunden werden. Genau wie das mittlere Beinpaar ist das letzte gebaut (Taf. XLI, Fig. 3). Von der Wirkung der Oberflächenspannung kann man sich überzeugen, wenn man eine mit Fett bestrichene Nadel auf das Wasser legt. Diese sinkt dann nicht unter. Sie wirft einen breiten Schatten, da sich eine Vertiefung des Wassers bildet, in deren Mitte die Nadel liegt. Auch der Hydrometrenfuß wirft einen sehr großen Schatten, was eben beweist, daß sich an der Oberfläche des Wassers eine flache Grube bildet, in welcher der Fuß ruht. Die Vorderbeine dienen zum Festhalten der Nahrung, die aus kleinen, auf das Wasser fallenden Insekten besteht. Infolgedessen sind hier die Krallen mächtiger entwickelt als an den hinteren Beinpaaren. Die Härchen dagegen sind nicht so gut entwickelt wie an den letzteren. Es liegt also hier ein schönes Beispiel der Anpassung an eigenartige Lebensweise vor.

Setzt man eine *Hydrometra* auf das Land, so benimmt sie sich sehr ungeschickt. Auch hier sucht sie ihre gewohnte Bewegungsart fortzusetzen; das Tier führt also die tollsten Luftsprünge aus.

Sehr interessant ist folgender Versuch. Man taucht ein Tier mit Körper und Beinen längere Zeit unter Wasser. Setzt man es nun wieder auf die Oberfläche desselben, so sinkt es mit allen Extremitäten ein. Befindet sich das Tier nahe an einem Blatt, so sucht es dasselbe zu erreichen. Hierauf angelangt, streicht es das mittlere Beinpaar am Rüssel auf und ab. Wahrscheinlich werden die Beine hier mit einem Speichel befeuchtet, der sich nicht mit dem Wasser mischt und folglich wie eine Einfettung wirkt. Wenn das zweite Beinpaar beendet ist, so folgt das dritte. Letzteres kann jedoch nicht bis an den Rüssel gebracht werden. Infolgedessen wird es mit dem Fett des ersten Beinpaares eingerieben. Ist dieser Vorgang besorgt, so ist das Tier wieder befähigt, seinen Lauf auf dem Wasser fortzusetzen.

Befindet sich auf der Wasseroberfläche des Gefäßes kein Ruheplatz, so kriecht es an die Glaswand. Die Tiere können nämlich an der glatten, vertikalen Wand heraufklettern, was offenbar darauf beruht, daß die Haare der Laufbeine in eingefettetem oder in nassem Zustande eine starke Adhäsion an das Glas haben. An dieser Glaswand besorgt die *Hydrometra* dann dieselben Vorgänge, die vorhin beschrieben wurden.



Fig. H.

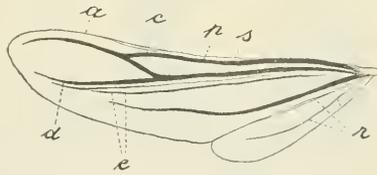


Fig. J.

Fig. H. Vorderflügel.

Fig. J. Hinterflügel. *a* Costa apicalis, *c* Costa connectens, *h* Costa primaria, *s* Costa sustensa, *d* Costa decurrens, *l* Costae lineatae, *r* Costae radiantae.

Die *Hydrometren* besitzen einen stark wirkenden Stinkapparat. Sobald man die Tiere in die Hand nimmt, kann man schon auf einige Entfernung den ganz unangenehmen Geruch wahrnehmen. Sie haben ferner 2 Paar Flügel, die auch zum Fluge benutzt werden müssen. Denn man findet oft *Hydrometren* auf großen Wasserlachen, die infolge Regengüssen u. s. w. entstanden sind.

Die Tiere können also nur durch Fliegen dorthin gelangt sein<sup>1)</sup>. Der Geschlechtstrieb ist stark entwickelt. Oft fand ich sogar kopulierte Tiere unter denjenigen, die ich in einer Schachtel mit nach Hause genommen hatte, ohne daß die Tiere beim Fangen schon in Kopulation gewesen wären.

Der Hinterleib hat die Form eines Schiffes, wie der Querschnitt (Fig. K) zeigt. Nach oben ragen zwei Erhöhungen seitlich hervor, und auf der wagerechten Platte zwischen denselben ruhen die Flügel. Diese Platte ist nicht behaart, während der übrige Körper mit feinen Härchen, die von vorn nach hinten, der Längsrichtung des Tieres nach, gerichtet sind, besetzt ist. Die Tracheen münden an den Seiten der eben erwähnten Erhöhungen (Fig. K), gerade unter den Muskelbündeln, welche diese Erhöhungen in

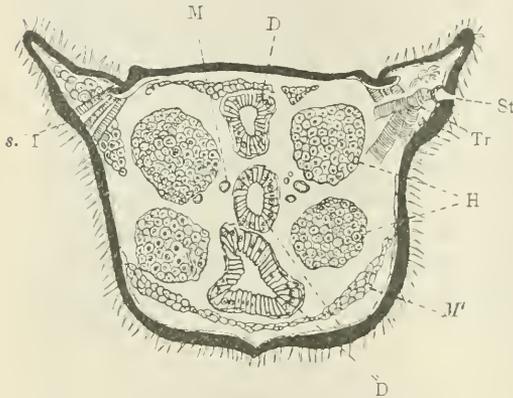


Fig. K.

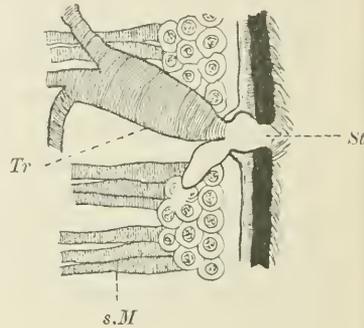


Fig. L.

Fig. K. Querschnitt durch das Abdomen von *Hydrometra lacustris*. D Darm, M MALPIGHISCHE Gefäße, H Hoden, M' Muskeln, Tr Trachee, St Stigma, s.M segmentale Muskeln.

Fig. L. Längsschnitt durch das Abdomen von *Hydrometra lacustris*. Tr Trachee, die sich verästelt, St Stigma, s.M segmentale Muskeln.

querer Richtung durchziehen. Die Stigmen liegen segmental und sind in den Segmenten 2—6 des Abdomens vorhanden. Im 1. und 7. Segment habe ich nie Stigmen finden können. Im Längsschnitt mündet die Trachee so, wie es in Fig. L dargestellt ist.

1) Neuerdings habe ich den Flug der Hydrometren durch folgendes Experiment nachgewiesen. An einem sehr heißen Tage habe ich ungefähr 20 Tiere in einem verschlossenen Glas etwa 10 Stunden ohne Wasser aufbewahrt. Oeffnete ich sodann das Glas und schüttete dann die Hydrometren auf die Fensterbank, so breiteten alle ihre Flügel aus und flogen mit Blitzesschnelle davon.

Man sieht wieder die Muskeln (welche in jedem Segment sich wiederholen) und die sich verästelnde Trachee. Das Stigma wird nach außen von einem Haarkegel geschützt, welcher aus ebensolchen kleinen soliden Härchen besteht, wie sie die Unterfläche und die Seitenflächen des Hinterleibes bedecken. Durch Einstülpung der äußeren dichten Chitinschicht ist ein kleines Bläschen entstanden. Dieses Bläschen läuft in ein blindes Säckchen aus. An der Grenze zwischen dem Bläschen und dem Säckchen mündet die Trachee in das Bläschen aus. Es scheint mir, daß sich am Ende des Säckchens ein kleiner Muskel ansetzt; es ist mir aber unmöglich gewesen, ihn bei stärkster Vergrößerung mit genügender Deutlichkeit zu sehen.

Die Körperdecke besteht aus einer sehr dicken Chitinschicht, an der man zwei Lagen unterscheiden kann, eine schwarze und eine helle. Die letztere umgibt das Bläschen der Tracheenmündung, wie aus Fig. L ersichtlich ist.

## V. Spermatogenese.

### 1. Die Spermatogonien und die Vermehrungsteilungen.

Der männliche Geschlechtsapparat von *Hydrometra* hat eine etwas andere Gestalt als die, welche man bei vielen Hemipteren antrifft. Während er bei diesen aus einer Anzahl schlauchartiger Follikel besteht, sieht man bei *Hydrometra* jederseits einen U-förmig gebogenen Hoden; dieser hat an seinem blinden Ende noch einen kurzen dünnen Anhang, der eine Fortsetzung des Bindegewebes des Hodens ist (Taf. XLI, Fig. 4). Der Hode biegt sich oben um und geht in den Samenleiter über (*b* in Fig. M). Dieser ist eine Röhre, deren Längsschnitt in Fig. 5 (Taf. XLI) abgebildet ist. Die Wand des Samenleiters enthält eine Menge Zellen, deren Begrenzungen nicht gut zu erkennen sind. Die Kerne liegen mit großer Regelmäßigkeit gleich weit von der äußeren Wand entfernt. Sie haben, wie dies Fig. 6 (Taf. XLI) zeigt, eine deutliche Membran und im Innern das Chromatin sehr unregelmäßig verteilt. Außerdem ist noch ein Netzwerk im Innern vorhanden. Außerlich ist der Samenleiter noch von einer dichteren

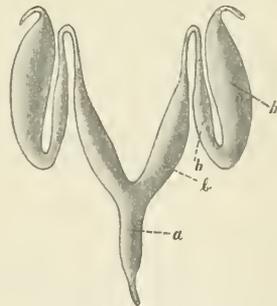


Fig. M. Männlicher Geschlechtsapparat von *Hydrometra lacustris*. *h* Hoden, *b* paariger Samenleiter, *a* unpaariger Ausführungsgang.

Lamelle bekleidet, in der feine Körnchen in sehr großer Anzahl vorhanden sind. In dem Samenleiter liegen die Spermatozoen bündelweise, wie das Fig. 5 (Taf. XLI) auch zeigt. Der Samenleiter ist paarig. Die beiden Samenleiter gehen bald in einen gemeinsamen Ausführungsgang über (*a* in Fig. M).

Die Spermatogenese ist während der Monate Mai bis September in voller Blüte. Die jüngsten Stadien trifft man direkt an dem blinden Ende des Hodens oder doch sehr nahe an demselben. Die Entwicklung der Geschlechtszellen verläuft durchaus nicht stetig, wie man bei anderen Tieren gefunden hat, sondern sie geht schub- oder stoßweise vor sich. Man findet die Geschlechtszellen immer gruppenweise, von einer Cyste umgeben. Nach der Bildung der Ursamenzellen können diese sehr lange auf diesem Stadium stehen bleiben. Wenn nun eine neue Generation Ursamenzellen erzeugt wird, so entwickeln sich die vorher gebildeten sehr schnell weiter, und zwar gewinnt man aus den Schnitten den Eindruck, daß diese Verwandlung sich in äußerst kurzer Zeit abspielen muß. Zwischen diesen beiden Stadien gibt es jedoch Uebergänge in jeder Phase. Die Bilder sind sehr klar, und eine Verklumpung der Chromosomen, welche die Untersuchung der Spermatogenese bei vielen Tieren unausführbar macht, findet nicht statt.

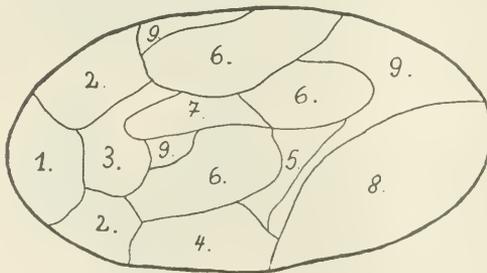


Fig. N. Schematisierter Längsschnitt durch den Hoden von *Hydrometra lacustris*. Bedeutung der Zonen: 1 Spermato gonien, 2 Vermehrungsteilungen, 3 Knäuelstadien, 4 erste Reifungsteilung, 5 zweite Reifungsteilung, 6 Spermato tiden, 7 unreife Spermato zoen, 8 reife Spermato zoen, 9 Bindegewebe.

Neben den Ursamenzellen können sofort Zellen späterer Stadien, z. B. Zellen der ersten Reifungsteilung liegen. Manchmal findet man sogar Spermato tiden oder selbst Spermato zoen. Diese Erscheinung ist bei vielen Tieren beobachtet worden, so von AUERBACH bei *Paludina vivipara*. Sie ist sicherlich auf den Umstand zurückzuführen, daß die einzelnen Cysten den Hoden schief durchsetzen. Bei genauerem Studium lassen sich die einzelnen Stadien sehr gut voneinander unterscheiden. Dazu kommt noch, daß die Cystenwände schon eine äußere Trennung hervorrufen. Fig. N zeigt einen Längsschnitt des Hodens, der die verschiedenen Lagen der Cysten veranschaulicht.

Fig. 1 (Taf. XLII) zeigt ein Stück des Hodens, und zwar das blinde Ende desselben. Hier liegen die Ursamenzellen dicht gedrängt zu Hunderten in jedem Schnitt, so daß also auf einen Hoden Tausende von Zellen kommen. Sie nehmen an Größe allmählich zu, und als das jüngste Stadium ist eine Zelle anzunehmen, wie sie Fig. 2 darstellt. Innerhalb der Zelle liegt ein großer, genau runder Kern. Er nimmt den größten Teil der Zelle ein, ist heller gefärbt als das ihn umgebende Plasma des Zelleibes und birgt das Chromatin in einem Klümpchen, welches eine zackige Begrenzung hat. Der Kern hat eine verhältnismäßig dicke Membran. Man sieht in ihm ein äußerst feines Gerüst dünner Fäden. Da, wo diese sich im Raume kreuzen, ruhen immer größere, dunklere Körnchen. Centrosomen habe ich in keiner einzigen Ursamenzelle entdecken können; man könnte glauben, daß sie überhaupt noch nicht vorhanden sind, sondern erst später gebildet werden. Bei anderen Hemipteren sind sie auf diesem Stadium bereits deutlich erkennbar, z. B. bei *Syromastes marginatus* (GROSS), *Pentatoma* (= *Euchistus*) [MONTGOMERY] und *Pyrrhocoris apterus* (HENKING). Die Centrosomen waren bei meinem Objekt auch in denjenigen Zellen, die weniger dicht gedrängt lagen und das Plasma deutlich erkennen ließen, nicht zu finden.

An einer Stelle des Kernes sieht man eine Verdickung und Verdichtung, welche in Gestalt einer Haube dem Kern anliegt. Wir haben hier den Anfang des Mitochondrienkörpers, der schon bei vielen Insekten beobachtet und beschrieben worden ist. Er ist bisher jedoch bei keinem Hemipter erwähnt worden. Auch lassen die Abbildungen, welche die verschiedenen Autoren geben, gar nichts von ausgesprochenen Mitochondrien erkennen. Das ist auffallend; denn man sollte doch innerhalb derselben Ordnung analoge Erscheinungen in der Samenreife erwarten.

Eine Fadenstruktur dieses Mitochondrienkörpers, wie dies von ZWEIGER bei *Forficula auricularia* beobachtet wurde, konnte ich in diesem Stadium noch nicht erkennen. Vielleicht liegt dies daran, daß bei *Hydrometra* die Zellen im Vergleich zu denen anderer Insekten etwas klein sind, und daher die Struktur bei stärkster Vergrößerung (2300-fach) nicht erkennbar ist. Wir werden sehen, daß er auf späteren Stadien auch eine fadenförmige Struktur hat. MEVES fand bei *Paludina vivipara* den Mitochondrienkörper weniger scharf begrenzt und aus kleinen Körnchen bestehend. Die oben beschriebene, aus Mitochondrien bestehende Kappe bezeichnet LA VALETTE ST. GEORGE (bei *Blatta*, *Phratora* und *Forficula*) als den Nebenkern.

Mitten unter den Ursamenzellen sieht man Gebilde, die ebenfalls Zellen zu sein scheinen, da sie eine protoplasmatische Hülle und einen chromatischen Bestandteil haben. Das Chromatin ist in größeren Teilen vorhanden (Fig. 1), die mitunter den Eindruck machen, als seien sie Chromosomen einer Äquatorialplatte. Es ist wahrscheinlich, daß diese Gebilde, die in besonderen Cysten liegen, auch Ursamenzellen sind, die jedoch zu viel Chromatin erhalten haben. Sie verkümmern später und gehen zu Grunde. Dies muß sehr früh vor sich gehen, denn schon die Vermehrungsteilungen stimmen alle überein.

Die Ursamenzelle wächst nun etwas (Fig. 3). Dieses Wachstum erstreckt sich auf alle Bestandteile der Zelle. Der Kern wird größer und mit ihm sein Chromatinbestand. Dabei lockert sich das vorhin beschriebene Gerüst ein wenig. Die Maschen sind etwas großzügiger geworden. Man sieht noch immer die Körnchen an den Kreuzungspunkten des Gerüsts. Auch der Mitochondrienkörper hat an Größe zugenommen. Bald aber wird er schmaler, (Fig. 4) und er hat sich mittlerweile um den Kern herumgezogen, so daß er den Kern nun in einer Hülle umgibt. An einer Stelle ist diese Zone jedoch noch etwas dicker. Diese Zerstreung der Mitochondrien ist ein Zeichen dafür, daß auch im Kern etwas vor sich geht; denn Kern und Mitochondrien stehen in Korrelation. Das Kerngerüst lockert sich auf; infolgedessen nehmen die Körnchen an Zahl ab. Gleichzeitig vergrößert sich der Chromatinklumpen immer mehr. Schon auf diesem Stadium tritt ein zweiter, kleinerer Klumpen hinzu, der jedoch später erst in allen Zellen zu beobachten ist. Von dem größeren der beiden Klumpen gehen regelmäßig nach allen Seiten Fäden aus, auf denen die oben erwähnten Körnchen liegen. Ich bringe das Vergrößern des Klumpens mit dem Auflockern des Gerüsts in Zusammenhang und bin der Ansicht, daß das Chromatin außer in den größeren Klumpen noch in den feinen Körnchen des Gerüsts enthalten ist. Eine ähnliche Struktur des Kernes hat schon PAULMIER 1899 bei *Anasa tristis* gefunden. Auch er findet an zwei Stellen stärkere Anhäufungen des Chromatins, die er „hazy masses“ nennt. Außerdem aber enthält der von ihm beschriebene Kern noch einen Nucleolus. Einen solchen habe ich in keiner einzigen Ursamenzelle finden können. Er ist ja auch nur von minimaler Bedeutung; denn er ist chromatinfrei, wie sich aus den Präparaten PAULMIERS ergeben hat. Daß die beiden Klumpen bei *Hydrometra* wirklich chromatinhaltig und nicht etwa Nucleoli sind, beweisen meine Präparate,

die mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin gefärbt sind. Auf diesen haben sie beide den nämlichen blauroten Ton. Der größere der beiden Klumpen ist die Centralstelle für sämtliches Chromatin. Infolgedessen zieht sich alles allmählich nach dieser Stelle hin. Das Chromatin muß sich auch sammeln; denn die Zelle befindet sich in der Vorbereitung zur Vermehrungsteilung, in welcher die einzelnen Chromosomen erscheinen. Der Chromatinklumpen wird immer größer (Fig. 5). Seine Begrenzung ist niemals eben, sondern stets mit unregelmäßigen Vorsprüngen oder Ausbauchungen versehen. Das Gerüst selbst ist sehr weit geworden. Nur noch ein paar Fäden, die man bei sorgfältigster Beobachtung noch erkennen kann, durchsetzen den Kern. Auf diesem Stadium ist das eben erwähnte kleine Klümpchen immer vorhanden. Es hat ebenfalls zackige Begrenzung und liegt bald in der Nähe, bald in kürzerer oder weiterer Entfernung von dem größeren. Die Kernmembran ist noch ganz deutlich erkennbar. Die Mitochondrien haben sich jetzt sehr regelmäßig um den Kern gelagert. Die einzelnen Zellen haben, wenn sie gedrängt liegen, eine regelmäßige sechseckige Gestalt. Ich habe niemals gefunden, daß sie an einem Ende zugespitzt sind und zu mehreren in einer Rosette liegen, wie dies bei anderen Hemipteren, z. B. bei *Pyrrhocoris apterus* von HENKING und bei *Syromastes marginatus* von GROSS beobachtet worden ist.

Bald sieht man auf der Oberfläche des größeren Klumpens hellere Flecke entstehen, ein Zeichen dafür, daß er bald in seine Bestandteile aufgehen wird. Die Mitochondrien liegen noch immer in einer Zone um den Kern (Fig. 6). Sie lassen jetzt auch eine Struktur erkennen und bestehen auf den Schnitten, wo die Differenzierung am günstigsten ist, aus feinen Fäden, die den Nucleus umgeben. Fig. 7 zeigt z. B. eine abgeschnittene Kernkalotte, wo das eben Gesagte zu erkennen ist.

Nach dem Zerfall des Chromatinklumpens sieht man deutliche Chromosomen auftreten, die anfangs noch dicht beieinander liegen (Fig. 8). Bald jedoch rücken sie auseinander und lassen ihre Gestalt gut erkennen (Fig. 9—11). Ihre Zahl beträgt 11. Sie sind der Größe nach verschieden und zwar sieht man 1 auffallend großes, 8 mittlerer Größe und 2 kleine. Sie alle haben keine bestimmte Lage zueinander. Es kommen daher Kerne vor, in welchen die beiden kleinen Chromosomen nahe beisammenliegen, und solche, in welchen sie weiter voneinander getrennt sind. Ebenso ist die Lage des großen Chromosoms variabel. Es liegt bald in der Mitte unter den anderen, bald am Rande. Größen-

unterschiede sind unter den Spermatogonienchromosomen bei Insekten stets beobachtet worden. Auch speziell bei den Hemipteren. GROSS findet z. B. bei *Syromastes* auch 2 kleine Chromosomen. Auch bei den von WILSON untersuchten Species kommen 2 kleine Chromosomen vor. Diese treten als „Idiochromosomen“ auf bei *Lygaeus turcicus*, *Coenus delius* u. a. Die Idiochromosomen aber sind verschieden groß, mit Ausnahme von *Nezara hiliaris*, wo kein Größenunterschied vorhanden ist. Oder aber sie kommen als Mikrochromosomen bei *Archimerus calcarator*, *Anasa tristis* u. a. vor. Dann sind sie stets gleich groß. Ich lasse zum Vergleich 2 Abbildungen aus WILSON folgen. Keine von diesen beiden Arten Chromosomen ist jedoch mit den kleinen bei *Hydrometra lacustris* gefundenen Chromosomen identisch, wie sich aus ihrem Verhalten im weiteren Verlauf der Spermatogenese ergibt. Die Zahl 11 wird in sämtlichen Spermatogonien angetroffen. Ebenso sind die Größenunterschiede überall so, wie ich es eben angeführt habe.



Fig. O.

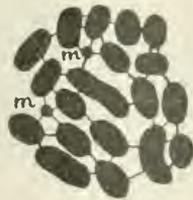


Fig. P.

Fig. O. Spermatogonie von *Nezara hiliaris*. *i* gleich große Idiochromosomen. Aus WILSON.

Fig. P. Spermatogonie von *Alydus pilosulus*. *m* Mikrochromosomen. Aus WILSON.

Mittlerweile hat sich mit zunehmendem Auseinanderrücken der Chromosomen die Kernmembran aufgelöst. Die Chromosomen liegen in einem hellen Hof. Dieser, der an Volumen ebenso groß ist wie der frühere Kern, hat eine gleichmäßige Struktur angenommen. Von einem Gerüst ist nichts mehr zu beobachten. Anastomosen zwischen den einzelnen Chromosomen habe ich in keinem einzigen Falle beobachtet. Sie waren auch dann nicht zu erkennen, wenn die Chromosomen noch sehr dicht zusammengedrängt waren. Solche Anastomosen sind eine gewöhnliche Erscheinung bei vielen Insekten, auch bei den Hemipteren. So treten sie z. B. bei *Syromastes marginatus*, *Anasa tristis*, *Coenus delius*, *Podisus spinosus* auf. Bei *Alydus pilosulus* kommen sogar zwischen 2 Chromosomen 2 Anastomosen vor, wie sich aus WILSONS Abbildungen ergibt <sup>1)</sup> (Fig. P).

1) Studies on Chromosomes, I, 1905.

Die Chromosomen haben eine ausgesprochen runde Gestalt und sind äußerst scharf begrenzt. Um den hellen Hof herum befindet sich eine Zone sehr dichten Plasmas von einheitlichem Aussehen. Auf diesem Stadium wie auch auf demjenigen, wo die Chromosomen noch dicht zusammenlagen, lassen sich die Mitochondrien gut beobachten. Man sieht nämlich in dieser Zone runde, distinkt schwarz gefärbte Körnchen, die äußerst regelmäßig zerstreut liegen. Es macht fast den Eindruck, als ob sie in mehreren Reihen angeordnet wären (Fig. 11). In Wirklichkeit aber sind die Mitochondrien keine Körnchen. Man muß bedenken, daß die Zelle vor der Vermehrungsteilung steht und die Chromosomen bereits in die Äquatorialplatte gezogen sind. Die Mitochondrien sind also im Querschnitt getroffen. Sie verlaufen als sehr dünne, überall gleichmäßig dicke Fäden von einem Pol zum anderen innerhalb der Zelle. Die Cysten, welche die zusammengehörigen Zellen dieses Stadiums umschließen, haben starke Wände. Fig. 12 zeigt eine Partie des Hodens. Zu jeder Cyste gehört eine Cystenzelle. Die Kerne selbst habe ich nicht ausgezeichnet, damit die Wirkung besser in die Augen tritt. Eine Cystenzelle hat, vergrößert, das Aussehen von Fig. 13. Sie ist meistens langgestreckt und hat eine deutlich erkennbare Kernmembran. Im Innern des Kernes liegt das Chromatin in kleinen, durchweg gleich großen Körnchen verbreitet. Die Ausläufer der Zelle sind tief schwarz gefärbt. Die Zelle selbst braucht nicht immer langgestreckt zu sein. Vielmehr paßt sie sich der Lage der Cyste an, so daß sie in vielen Fällen etwas runder gebaut ist (Fig. 14). Ihre Länge beträgt ungefähr das 3—4-fache einer Zelle innerhalb der Cyste.

Die Vermehrungsteilung selbst hat das Aussehen von Fig. 15. An den verjüngten Enden der Zelle bilden sich Polstrahlungen aus, was auf das Auftreten von Centrosomen schließen läßt. Die Mitochondrien umgeben den hellen Hof. Sobald die Chromosomen eingeschnürt werden, teilt sich auch der Mitochondrienkörper in zwei Hälften. Das Auftreten und Verhalten des Mitochondrienkörpers bietet sich uns klar dar, wenn wir die Zellen in der Polansicht betrachten (Fig. 16). Man sieht sehr gut die einzelnen Fäden des Mitochondrienkörpers und deren ziemlich scharf begrenzten Anfang in einem Kreise um den Pol herum. Die einzelnen Fäden sind von gleichmäßiger Dicke und verlaufen in den meisten Fällen geradlinig. Ich habe ferner die Polstrahlung in Fig. 17 abgebildet, um folgende Bemerkungen zu machen.

Die Figg. 16 und 17 erinnern sofort an die Bilder, welche

man erhält, wenn man die Kraft eines Magnetpols durch Eisenfeilspäne sichtbar macht. H. E. ZIEGLER hat die Figuren, welche um die Magnetpole entstehen, abgebildet, um sie mit den Kernteilungsbildern zu vergleichen und daraus eine dynamische Theorie der Zellteilung abzuleiten<sup>1)</sup>. Die Kraft, welche von den Centrosomen aus wirkt, muß nach der Mitte des Zelleibes hin abnehmen. Verschiedene Umstände weisen darauf hin. Zunächst findet man in der Nähe der Pole die Mitochondrien etwas dichter als in der Mitte des Zelleibes. Ferner ist es mir aufgefallen, daß das Stadium der Aequatorialplatte, sowohl der Vermehrungs- als auch der Reifungsteilungen, das bei weitem häufigste ist. Wenn die Chromosomen erst einmal durchschnürt sind, so vollzieht sich die Anaphase äußerst schnell. Eigentümlich an den Mitochondrien ist die Tatsache, daß sie erst in ganz bestimmter Entfernung von den Polen aus ihren Anfang nehmen. An dieser Stelle beginnt aber meistens die bis dahin sichtbare Plasmastrahlung undeutlich zu werden. Ich kann zur Erklärung dieser eigentümlichen Erscheinung nur anführen, daß der Bezirk um den Pol herum stets etwas dunkler gefärbt ist als die übrige Zelle. Folglich muß die Struktur hier eine dichtere sein, und deshalb können die Mitochondrien nicht bis an den Pol herankommen. Was die „Muskelfadentheorie“ anbelangt, so glaube ich, daß die Stränge, welche vom Pole aus an die Chromosomen gehen, ebenso wie die Polstrahlungen nur der sichtbare Ausdruck für das Vorhandensein einer Kraft sind. Ebenso wie die Eisenfeilspäne uns den Verlauf der magnetischen Kraft sichtbar machen, so machen uns diese Gebilde die „Polkräfte“ der Zelle sichtbar. Es erscheint mir höchst unwahrscheinlich, daß diese Stränge Muskelfäden sein sollen. Denn was sollte denn bei *Hydrometra* die Plasmastrahlung, die, wie schon erwähnt, noch unscharf zwischen ihnen verläuft, sein? Alles deutet nach meiner Auffassung vielmehr darauf hin, daß von den Polen Kräfte ausgehen, die in den Centrosomen ihren Sitz haben. Die Stränge und die Plasmastrahlung sind nichts anderes als vergängliche Strukturen, welche auf diese Kräfte schließen lassen. Ueber deren Größe und wirkliche Natur vermögen wir nichts auszusagen. Sie müssen aber in den Centrosomen einer Zelle gleich groß sein. Denn jedes Chromosom wird in zwei gleich große Hälften zerlegt. Nun könnte man jedoch einwenden, daß WILSONS Idiochromosomen in der Aequatorialplatte nach vorhergehender

1) H. E. ZIEGLER, Untersuchungen über die Zellteilung, 1895.

Konjugation in ungleiche Hälften zerlegt werden. Das ist aber auch erklärlich; denn die Idiochromosomen konjugieren ja, ohne daß dabei eine Fusion eintritt. Infolgedessen kann auch von einer Zerlegung in zwei gleiche Hälften keine Rede sein.

Wie werden die Chromosomen in den Vermehrungsteilungen nun geteilt? Sie haben alle eine ausgesprochene Kugelform in der Äquatorialplatte. Die Teilung muß aber, wie dies in jeder gewöhnlichen Mitose der Fall ist, eine Längsspaltung sein. Dies ist ja auch bei anderen Hemipteren konstatiert worden, so bei *Anas tristis*, *Euchistus variolarius* u. a. m. Da nun aber die Kugel unendlich viele oder gar keine ausgezeichneten Achsen hat, so ist es theoretisch ganz gleich, in welcher Lage das Chromosom die Vermehrungsteilung durchmacht.

Es tritt nun bald eine Einschnürung der Chromosomen auf, so daß beide Tochterchromosomen gleich groß sind. Die Durchschnürung erfolgt hierauf, und die Tochterchromosomen bleiben durch lange Fäden noch sehr lange in Verbindung (Fig. 18). Im allgemeinen scheint bei der Teilung die Tendenz zu herrschen, daß die kleinsten Chromosomen sich am schnellsten voneinander trennen. Sie haben manchmal schon ein beträchtliches Stück zurückgelegt, wenn die großen Chromosomen noch nahe zusammen sind. Jedoch will ich dies durchaus nicht als Gesetz hinstellen. Aber die Erscheinung scheint auch WILSON aufgefallen zu sein bei den Idiochromosomen. Er sagt nämlich: „Frequently the idiochromosomes [die ja die kleinsten des Kernes sind! Verf.] lead the way in the march toward the poles and may be widely separated at a time when one or more of the larger chromosomes are only just separating, while the macrochromosome often lags behind the others.“ Allerdings fährt er fort: „But now and then a spindle shows the reverse condition, the small idiochromosome being the slowest in the group.“ Die letzte Erscheinung könnte dem Umstand zugeschrieben werden, daß die Idiochromosomen etwas später in diesem Falle in die Äquatorialplatte kämen.

Der Zelleib schnürt sich nun ein; ebenso erfolgt eine Durchschnürung der Mitochondrien (Fig. 19). In der Anaphase der Vermehrungsteilung liegen die Chromosomen nahe beieinander, ohne jedoch zu verklumpen (Fig. 19). Im Innern der Tochterkerne tritt ein hellerer Hof auf. Die Mitochondrien sind jetzt sehr schwer erkennbar. Nur hier und da sieht man einzelne Fäden. Sie werden höchst wahrscheinlich durch chemische Prozesse unsichtbar und zerstreuen sich im Plasma der Zelle, die jetzt

vollkommen durchschnürt wird (Fig. 20). Die Mitochondrien sind Gebilde, welche vorläufig noch nicht genügend aufgeklärt sind. Auf jeden Fall sind sie Zellbestandteile, die man nicht unbeachtet lassen darf, wie dies einige Autoren getan haben.

Schon 1891 hatte HENKING bei *Pyrrhocoris apterus* Gebilde beschrieben, die sich in der Umgebung des Kernes besonders anhäufen, indem sie eine periphere Plasmazone frei lassen. HENKING nannte sie damals Dotterkügelchen. Er hatte die Identität dieser Dotterkügelchen mit den von LA VALETTE ST. GEORGE beschriebenen Mitochondrien noch nicht erkannt. Neuerdings faßt GROSS in seiner letzten Arbeit über *Pyrrhocoris apterus* unter dem Namen „Pseudochromosomen“ Gebilde zusammen, die in den Hoden zweier Tiere gefunden wurden, und zwar in einem Falle in 3, im anderen in 2 Follikeln. Am besten zitiere ich GROSS' Beschreibung derselben wörtlich: „Es fanden sich hier im Plasma der Spermatozyten, zuweilen in großer Zahl, Gebilde, die ich, vorläufig ohne nähere Begründung, als Pseudochromosomen bezeichnen will. Das früheste Stadium, auf dem ich sie beobachten konnte, war die erste Synapsis. In den Spermatozyten der 4 Hoden finden sich in großer Häufigkeit im Plasma eine große Zahl kleinerer und größerer Körner, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen. Sie liegen zum Teil in dichten Massen der Kernmembran an, zum Teil sind sie durch das Plasma zerstreut. Ihre Anordnung ist im allgemeinen recht unregelmäßig.“ Ich vermute, daß diese Pseudochromosomen Mitochondrien sind, wenn auch in modifizierter Form. Sie scheinen bei *Pyrrhocoris* aber sehr unregelmäßig aufzutreten. Der Schwerpunkt meiner Vermutung liegt jedoch darin, daß sich die Pseudochromosomen später am Aufbau des Nebenkernes beteiligen und dieser eine große Aehnlichkeit mit demjenigen von *Hydrometra* besitzt.

Es ist eine höchst auffallende Erscheinung, daß die Mitochondrien in ein und derselben Ordnung der Insekten ein so einzelnes Auftreten haben. Dies zeigt aber, wie sehr die einzelnen Vertreter der Hemipteren in der Spermato-genese differieren.

Die Tochterzellen stehen an Größe den ursprünglichen Spermato-genien bedeutend nach. Das ist ja auch begreiflich, denn wir finden keine Ruhestadien zwischen den aufeinander folgenden Vermehrungsteilungen; es kann also ein Anwachsen der Chromosomen auf die normale Größe nicht stattfinden. Nach den Vermehrungsteilungen findet anfänglich ein Wachsen der Zelle auch nicht statt. Dieses beginnt erst nach dem Knäuelstadium.

## 2. Knäuelstadium.

Nach der letzten Vermehrungsteilung regeneriert sich die Kernmembran, und die Chromosomen nehmen eine langgestreckte, stabförmige Gestalt an (Fig. 21). Die Größenunterschiede der Chromosomen sind noch vorhanden. Nur hat die ganze Zelle an Volumen eingebüßt. Sie beträgt an Größe etwas über die Hälfte der normalen Spermatogonie. In sämtlichen Zellen dieses Stadiums tritt eines der langgestreckten Chromosomen durch seine Größe besonders hervor. Es entspricht demjenigen, welches sich schon in der Aequatorialplatte der Vermehrungsteilung durch seine Größe auszeichnete. In manchen Schnitten, in welchen die Zelle besonders glücklich getroffen wird, kann man auch zwei kleine Stäbchen erkennen. Diese sind die beiden kleinen Chromosomen der Vermehrungsteilung. Die Chromosomen nehmen auf Präparaten, die mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin gefärbt sind, alle denselben Ton an. Sie durchsetzen den ganzen Kern. Der Plasmaleib ist sehr schmal, und deshalb eine genaue Erkennung seiner Struktur unmöglich. Es lassen sich bei stärkster Vergrößerung nur helle und dunklere Flecke im Plasma erkennen, wie ich das in Fig. 21 angedeutet habe. Insbesondere kann man über den Mitochondrienkörper jetzt nichts Genaues sagen. — Dieses Stadium der langgestreckten Chromosomen tritt verhältnismäßig selten auf. Es ist ein solches schon von GROSS bei *Syromastes marginatus* beobachtet worden, ist aber auch hier ziemlich selten. Dasselbe ist ein schöner Beweis für die Individualität der Chromosomen. Nach der letzten Vermehrungsteilung macht es nämlich den Eindruck, als ob die Chromosomen ihre Selbständigkeit aufgegeben hätten und verklumpt daliegen. Ein deutliches Erkennen von 11 Chromosomen ist unmöglich, obschon ja unbedingt so viele vorhanden sind.

Zwei dieser langgestreckten Chromosomen nehmen nun wieder Kugelform an, während die übrigen sich über den ganzen Kern verbreiten (Fig. 22). Oft sieht man anstatt der 2 kugeligen Chromosomen nur eins (Fig. 23). Dann ist dieses aber stets größer als jedes der einzelnen. Ich nehme an, daß im letzten Falle die beiden Chromosomen sich zu dem einen vereinigt haben. Das übrige Chromatin hat bereits einen blassen Ton angenommen, so daß es schwer ist, die genauen Vorgänge im Kern zu verfolgen. Nur bei äußerst genauer Betrachtung gewinnt man den Eindruck, als ob das Chromatin den Kern in einem dünnen, farblosen Faden

durchzieht. Ob dieser einheitlich ist, kann nicht entschieden werden. Darauf folgt ein Stadium, auf welchem man immer nur einen Chromatinklumpen sieht. Es zieht sich nämlich das gesamte Chromatin zu einem ganz dichten Knäuel zusammen (Fig. 24). Details lassen sich der Dichtigkeit und intensiven Färbung wegen nicht erkennen. Auf diesem Stadium färbt sich das Chromatin bei den meisten Insekten intensiv schwarz. Der Uebergang des farblosen Zustandes in den schwarzen geht sehr schnell vor sich. Während dieses Vorganges rückt das Chromatinklumpchen aus dem dichten Knäuel heraus und liegt anfangs noch in einer Bucht an der Oberfläche desselben (Fig. 24). Später gibt es auch diese Lage auf, und es liegt dann getrennt vom Knäuel. In dem dichten Knäuel sieht man Verdickungen, welche durch dünnere Fäden verbunden sind und so alle in Zusammenhang stehen. Diese Verdickungen sind sicherlich die Mikrosomen der Chromosomen, die sich aneinander gereiht haben. Ich nehme an, daß der spätere lockere Knäuel dadurch zu stande kommt, daß neben der eigentlichen Auflockerung des Knäuels die eben erwähnten Fäden eingezogen werden und dann diese Verdickungen also die Körner der Perlschnur bilden. Das Innere des Kernes ist ganz hell gefärbt und setzt deutlich gegen die Membran ab. Daß nicht alle Chromosomen sich an der Bildung des Knäuels beteiligen, ist bei den Hemipteren eine weit verbreitete Erscheinung. So ist es z. B. von HENKING bei *Pyrrhocoris apterus*, MONTGOMERY bei *Euchistus* (= *Pentatoma*) und GROSS bei *Syromastes marginatus* beobachtet worden, wenn auch bei den letzteren der Vorgang sich auf einem späteren Stadium, nach dem Zerfall des Knäuels nämlich, vollzieht. Der sich abnorm verhaltende Körper ist, da er aus Chromatin besteht, von MONTGOMERY mit dem Namen „Chromatin-Nucleolus“ belegt worden. Diese allerdings wenig glückliche Bezeichnung werde ich, da sie einmal in die Literatur eingeführt ist, auch annehmen und das Chromatinklumpchen bei *Hydrometra*, das, wie meine mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin behandelten Präparate beweisen, auch aus Chromatin besteht, von nun ab als Chromatin-Nucleolus bezeichnen. Außer diesem fanden MONTGOMERY bei *Euchistus* (= *Pentatoma*) und GROSS bei *Syromastes* noch einen Nucleolus, der sich nur mit Plasmafärbstoff tingierte und später, nachdem er in mehrere Brocken zerfallen war, verschwindet. Einen solchen Nucleolus habe ich bei *Hydrometra* nicht gefunden.

Das Zusammendrängen des Chromatins wird von vielen Autoren

als „Synapsis“ bezeichnet. Diesem Stadium wird von manchen Forschern in theoretischer Beziehung eine große Wichtigkeit beigelegt. In ihr sollen sich väterliche und mütterliche Chromosomen, die bis dahin getrennt waren, aneinander legen. Manche Autoren (z. B. STRASBURGER) nehmen sogar an, daß während derselben ein Substanztausch zwischen väterlichen und mütterlichen Chromosomen stattfindet. Leider aber können die genauen Vorgänge während der „Synapsis“ nicht verfolgt werden, da das Chromatin sich in einen Klumpen von intensiv schwarzer Färbung zusammenzieht. Dies geschieht auch anfangs bei *Hydrometra*. Soviel ich aber dann aus der Synapsis erkennen kann, besteht der Klumpen aus den schon beschriebenen Körnern, die durch dünne Fäden verbunden sind. Hierbei braucht die Individualität der väterlichen und mütterlichen Chromosomen durchaus nicht aufgegeben zu werden. Die Chromosomen setzen sich dann alle zu einem dünnen Faden aneinander. Ueber die Reihenfolge der Aneinanderreihung läßt sich nichts aussagen. Es ist also ungewiß, ob sich ein väterliches Chromosom an ein väterliches oder ein mütterliches setzt.

Neuerdings wird von Gross geltend gemacht, daß die Hauptbedeutung der Synapsis in der durch lebhaften Stoffwechsel bedingten Umänderung der Chromosomen liegt. Gross stützt sich dabei hauptsächlich auf die Tatsache, daß bei manchen Hemipteren während dieses Stadiums ein echter Nucleolus gebildet wird, der bei *Syromastes* wahrscheinlich durch Substanzabgabe von seiten der Chromosomen zu stande kommt. Zwar tritt bei *Hydrometra* ein Nucleolus nicht auf. Darin erblickte ich aber keinen Grund, Gross zu widersprechen. Denn chemische Prozesse brauchen ja nicht immer sichtbare Folgen nach sich zu ziehen. Es kann ebenso gut bei *Hydrometra* infolge chemischer Vorgänge etwas von dem Chromatin abgegeben werden, das sofort in den Zellsaft übergeht, ohne vorher einen Nucleolus zu bilden. Ich schließe mich also der Grossschen Meinung an, um so mehr, als nach meinem Dafürhalten der plötzliche Farbenwechsel des Chromatins unzweifelhaft auf chemische Vorgänge hindeutet.

Wie verschieden die Spermatogenese der Hemipteren in den Details verläuft, beweist die Erscheinung, daß bei *Anasa tristis* und *Pyrrhocoris apterus* die Kerne während der Synapsis membranlos sind, während bei *Euchistus* (= *Pentatoma*), *Syromastes* und *Hydrometra* die Kernmembran vorhanden ist. Solche Einzelheiten sind zwar nur von untergeordneter Bedeutung, aber sie erschweren, namentlich wenn sie sich auf viele Stadien ausdehnen, wie dies

bei den Hemipteren der Fall ist, das Studium und den Ueberblick sehr.

Von dem Stadium des dichten Knäuels an ist der Chromatin-Nucleolus also stets in den Einzahl vorhanden. Er ist, wie wir gesehen haben, durch Verschmelzung von 2 Chromosomen entstanden. Diese Zusammensetzung läßt er jedoch nicht erkennen. Vielmehr hat er stets eine runde oder ellipsoidische, scharf begrenzte Form.

Ein Wachstum der Zelle findet noch nicht statt. Der Knäuel nimmt nun etwas an Größe zu, indem er sich lockert. (Fig. 25.) Bald trennt sich der Chromatin-Nucleolus vollständig vom Knäuel und rückt an die Kernmembran, welche Lage er von nun ab regelmäßig einnimmt. In Fig. 26 ist der Knäuel noch lockerer geworden. Man sieht deutlich die Körnchen, welche durch dünne Fäden in Zusammenhang stehen.

Nicht ganz so häufig wie das Stadium des dichten Knäuels ist das des lockeren, in welches die Zelle nun eintritt. Dieses Stadium zeigt einen zusammenhängenden Chromatinfaden, welcher aus aneinander gereihten Perlen besteht. (Fig. 27.) Diese sind jetzt zwar noch nicht alle gleich dick, sie werden dies aber auf einem späteren Stadium. Das ganze Gebilde erweckt den Eindruck einer Perlschnur oder eines Rosenkranzes. Dieser lockere Knäuel ist mit Leichtigkeit aus dem dichten abzuleiten. Denkt man sich nämlich, daß die schon im dichten Knäuel vorhandenen Körnchen immer näher aneinander rücken, was dadurch geschieht, daß die sie verbindenden dünnen Fäden, die ja auch aus Chromatin bestehen, eingezogen werden, und ferner, daß der ganze Faden eine Auflockerung erfährt, so kommen wir zu dem Bild, wie es in Fig. 27 dargestellt ist. Dieser Faden durchzieht den ganzen Kern, der noch immer eine Membran hat. Auch ist der Chromatin-Nucleolus noch vorhanden.

Bei *Grylotalpa vulgaris* beobachtete vom Rath bereits auf diesem Stadium eine Längsspaltung des Fadens. Ebenso konstatierte ZWEIGER bei *Forficula* schon eine solche. Bei *Hydrometra* ist sie sicher noch nicht vorhanden, wie ich durch sorgfältiges Studium einer großen Anzahl Zellen festgestellt habe. Nicht alle Hemipteren haben ein echtes Spiremstadium. Es ist auch bei *Syromastes marginatus* von Gross beobachtet worden und besteht auch hier aus aneinander gereihten Körnchen. Dieses Spirem ist bei *Syromastes* noch in eine achromatische Unterlage eingebettet bzw. darauf aufgelegt. Von einer solchen habe ich bei *Hydrometra*

nichts entdecken können. Eine Längsspaltung ist auch bei *Syromastes* noch nicht vorhanden.

### 3. Bildung von Tetraden.

Vom Stadium des lockeren Knäuels an beginnt ein langsames Wachstum der Zelle. Gleichzeitig zerfällt der Chromatinfaden in eine Anzahl Segmente (Fig. 28). Diese sind von verschiedener Größe und bestehen aus den Mikrosomen der Chromosomen. Es ist unmöglich, die Anzahl der Segmente festzustellen. Dazu sind die Zellen und Fäden zu klein und die letzteren auch zu sehr durcheinander gewürfelt. Vor allem aber liegt die Schwierigkeit darin, daß sie noch meistens einen etwas blassen Farbton haben. Der Chromatin-Nucleolus hingegen ist stets intensiv schwarz tingiert.

Was nun die Zahl der Segmente anbetrifft, so beträgt dieselbe bei *Forficula auricularia* z. B. die Hälfte der Chromosomenzahl in der Spermatogonie. Auch bei *Grylloctopa* treten die Segmente in der halben Normalzahl auf, und dies kann man als Regel ansehen; denn meistens ist die Zahl der sich später bildenden Tetraden halb so groß als die Normalzahl. Bei den Hemipteren herrscht in dieser Beziehung aber keine Uebereinstimmung. Im Gegenteil, man findet sehr große Unterschiede. MONTGOMERY fand bei *Euchistus* (= *Pentatoma*) als Normalzahl der Chromosomen 14. Nach Zerfall des Knäuels sind in den meisten Fällen 3—4 Segmente vorhanden, während in anderen Zellen die Zahl zwischen 3 und 6 schwankte. Wir haben hier einen Fall, wo die Segmente unter die halbe Normalzahl sinken. Bei *Anasa tristis* fand PAULMIER die Segmente in der halben Normalzahl, wenn er 2 kleine Chromosomen nicht mit in Rechnung zog, die schon unter den 22<sup>1)</sup> der Spermatogonie durch ihre Kleinheit auffielen. Interessant ist in dieser Hinsicht auch *Syromastes marginatus*. Hier treten 20 Segmente auf, wenn ebenfalls zwei kleine Chromosomen nicht mitgerechnet werden. Die Normalzahl beträgt 22, worunter die eben erwähnten 2 kleinen sich befinden. — Bei *Hydrometra* ergibt sich so viel aus den Beobachtungen, daß auf alle Fälle mehr als 11 Segmente vorhanden sind. Spätere Beobachtungen an den Vierergruppen zwingen mich zu der An-

1) In Bezug auf die Zahl 22 siehe Anmerkung p. 671. Dadurch kommt also, was diesen Punkt anbetrifft, noch eine größere Schwierigkeit in die Verhältnisse.

sicht, daß die Anzahl der Segmente 20 beträgt. Um diese Zahl herum schwankte auch immer die Zählung. Ich bemerke ausdrücklich, daß die Zahl 20 nicht beobachtet ist. Unter Annahme dieser Anzahl entsprechen jedem Chromosom der Spermatogonie 2 Segmente. Ferner bin ich der Meinung, daß die beiden Chromosomen, die im Chromatin-Nucleolus vereinigt sind und sich nicht an der allgemeinen Synapsis beteiligen, aus dem großen Chromosom der Spermatogonie entstanden sind. Der Zerfall in 2 Chromosomen geschieht ja nicht in allen Zellen; in vielen bleibt das große Chromosom dauernd als ein Chromosom bestehen. Es beteiligen sich dann an der Synapsis 10 Chromosomen, und diese 10 Chromosomen zerfallen in 20 Segmente. Gross schließt bei *Syromastes* auch aus späteren Tatsachen auf die Anzahl der Segmente. Und ich glaube, daß ein solcher Schluß auch erlaubt ist. Daß das eben betrachtete Chromosom der Spermatogonie nicht ein einziges ist, scheint mir schon durch seine abnorme Größe angedeutet zu sein. Außerdem schließe ich aus der ungeraden Zahl auf eine Zweiwertigkeit<sup>1)</sup>. Es ist ferner gänzlich ausgeschlossen, daß die beiden kleinen Spermatogonienchromosomen zur Bildung des Chromatin-Nucleolus schreiten. Denn jedes einzelne der Komponenten des Chromatin-Nucleolus ist an Größe den kleinen Chromosomen der Spermatogonie überlegen.

Aus den oben erwähnten Tatsachen und Vorgängen nach dem Zerfall des Knäuels sieht man, wie sehr die einzelnen Hemipteren sich voneinander abweichend verhalten. An den Befunden selbst ist nicht zu zweifeln. Die Willkür, wenn man von einer solchen sprechen darf, scheint in den Hemipteren selbst zu liegen. Auf alle Fälle sind die Hemipteren wenig geeignet, als Grundlage für allgemeine Schlüsse zu dienen. Auch sind noch weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete nötig, welche vielleicht eine einheitlichere Auffassung ermöglichen.

Von einer Längsspaltung lassen die einzelnen Segmente noch nichts erkennen. Auch auf den folgenden Stadien noch nicht (Fig. 29, 30). Hier werden alle Segmente intensiv schwarz gefärbt, so daß sie von nun ab das gleiche Aussehen haben wie der Chromatin-Nucleolus. Auch treten jetzt die Mikrosomen in den Umrissen scharf hervor. Die Längenunterschiede unter den Seg-

---

1) Ungerade Zahlen sind ja schon 1901 von MONTGOMERY bei einer Anzahl Hemipteren festgestellt worden. Vergl. p. 672.

menten sind noch vorhanden. Diese Schleifen haben bei *Syromastes* die Eigenschaft, daß sie mit den beiden Enden der Kernmembran angelagert sind, so daß der gebogene Teil im Innern des Kernes liegt. Diese ganz sonderbare Erscheinung habe ich auch bei *Hydrometra* gefunden, wenn auch nicht in so hohem Maße, wie dies bei *Syromastes* der Fall ist. Eine Erklärung dafür kann ich nicht geben. Die Längsspaltung der Segmente ist bei *Hydrometra* auf ein späteres Stadium der Entwicklung verschoben.

Von diesem Zeitpunkte an findet ein schnelles Wachstum der Zelle statt. Gleichzeitig damit vollzieht sich eine Verkürzung und Verdickung der Chromatinsegmente. Man kann die Perlen nicht mehr so deutlich erkennen, und es ist wahrscheinlich, daß sie sich verkürzen, dafür aber breiter werden, damit später die Längsspaltung stattfinden kann. Die entstehenden Stäbchen haben ein zackiges Aussehen. Es legen sich nun immer zwei dieser Stäbe aneinander. Die Größenunterschiede sind auf diesem Stadium nicht mehr ganz so groß wie auf dem der langgestreckten Fäden. Jedoch sind sie noch immer sehr gut zu erkennen. Dieses Aneinanderlagern der Stäbe kann in allen möglichen Lagen derselben geschehen. Bald bilden sie einen spitzen, bald einen stumpfen Winkel miteinander. Ich habe auch Fälle beobachtet, wo der Winkel ein gestrekter war. Dann sieht man genau in der Mitte des Doppelstabes eine sanfte Einschnürung auf beiden Seiten, was ja sofort verrät, daß hier zwei konjugierte Stäbe vorliegen. Ich habe die ganzen Vorgänge in Fig. Q zur Darstellung gebracht. A, B, C stellen drei der möglichen Lagen der Stäbe dar. Daneben kommt jedoch auch jeder andere Winkel vor. Wenn der Winkel spitz ist, wie z. B. bei B, so erfolgt eine Streckung der Stäbe bis nahezu einem gestreckten Winkel C, und die Weiterentwicklung vollzieht sich von dieser Phase ab. Auch kann die Entwicklung sofort im Stadium B beginnen und im Verlauf derselben die Streckung geschehen. Ich konnte dies an vielen Figuren sehr gut erkennen. In den meisten Fällen, besonders dann, wenn der Winkel ein stumpfer ist, läßt der ganze Stab an einem Ende eine Einkerbung erkennen (Fig. Q A, C). Diese deutet ganz unzweifelhaft auf eine Längsteilung hin. Sichtbar bewiesen wird diese jedoch erst durch die folgenden Stadien der Vierergruppenbildung. Der Stab verkürzt sich nämlich bald. Diese Verkürzung nimmt immer mehr zu. Es wachsen nun in der Mitte senkrecht zu seiner Längsrichtung nach beiden Richtungen Arme aus (Fig. Q, Phase D). Im Innern des ganzen Gebildes aber tritt ein Spalt auf, dessen Längsrichtung

mit der des Stabes zusammenfällt. Diese Längsspaltung erstreckt sich in manchen Fällen auf den ganzen Stab (Fig. 34, 36). Meistens ist sie nur in der beschriebenen Weise angedeutet. Es tritt also bei *Hydrometra*, analog wie bei anderen Hemipteren, eine Längsspaltung der Chromatinfäden auf. Nur ist sie hier bis in die Stadien der Vierergruppenbildung verschoben. Die seitlichen Arme nehmen an Länge immer mehr zu, und auch bei ihnen ist eine Einkerbung an den Enden zu erkennen. Diese weist auch auf eine Spaltung hin, was noch dadurch bestätigt wird, daß auf dem Stadium der gleich langen Arme, Phase E, der innere Spalt sich auch in diese Seitenarme hineinzieht. Wir haben hier also eine Vierergruppe vor uns, die sich aus 4 gleichgroßen Elementen zusammensetzt. Bezeichnen wir nun die beiden Chromatinsegmente,

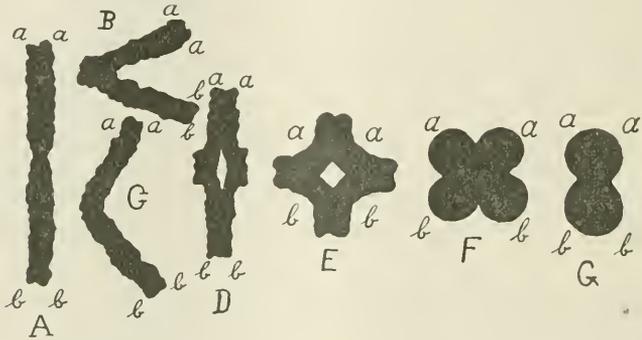


Fig. Q. Tetradenbildung bei *Hydrometra lacustris* L. (nicht schematisiert).

die sich konjugiert haben, mit  $a$  und  $b$ , so kommt einer Vierergruppe die Formel  $\frac{a|a}{b|b}$  zu. Dabei bedeutet die Teilung in die beiden Längshälften  $a$  bzw.  $b$  eine Aequationsteilung im Sinne WEISMANN'S und die Trennung in die Bestandteile  $a|a$  bzw.  $b|b$  eine Reduktionsteilung im Sinne desselben Autors.

Nunmehr nimmt jedes Element der Vierergruppe eine kugelige Gestalt an, wie dies Phase F zeigt. Diese Kugeln können zusammenhängen, wie es meistens der Fall ist. Ich habe aber auch eine große Anzahl Vierergruppen beobachtet, welche aus 4 sichtbaren Kugeln bestehen. Jedoch ist dieses Stadium nicht von langer Dauer. — Eine gleiche Zusammensetzung einer Vierergruppe aus 4 gleichgroßen Kugeln ist auch bei *Gryllotalpa vulgaris* von VOM RATH beobachtet. Bei *Hydrometra* verschmelzen nun die beiden Hälften  $a|a$  bzw.  $b|b$  miteinander, so daß die ganze

Vierergruppe das Aussehen eines Weckens, wie es in Phase G abgebildet ist, erhält. Auch dieser Weckenform kommt die Zusammensetzung  $\frac{a|a}{b|b}$  zu. Eine solche Weckenform tritt bei *Forficula* auch auf, obschon die Tetrade hier eine andere Zusammensetzung hat. Die Spalrhälften der Chromosomen haben nämlich bei *Forficula* eine andere Lage. Ich lasse eine Abbildung aus der Vierergruppenbildung bei *Forficula* folgen. Aus manchen dieser Weckenformen bei *Hydrometra* differenzieren sich Formen, welche den Reduktionsmodus mit typischer Klarheit erkennen lassen. In Fig. 40(a) sieht man 2 solcher Tetraden. Man erkennt und unterscheidet Längs- und Querteilung sehr gut. Alle Elemente auch dieser Vierergruppe sind gleichgroß. Solche Tetraden, die zwar selten



Fig. R. Vierergruppenbildung bei *Forficula auricularia*. Nach ZWEIGER.

vorkommen, sind in verschiedener Größe vorhanden. Die Vorstadien hierzu erblicke ich in Fig. 42(a). Hier ist bereits eine Querspaltung eingetreten, abgesehen davon, daß die beiden Hälften noch durch Chromatinfäden in Zusammenhang stehen, was ja auch nur beweist, daß diese beiden Hälften noch aus gleichen Teilen bestehen. Denken wir uns in diesen Tetraden noch die Längsspaltung ausgeführt, so kommen wir auf die oben beschriebenen Formen.

Nahe verwandt mit diesen sind die Tetraden, die in Fig. 33(a), 34(a), 38(a) abgebildet sind. Man sieht eine Trennung der Chromatinelemente, die in Fig. 38(a) noch ellipsoidisch, in Fig. 34(a) schon rund sind. Dadurch, daß sie noch in der Längsrichtung des Chromatinelementes fortschreitet, kommt die Längsspaltung zu stande. Wenn dann die in Fig. 34(a) schon deutlichen Verbindungsfasern durchreißen, ist auch die vollständige Querspaltung vorhanden, und dann die Elemente der Vierergruppe sind getrennt (Fig. 33).

Die Tetrade hat also immer die Zusammensetzung  $\frac{a|a}{b|b}$ . Die erste Reifungsteilung trennt nun die beiden Hälften a|a und

b|b voneinander. Sie ist eine Reduktionsteilung. Hingegen ist die zweite Teilung eine Aequationsteilung, indem durch sie Chromatinsegmente in gleichartige Hälften zerlegt werden. Würden bei *Hydrometra* die Vierergruppen im Zustande der 4 gleichgroßen Kugeln in die Reifungsteilung eintreten, wie dies bei *Gryllotalpa* der Fall ist, so könnte nicht entschieden werden, welche der beiden Teilungen eine Reduktionsteilung ist. Das Stadium der Weckenform ist also von großer Bedeutung. Die Reduktion geht in unserem Falle der Aequation voran. Die Spermatogenese bei *Hydrometra lacustris* verläuft also nach dem Präreduktionsmodus.

Auf die Zahlenverhältnisse werde ich später eingehend zu sprechen kommen.

Die in Fig. Q gezeichneten Phasen sind naturgetreu abgebildet nach Formen, wie sie meistens vorgefunden wurden. Es gibt jedoch, wie bei allen Insekten, auch bei *Hydrometra* eine Anzahl Variationen. So z. B. können auf dem Stadium der gleichlangen Arme diese alle vier länger sein, als ich sie abgebildet habe. Sie sind dann viel dünner und nicht gezackt. Ferner liegen in verschiedenen Fällen die Arme nicht alle in derselben Ebene, sondern sie sind mit den Enden nach verschiedenen Richtungen umgebogen. Meistens ist es dann so, daß die sich umbiegenden Nebenarme beide nach derselben Richtung zeigen.

Die Figuren 31—40 zeigen einige Zellen, die sich auf diesen Stadien befinden. Der Kern einer jeden Zelle ist kugelförmig und hat eine deutlich sichtbare Membran. Die einzelnen Phasen der Vierergruppenbildung liegen wirr durcheinander. Es ist überhaupt bei *Hydrometra*, ebenso wie bei anderen Wanzen, eine eigentümliche Erscheinung, daß die einzelnen Stadien der Samenreife nie bei allen Chromosomen desselben Kerns ganz gleichzeitig auftreten. Ich habe im Anfang schon auf etwas Ähnliches hingewiesen. Bei der Vierergruppenbildung ist mir diese Eigentümlichkeit wieder aufgefallen. So kann z. B. in einem Kern, Fig. 33, ein noch nicht konjugiertes Chromatinsegment neben einer weit voran geschrittenen Vierergruppe liegen. Die anfangs zurückbleibenden Chromosomen machen die Entwicklung offenbar sehr schnell durch; dafür bleibt die schon weiter entwickelte Vierergruppe so lange auf ihrem Stadium, bis sämtliche Elemente ihrer Zelle den gleichen Stand erreicht haben. Fig. 30 zeigt noch einzelne Chromatinsegmente, und zwar solche, die noch nicht konjugiert sind, und andere, die sich eben unter einem spitzen Winkel aneinander gelegt haben. Man sieht in der-

selben Zelle auch eine Weckenform. In Fig. 32 sind die Größenunterschiede der einzelnen Elemente gut zu erkennen. Fig. 33 enthält ein Element, das auf den ersten Anblick den Eindruck erweckt, als seien nur 3 Arme vorhanden. Es ist dies eines der Gebilde, deren Arme nicht in derselben Ebene liegen. 1 ist der eine Arm der Vierergruppe; 2 und 3 sind die umgebogenen Arme; der 4. Arm liegt genau unter dem ersten, sodaß er nicht gesehen werden kann. Bei 4 sieht man eine Vierergruppe, deren Hälften schon etwas auseinandergerückt sind, aber noch durch Fäden in Zusammenhang stehen. Ferner sieht man in derselben Zelle eine Tetrade, die aus 4 gleichgroßen Kugeln besteht. In Fig. 34 ist an einem Element die Längsspaltung deutlich erkennbar, die hier fast durch den ganzen Stab verläuft. Ferner sieht man eine Vierergruppe, deren Hauptarme umgebogen sind. Dieses Stadium ist viel seltener als dasjenige mit umgebogenen Nebenarmen.

Wie verhält sich nun der Chromatin-Nucleolus während dieser Zeit? Wir haben gesehen, daß er noch ein einziger Körper war, als der Knäuel sich in Segmente auflöste. Nun aber zerlegt er sich wieder in seine beiden Elemente, wie das Fig. 34 zeigt. Diese haben, wenn man so will, ebenfalls für sich eine Synapsis durchgemacht. Daß sie dabei eine Fusion durchgemacht haben, schließe ich daraus, daß bei anderen Hemipteren, wo er ebenfalls aus 2 Elementen besteht, diese durch eine seitliche Einschnürung des Chromatin-Nucleolus ihre Selbständigkeit andeuten. Seine beiden Chromosomen nehmen nun Kugelgestalt an und rücken immer mehr auseinander. In Fig. 35 sieht man nur ein Element desselben. Das andere liegt auf einem anderen Schnitt derselben Zelle. In Fig. 38 sind beide Chromosomen zu sehen, die noch eine etwas längliche Form haben.

Zu dieser Zeit ist auch der Mitochondrienkörper wieder in Tätigkeit getreten. Er umgibt den Zellkern in einer ziemlich breiten Zone. Diese besitzt anfangs noch eine ähnliche Struktur, wie sie während des Knäuelstadiums war. Das zeigt Fig. 34 sehr gut. Aus dieser differenzieren sich auf diesem Stadium bereits Bläschen, welche regelmäßig einen dunkler gefärbten Rand besitzen, wie man aus den Figg. 33 und 42 ersieht. Solche Gebilde treten später noch besser hervor und sollen dann näher besprochen werden. Die Mitochondrien selbst sind längere oder kürzere Stäbchen, die regelmäßig an den Enden Verdickungen haben und so das Aussehen einer Hantel mit langem Verbindungsstück haben. Diese Hanteln liegen gänzlich unorientiert durch-

einander. Sie werden später erst durch die Wirkung der Centrosomen in bestimmte Richtung gebracht. Fig. 40 zeigt eine Kugelhaube, welche sehr gut das gesetzlose Durcheinander der Mitochondrien erkennen läßt. Von Centrosomen ist auf diesem Stadium noch nichts zu erkennen. Der Zelleib hat eine wabenförmige Struktur. Die Zelle selbst ist mit einer äußerst feinen Membran versehen. Sie ist gegen das Ende der Vierergruppenbildung ellipsoidisch. Der Kern behält jedoch seine runde Gestalt dauernd bei, während die Zone des Mitochondrienkörpers ebenfalls ellipsoidisch ist. Dasjenige Stadium der Vierergruppenbildung, welches in Fig. Q, Phase F, abgebildet ist, ist in den bisher betrachteten Zellen ziemlich selten. Verhältnismäßig öfter tritt es in den Spermatoocyten auf, in denen man bereits Centrosomen sieht. In diesen sind die Vierergruppen auch meistens auf den gleichen Stufen der Entwicklung. Stäbchen kommen nun nicht mehr vor. In Fig. 43 sieht man das eben erwähnte Stadium. In derselben Figur sind auch die Größenunterschiede der Weckenformen sehr gut zu erkennen. Die beiden Chromosomen des Chromatin-Nucleolus haben jetzt eine ausgesprochene Kugelgestalt angenommen (Fig. 45, 1). Es ist daher für sie gleichgültig, in welcher Stellung sie in die erste Reifungsteilung eintreten. Für sie gelten genau dieselben Betrachtungen, die ich früher schon über die Chromosomen der Vermehrungsteilung angestellt habe (p. 691). Von nicht zu unterschätzender Wichtigkeit scheint mir der Umstand zu sein, daß sie sich getrennt in die erste Reifungsteilung begeben und diese ebenso durchmachen. Darauf komme ich später noch zurück.

Auf diesem Stadium werden die Centrosomen erkennbar; man sieht in den Figg. 43 und 45 deutlich auf den beiden kurzen Achsen der ellipsoidischen Zelle 2 Centrosomen liegen, um welche herum sich eine Polstrahlung ausbildet. Diese Lage nehmen die Centrosomen immer ein.

Um diese Zeit löst die Membran der Zelle sich auf, wie dies Fig. 45 zeigt. Die Polstrahlung der Centrosomen erstreckt sich weit um die Zelle herum. Der Mitochondrienkörper erhält in der jungen Spermatoocyte seine vollständige Ausbildung. Die früher schon erwähnten runden Bläschen sind nun weit häufiger. Fig. 42 zeigt solche Gebilde. In diesen sind die Mitochondrien enthalten. Die Wand eines solchen Bläschens platzt, und der Inhalt tritt nach außen. Dieser Vorgang ist gut in Fig. 45 zu sehen. Die Mitochondrien sind jetzt distinkt schwarz gefärbt und stehen im Farbton nicht hinter den Chromosomen zurück. Sobald die

Centrosomen in Wirksamkeit treten und den Zellkern in die Länge strecken, beginnt die Orientierung der Mitochondrien. Sie umlagern anfangs den ganzen Kern, werden aber später in der Mitte, d. h. an der Stelle, wo die Einschnürung der Zelle erfolgen soll, voneinander getrennt. Einen Schnitt durch dieses Stadium zeigt Fig. 43. Daß die Mitochondrien wirklich gleichmäßig um den Kern liegen, wird durch die Polansicht bewiesen. Dies zeigt Fig. 44. Sie erinnert wieder lebhaft an eine magnetische Figur. Die Mitochondrien selbst sind längere oder kürzere Fäden, die in ihrer Längsrichtung mit der Längsrichtung zusammenfallen und die schon beschriebene Hantelform haben.

#### 4. Die Zahl der Tetraden und die Reduktionsfrage.

Ich wende mich nun den Zahlenverhältnissen und der Reduktionsfrage zu. Es ist eine allgemeine Erfahrung, daß jede Vierergruppe sich aus 2 Chromosomen zusammensetzt, also zweiwertig ist. Demnach muß ihre Anzahl gleich der halben Normalzahl sein. Bei *Hydrometra lacustris* konnte ich jedoch eine Ausnahme dieser sonst fast allgemein gültigen Regel feststellen. Schon bei Untersuchung der jungen Spermatocyten haben wir gesehen, daß mehr Chromatinelemente, als die halbe Normalzahl beträgt, vorhanden waren. In der Spermatogonie waren 10 sich normal verhaltende Chromosomen<sup>1)</sup>. In der Spermatocyte erster Ordnung treten 10 Vierergruppen auf. Das scheint auf den ersten Blick der Lehre von der Chromatinreduktion vollständig zu widersprechen. Ich werde jedoch zeigen, daß das nicht der Fall ist.

Bei *Hydrometra* findet eine Konjugation von Chromatinsegmenten statt. Es muß also jedem der 20 Segmente, die nach dem Zerfall des Knäuels vorhanden waren, ein halbes Chromosom entsprechen. Und umgekehrt beweisen die 10 Vierergruppen, daß 20 Segmente vorhanden waren. Es legen sich also bei der Bildung der Vierergruppen nicht ganze Chromosomen paarweise zusammen, sondern halbe Chromosomen.

Was die Chromatinreduktion betrifft, so verstehen manche Autoren darunter einfach eine Massenreduktion des Chromatins. Diese plumpe Auffassung entspricht jedoch dem Wesen der Reduktion nicht. Von diesem falschen Standpunkte aus führt auch

1) Außerdem befand sich dort noch das große Chromosom, das die beiden Bestandteile des Chromatin-Nucleolus enthielt. Diese sind für die Reduktionsfrage weiter nicht von Bedeutung.

die Aequationsteilung zu Schwierigkeiten. Denn es ist ganz klar, daß auch in einer solchen die Masse auf die Hälfte reduziert wird. Vom Standpunkte der Massenreduktion aus erhält jedes Spermatozoon nicht die Hälfte Chromatin, sondern nur den vierten Teil.

Klarer tritt uns das Wesen der Reduktion in der WEISMANNschen Theorie entgegen. Am besten zitiere ich hier eine Betrachtung, die vom RATH anstellt<sup>1)</sup>: „Was versteht man unter Reduktionsteilung? Die meisten Autoren, welche den Gedanken der Reduktionsteilung angenommen haben, denken bei diesem Vorgang einfach an eine Massenreduktion des Chromatins, die mit einer Herabsetzung der für die betreffende Tierart typischen Zahl der Chromosomen (Idanten) auf die Hälfte verbunden ist. Eine solche Auffassung entspricht aber nicht genau einer Reduktionsteilung im Sinne WEISMANNs. Im Gegensatz zur Aequationsteilung, bei welcher sämtliche Ahnenplasmen (Ide) gleichmäßig auf die Tochterkerne verteilt werden, wird bei der Reduktionsteilung nach WEISMANN die Zahl der Ahnenplasmen (Ide) halbiert, und dem einen Tochterkerne werden diese, dem anderen jene Ahnenplasmen (Ide) zugeführt. „Unter Reduktionsteilung verstehe ich“, sagt WEISMANN in seinem letzten Werke<sup>2)</sup>, „eine jede Kernteilung, durch welche die Zahl der Ide, welche im ruhenden Kern vorhanden war, für die Tochterkerne auf die Hälfte herabgesetzt wird; unter Aequationsteilung eine solche, durch welche jedem Tochterkern die volle Idziffer des ruhenden Kerns der Mutterzelle zugeführt wird.“

Aber auch ohne Zuhilfenahme der hypothetischen Iden WEISMANNs muß man offenbar einen wichtigen Unterschied darin sehen, ob in einer Teilung Spaltheilungen von Chromosomen getrennt werden, deren Teile jedenfalls untereinander gleichwertig sind, oder ob ganze Chromosomen getrennt werden, die von verschiedenen Individuen (d. h. vom Vater oder von der Mutter) herkommen und folglich verschiedene Vererbungsanlagen enthalten können. Es muß also nicht allein vom Standpunkte WEISMANNs aus, sondern von jeder Chromosomentheorie der Vererbung<sup>3)</sup> aus der Unterschied zwischen Reduktions- und Aequationsteilung scharf festgehalten werden.

Wenden wir diese Auffassung auf *Hydrometra lacustris* an, so ergibt sich, daß die erste Reifungsteilung ganz unzweideutig eine Reduktionsteilung ist, wobei allerdings nicht ganze Chromosomen, sondern halbe getrennt werden (vergl. p. 705). Die folgenden Schemata sollen den Unterschied noch klarer machen. In

1) Spermatogenese von *Gryllotalpa* vulg. 1892.

2) *Amphimixis*, Jena 1891.

3) Vergleiche hierzu den Vortrag von H. E. ZIEGLER: Die Vererbungslehre in der Biologie 1905. — ZIEGLER legt mehr Gewicht auf die histologischen Beobachtungen an den Chromosomen als auf die Annahme hypothetischer Vererbungsträger.

Fig. S ist die gewöhnliche Tetradenbildung dargestellt, wobei die zweiwertigen Tetraden in der halben Normalzahl erscheinen. Als Normalzahl ist zwei angenommen, so daß nur eine Tetrade entsteht. Jedes der 2 Spermatogonienchromosomen (*I*) soll aus 4 heteronomen Teilen bestehen. Angenommen ist ferner eine Präreduktion. *II* zeigt die Konjugation der Chromosomen, *III* die Vierergruppe nach vollzogener Längsspaltung. Unter *IV* ist nur eine Hälfte nach geschehener Reduktion gezeichnet, die unter *V* noch einmal, entsprechend der zweiten Reifungsteilung, der Länge nach geteilt ist. Die Reduktionsteilung (zwischen *III* und *IV*) hat also jeder Tochterzelle ungleichartige, heteronome Elemente gebracht, während die Aequationsteilung (zwischen *IV* und *V*) gleichartige, homonome Elemente auf die Tochterzelle überträgt.

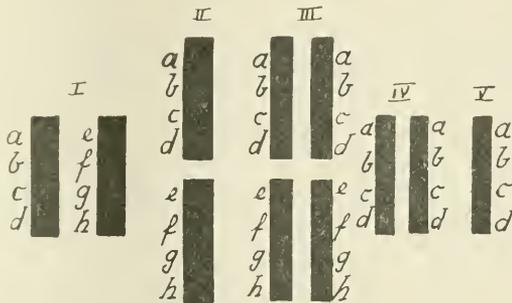


Fig. S. Tetradenbildung nach dem gewöhnlichen Verlauf.

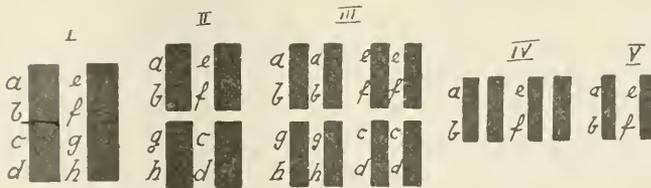


Fig. T. Tetradenbildung bei *Hydrometra lacustris*.

Fig. T zeigt die Verhältnisse bei *Hydrometra lacustris* in entsprechender Weise dargestellt. Bei *I* sind wieder die Chromosomen der Spermatogonie in der vollen Normalzahl angegeben. *II* zeigt dieselben nach erfolgter Konjugation (entsprechend den Stadien A, B C in Fig. Q!). In Rubrik *III* hat sich aus jedem Chromosom durch Längsspaltung eine Vierergruppe gebildet. Bei *IV* ist Reduktion eingetreten, bei *V* noch Aequation. Es ist also eine Trennung heteronomer Teile eingetreten, entsprechend einer

Reduktionsteilung. Die erste Reifungsteilung ist also eine Reduktionsteilung. Die zweite ist eine Aequationsteilung, da homonome Teile auf die Tochterkerne kommen <sup>1)</sup>).

Nach diesen Erörterungen ist es wohl am Platze, die Bildung der Tetraden mit der von anderen Hemipteren zu vergleichen. Am meisten stimmt der Modus von *Hydrometra* mit dem von *Anasa tristis* (nach PAULMIER) überein, wie sich durch Vergleich der Fig. A und Q ergibt. Nur besteht der Unterschied, daß bei *Hydrometra* die Vierergruppen nicht in der halben, sondern in der ganzen Normalzahl auftreten. Die Hauptphasen sind im Prinzip die nämlichen. Besonders tritt auch bei *Anasa* ein Stadium gleich langer Arme auf. Ein solches ist auch von GROSS bei *Syromastes* beobachtet, wie Fig. B zeigt. Während jedoch GROSS annimmt, daß „das Auseinanderbiegen der Enden, mit welchen die beiden längsgespaltene Chromosomen zusammentreffen, nach Ausbildung der kurzen, gleichschenkligen Kreuze noch weiter fortschreitet, bis es schließlich zur Umwandlung des Kreuzes in eine Tetrade führt“, lasse ich mit PAULMIER die Vierergruppe durch Zusammenziehen und Verdichten der gleichlangen Arme entstehen. Ueberhaupt ist das Stadium der gleichlangen Kreuze, welches bei allen 3 Hemipteren entsteht, besonders kritisch. Bei *Hydrometra* spricht die zweite Reifungsteilung für die Richtigkeit meiner Deutung, bei *Syromastes* die Einkerbung der Chromosomen in der zweiten Reifungsteilung für die Richtigkeit der GROSSschen Deutung. Nun könnte zwar bei *Syromastes* die Weiterverlängerung an den a|a- bzw. b|b-Armen erfolgen, also an den anderen als von GROSS beschriebenen. Dann käme schließlich durch Drehung eine Tetrade von der Formel  $\frac{a|a}{b|b}$  zu stande. Aber dann wäre ja die Einkerbung der Chromosomen in der zweiten Reifungsteilung unerklärlich.

1) Daß es auch noch andere Wege der Reduktion gibt, beweist die Entdeckung eines vollkommen neuen Reduktionsmodus in neuester Zeit durch GOLDSCHMIDT und PRANTL. Beide beobachteten, der erste bei *Zoogonus mirus*, der zweite bei *Didinium*, daß in der Reduktionsteilung einfach ganze Chromosomen auf die Tochterkerne übertragen wurden, ohne daß überhaupt eine Vierergruppenbildung vor sich ging. Da dies bei zwei in der Systematik so entfernten Tieren vorkommt, so scheint es nicht ausgeschlossen, daß im Laufe der Zeit noch eine Anzahl anderer Modi entdeckt wird. Vorläufig ist unser beobachtetes Material doch noch sehr gering. Ich kann mich nur dem Satze GOLDSCHMIDTS anschließen, daß die Natur zum Zwecke der Reduktion verschiedene Mittel anwendet.

Nach der Auffassung von Gross findet bei *Syromastes* nicht eine Präreduktion, sondern eine Postreduktion statt. Allerdings ist es in physiologischer Hinsicht von geringer Bedeutung, ob die Reduktion bei der ersten oder bei der zweiten Reifungsteilung erfolgt.

### 5. Erste Reifungsteilung.

Die Kernmembran der Spermatocyte erster Ordnung löst sich bald nach dem Sichtbarwerden der Centrosomen auf. Die Chromosomen werden in die Aequatorialplatte gezogen. Fig. 46 zeigt eine Zelle, in der das Aequatorialplattenstadium bald erreicht ist. Eine zugehörige Seitenansicht zeigt die Fig. 47. Dieses Stadium trifft man nicht allzu oft, woraus hervorgeht, daß die Ordnung zur Aequatorialplatte sehr schnell vor sich geht. Ebenso vollzieht sich die Teilung sehr schnell. In den Figg. 48 und 49 sieht man die Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung. Hier läßt sich die Anzahl der Chromosomen mit Sicherheit feststellen. Es sind deren 12 vorhanden. Manche liegen etwas schräg, so daß die Vierergruppen in einigen Fällen noch erkennbar sind. Sehr gut sind die Chromosomen des Chromatin-Nucleolus zu erkennen, die eine runde Gestalt haben. Die Vierergruppen selbst sind im Querschnitt nicht rund, sondern etwas länglich.

Betrachten wir die erste Reifungsteilung in der Seitenansicht, so ergeben sich Bilder wie Fig. 49—56. Meistens sind die Vierergruppen in der Weckenform zu sehen. Jedoch kommen auch hier noch Stadien vor, die noch weiter zurückliegen. Fig. 50 zeigt den Aufmarsch der Chromosomen in die Aequatorialplatten-Stellung, welche in Fig. 51 erreicht ist. Die Abbildungen 52 und 53 stellen nur einzelne Chromosomen dar, die schon etwas getrennt sind. Die Tetradenhälften sind durch 2 Fasern miteinander verbunden. Die Chromosomen des Chromatin-Nucleolus hingegen zeigen nur eine Verbindungsfaser. Daß 12 Chromosomen in jeder Zelle vorhanden sind, konnte ich in günstigen Fällen auch dadurch beweisen, daß ich die Elemente aller Schnitte ein und derselben Zelle zählte und durch Summierung die Zahl 12 erhielt. Jedoch muß man hierbei sehr sorgfältig zu Werke gehen.

Die Vierergruppen nehmen nun eine eigentümliche Gestalt an, aus der man sofort erkennt, daß man die erste Reifungsteilung vor sich hat. Die Figg. 54 und 55 zeigen dies. Ihre Hälften können sich sozusagen schlecht voneinander trennen, und es ent-

stehen lange Stäbe, die noch durch 2 kurze Fasern in Verbindung stehen. Diese Form behalten sie bis zur Einschnürung der Zelle, die in den betreffenden Figuren schon angedeutet ist. Dann aber tritt die Durchschnürung sehr schnell ein. Fig. 56 zeigt die Anaphase der ersten Reifungsteilung mit den beiden Tochterzellen, den Spermatocyten zweiter Ordnung mit je 12 Chromosomen. Letztere liegen in der Mitte der Zelle zusammengedrängt, so daß die Kontur der einzelnen Chromosomen nicht scharf gesehen werden kann. Ein solches Zusammendrängen der Chromosomen ist allen Hemipteren eigentümlich. Daß jede Tochterzelle 12 Chromosomen erhält, beweisen Schnitte durch die Zellen, die fixiert wurden, bevor die Chromosomen sich zusammendrängten. Fig. 57 zeigt eine solche Tochterplatte.

Während der ersten Reifungsteilung tritt der Mitochondrienkörper sehr schön hervor, wie das aus den Abbildungen zu ersehen ist. Die früher vorhandenen Bläschen treten jetzt nicht mehr auf, wenn auch hier und da noch eines im Rückstand ist. Die Mitochondrien umgeben den Kern in einer Hülle, wie dies in Fig. 58 zu sehen ist. Sobald die Zelle die Tendenz hat, sich einzuschnüren, beginnt auch ein Auseinanderrücken der Mitochondrien (Fig. 47, 50). Infolgedessen ist auf Aequatorialplatten-Stadien meistens nicht viel davon zu sehen; denn der Schnitt einer solchen liegt genau an der Stelle, wo infolge der Einschnürung des Mitochondrienkörpers die Mitochondrien auseinandergerückt sind. Die Polstrahlung der ersten Reifungsteilung erhält sich sehr lange; sie ist in den meisten Fällen noch deutlich ausgeprägt, wenn die Zellen bereits vollständig durchschnürt sind (Fig. 56). Fig. 59 zeigt einen Mitochondrienmantel etwas von der Seite gesehen.

Die Fäden, welche die Hälften der Vierergruppen zusammenhalten, werden später in die Chromosomen eingezogen. Für solche Fäden hat Gross ja schon bei *Syromastes* bewiesen, daß sie aus Chromatin bestehen. Bei diesem Hemipter bilden die Reste der Fäden bei der Zellteilung eine Zellplatte. Eine solche tritt bei *Hydrometra lacustris* in keiner der beiden Reifungsteilungen auf. In der Bildung der Zellplatte liegt ein kleiner Verlust an Chromatin, was eine eigentümliche Erscheinung ist.

### 6. Zweite Reifungsteilung.

Unmittelbar nach dem Ablauf der ersten Reifungsteilung setzt die zweite Reifungsteilung ein. Bei anderen Insekten tritt zwischen den beiden Reifungsteilungen ein Ruhestadium ein. So bei For-

ficula auricularia. Bei den Hemipteren folgen die beiden Teilungen sofort nacheinander. Da sich keine Wachstumsperiode einschiebt, haben die Spermatocyten zweiter Ordnung gerade die Hälfte des Volumens derjenigen erster Ordnung, wie ich durch Messung feststellen konnte.

Die Chromosomen nehmen in der zweiten Reifungsteilung eine eigentümliche Gestalt an, aus der man sofort erkennen kann, daß diese Teilung eine Aequationsteilung ist. Die Figg. 60 und 61 zeigen die eigentümlichen Kernschleifen. Eine solche Gestalt entspricht bei 1 in Fig. 60 noch annähernd der einen Tetradenhälfte, wie sie aus der ersten Reifungsteilung hervorgegangen ist, nur daß die beiden Längshälften an der mittleren Stelle, ihrer Lage der Tetrade nach, etwas voneinander gerückt sind. Die Längshälften werden jedoch bald ganz in die Länge gestreckt, wie man aus 2 derselben Figur sieht. Dieser anfängliche Zustand der Chromosomen beweist deutlich, daß wir den von Gross neuerdings bei *Syromastes* und *Pyrrhocoris* geforderten Reduktionsmodus nicht vor uns haben. Es steht also mit Sicherheit fest, daß die zweite Reifungsteilung eine Aequationsteilung ist.

In der Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung zählt man wieder 12 Chromosomen (Fig. 62). Nach der Durchschnürung der Zelle drängen sich die Chromosomen schnell zusammen, so daß ihre Zahl nicht mehr festzustellen ist.

Fig. 63 und 64 zeigen Tochterplatten mit den sich zusammendrängenden Chromosomen. Diese zeigen in ihrer Lage keine Regelmäßigkeit. Infolgedessen trifft man Lagen mit allen möglichen Anordnungen. In der Anaphase hat die zweite Reifungsteilung das Aussehen von Fig. 65. Jedoch sieht man auch hier und da Zellen, wo ein Chromosom in einer der beiden Tochterzellen etwas nachhinkt, wie dies Fig. 66 zeigt. Das ist jedoch meistens nicht der Fall. Welches Chromosom dieses abnorme Verhalten zeigt, konnte ich nicht feststellen. Dieses Chromosom verhält sich genau so wie die anderen bis zu dem Augenblick, wo die übrigen Chromosomen verklumpen; daran beteiligt es sich nicht. In den meisten Fällen zeigt es dieses ungewöhnliche Verhalten nicht. Ich habe allerdings eine Cyste beobachtet, wo es in allen Spermatiden hervortrat. Wenn es ein accessorisches Chromosom wäre, so dürfte es nur in der Hälfte derselben enthalten sein. Daß hier ein abnormes Element vorliegt, glaube ich auch daraus schließen zu können, daß in vielen Spermatiden, in denen es vorkommt, der Nebenkern sich intensiv schwarz tingiert, eine Eigenschaft, die er

sonst nicht besitzt (Fig. 69). Der Mitochondrienkörper verhält sich in den ersten Stadien der zweiten Reifungsteilung genau so wie in der ersten (Fig. 60, 61). Man sieht noch die einzelnen Stäbchen innerhalb der Zelle. Bald jedoch wird dies anders. Die Stäbchen verschwinden, und dafür treten mehr oder weniger breite Bänder auf, wie schon Fig. 65 zeigt. Gewöhnlich sieht man diese aber erst in der Anaphase (Fig. 65). Hier und da sieht man in diesen Bändern noch dunklere Streifen. In der Polansicht bekommt man Bilder wie in Fig. 63 und 64.

Bei *Bombyx mori* beteiligt sich nach TOYAMA <sup>1)</sup> eine neben dem Kern gelegene Spindel, wahrscheinlich die Mitochondrien-spindel, am Aufbau der Zugfäden. Bei *Hydrometra* ist dies auf jeden Fall nicht so. Diese Zugfäden stellen sich in den beiden Reifungsteilungen als breite Bänder dar, wie dies auch von HENKING bei *Pyrrhocoris apterus* und PAULMIER bei *Anasa tristis* abgebildet ist. Gross bezweifelt in seiner neuesten Arbeit über *Pyrrhocoris* diesen Befund. Er meint, daß der Beobachter den Eindruck eines breiten Bandes erhalten müsse, wenn er doppelte Spindelfasern auf nicht ganz scharf und distinkt gefärbten Präparaten vor sich hat. Ich habe mein gesamtes Material auf diesen Punkt hin gründlich untersucht. Darunter waren Schnitte in jeder Stufe der Differenzierung und Färbung. Ich muß mich also in diesem Punkte den Beobachtungen HENKINGS und PAULMIERS anschließen.

Die Chromosomen des Chromatin-Nucleolus sind in der Seitenansicht der zweiten Reifungsteilung als runde Elemente sichtbar (Fig. 60, 61). Es liegt also kein Grund vor, anzunehmen, daß sie nicht geteilt werden. Insbesondere ist es nach meiner Meinung ausgeschlossen, daß das abnorm zurückbleibende Chromosom mit einem von ihnen identisch ist, da es in Form und Größe nicht hiermit identisch ist.

### 7. Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon.

Die Tochterzellen sind die Spermatiden und machen nun noch eine Reihe interessanter Veränderungen durch, um sich in befruchtungsfähige Spermatozoen zu verwandeln. Zunächst nimmt die Zelle eine kugelige Gestalt an. Der Mitochondrienkörper um-

1) On the spermatogenesis of the silk-worm. Bull. Imp. Coll. Agric., Vol. II, 1894.

gibt, wie ich erwähnt habe, das Chromatin in Form einer Spindel. Diese bleibt noch eine Zeitlang bestehen. Währenddessen rückt das Chromatin aus dieser Spindel heraus, legt sich neben dieselbe und umgibt sich dann erst mit einer Membran (Fig. 68). Es hat sich also ein Spermaticidenkern gebildet. Die Membran ist gut sichtbar und der Kern etwas heller gefärbt als das ihn umgebende Plasma. Aus der Spindel geht der Nebenkern hervor.

In Fig. 69 sieht man eine der schon erwähnten Spermaticiden, welche das sich abnorm verhaltende Chromosom enthält (vergl. p. 711). Gleichzeitig ist hier der Nebenkern intensiv schwarz gefärbt; er zeigt also auch ein ungewöhnliches Verhalten.

Die eben beschriebene Spindelform gibt der Nebenkern bald auf. Dagegen nimmt er nun das in Fig. 70 gezeichnete Aussehen an.

Ich habe also für *Hydrometra* festgestellt, daß der Nebenkern aus dem Mitochondrienkörper hervorgeht, eine Erscheinung, die bei vielen Insekten beobachtet ist. Dieser Nebenkern zeigt auf allen Schnitten, die mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin und Lichtgrün gefärbt sind, Plasmareaktion, indem er sich intensiv grün färbt. Das scheint also der Meinung GOLDSCHMIDTS<sup>1)</sup> zu widersprechen, daß die Mitochondrien aus chromatischen Bestandteilen des Kernes hervorgehen.

Für die Pseudochromosomen, die GROSS bei *Pyrrhocoris apterus* beschrieben hat, möchte ich annehmen, daß sie mit den Mitochondrien verwandt oder nur eine Modifikation derselben sind. GROSS hat bei seinem Objekt festgestellt, daß sie sich am Aufbau des Nebenkernes beteiligen. Seine Nebekerne sind auf manchen Stadien genau so aus Schalen zusammengesetzt wie bei *Hydrometra*. Hieraus glaube ich obigen Schluß ziehen zu dürfen. Von seinen Pseudochromosomen kann GROSS sagen, daß sie oft in gleichen Mengen auf die Tochterzellen übergehen. Für die Mitochondrien bei *Hydrometra* steht wohl fest, daß sie stets in gleichen Mengen auf die Tochterzellen übergehen.

GOLDSCHMIDTS Meinung über die Herkunft der Mitochondrien scheint mir noch aus einem anderen Grunde unwahrscheinlich zu sein, soweit ich wenigstens nach meinem Objekt ein Urteil darüber abgeben kann. Die Mitochondrien treten bei *Hydrometra* nämlich in solchen Mengen auf, daß es höchst unwahrscheinlich ist, daß sie vom Kern ausgeschiedenes Chromatin sein sollen.

1) Siehe Zool. Jahrb., Bd. XXI, 1905, p. 107.

Das Aussehen des Nebenkernes in Fig. 72 ist das gewöhnliche auf dem Stadium der jungen Spermatische. Die eigentümliche Struktur des Nebenkernes, die man am besten mit einer Zielscheibe vergleicht, ist sicherlich auf die Bildung verschieden dichter Schalen zurückzuführen, die abwechselnd aufeinander folgen. Die einzelnen Schalen sind in der Mitte, also da, wo sie schmaler werden, geteilt. Es macht also den Eindruck, als ob der Nebenkern aus zwei kongruenten Hälften bestände. Es kommt auch vor, wie in Fig. 73 dargestellt ist, daß eine der äußeren Schalenhälften fehlt. Diese Modifikationen, ebenso wie die variable Anzahl der Schalen, dürften nur von untergeordneter Bedeutung sein.

Der Kern selbst verhält sich in Bezug auf die Weiterentwicklung verschieden. Bald sieht man die einzelnen Chromosomen noch daliegen, wie in Fig. 71, bald sind diese verklumpt, wie in Fig. 70. Sie können sich auch schon in Mikrosomen aufgelöst haben (Fig. 72).

Der Nebenkern gibt bald seine Struktur auf und beginnt, sich in die Länge zu strecken. In den Nebenkern wächst später der Achsenfaden des Spermatozoons hinein (Fig. 74). Um dieselbe Zeit, wenn er beginnt, sich in die Länge zu strecken, scheidet er noch einen Körper aus, der in den Figg. 74 und 75 abgebildet ist. Ich habe den Zelleib nicht mitgezeichnet, damit diese Hauptteile zur Geltung kommen. Der ausgeschiedene Körper zeigt auch nur eine Plasmareaktion. Mit HEIDENHAINSCHEM Eisenhämatoxylin hingegen färbt er sich ziemlich schwarz. Er wird zum Acrosom. Der Achsenfaden ist immer der Membran des Kernes mit einem Ende angelagert. Später ist hier ein Endknöpfchen vorhanden. Mit dem anderen Ende wächst er in den Nebenkern hinein. Ob der Achsenfaden durch den Kern hindurch wächst oder nur der Membran desselben von außen anliegt, das ist natürlich sehr schwer zu entscheiden. Aus zwei Gründen muß ich den letzteren Fall für den wahrscheinlicheren halten. Zunächst steht fest, daß das Endknöpfchen des Fadens von den Centrosomen gebildet wird. Ferner liegt auf den folgenden Stadien der Achsenfaden stets außerhalb des Kernes (Fig. 77). — Wenn der Nebenkern noch verhältnismäßig kurz ist, so hat er im Querschnitt das Aussehen von Fig. 76. Er streckt sich nun immer mehr in die Länge (Fig. 77), und der Achsenfaden nimmt nun einen schraubigen Verlauf an.

Das Chromatin rückt nun aus dem kleinen Kern heraus und liegt bald als runde Kugel von gleichmäßiger Färbung außerhalb desselben. Er erscheint als eine tintenartige Masse. Auf Prä-

paraten, die mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin gefärbt sind, ist auch keine Struktur zu erkennen. — Vor der Chromatinkugel liegt das Acrosom. Das Endknöpfchen ist sehr gut zu erkennen. Direkt daran setzt sich der Achsenfaden des Schwanzes. Dieser besitzt eine kolossale Länge und ist sehr dünn. Das Acrosom nimmt nun Spitzenform an, indem es an Größe einbüßt, was wohl auf Konzentration der Substanz zurückgeführt werden muß. Das Chromatin nimmt bald eine herzförmige Gestalt an (Fig. 78). Das Acrosom liegt als ein zugespitzter Körper vor ihm. Der leere Kernrest geht in dem Mittelstück auf, welches, soviel aus den Präparaten ersichtlich ist, nicht durch eine Membran von ihm abgegrenzt ist. Nicht immer ist das Acrosom in dieser hellen Färbung vorhanden. Manchmal färbt es sich intensiv schwarz, wie Fig. 79 zeigt. Wir haben hier wieder einen Fall, aus dem hervorgeht, daß das HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylin ganz verschiedenartige Körper schwarz färben kann. Im Mittelstück sind die Centrosomen enthalten, bald als ein Plättchen (Fig. 78, 79), bald als 2 Centrosomen (Fig. 81). Der Kopf streckt sich nun in die Länge und nimmt das Aussehen von Fig. 80 an. Er wird an seinem freien Ende spitz (Fig. 82, 83) und hat im fertigen Spermatozoon das Aussehen von Fig. 84. Der Schwanz ist ein schraubig gewundenes Gebilde, in dem ein Achsenfaden nun nicht mehr zu erkennen ist.

Ein Nebenkern ist schon in den Spermatischen vieler Insekten beobachtet worden. Sehr eingehend wurde er z. B. bei *Forficula auricularia* von ZWEIGER beschrieben. Hier zeigt er auf einem frühen Spermatischen stadium eine ähnliche Struktur, wie er sie bei *Hydrometra* erst dann annimmt, wenn er beginnt, sich in die Länge zu strecken. Ueber die wahre Bedeutung des Nebenkernes ist man noch vollkommen im Unklaren.

Die Spermatozoen, welche in Cysten zusammenliegen, nehmen nun eine fadenförmige Gestalt an und drängen sich zusammen. Die ganze Cyste ist mit einer Nährzelle verbunden, deren Lage an der Cyste variabel ist. Solche Cystenzellen waren ja schon bei den Spermatischen vorhanden, wie früher beschrieben worden ist (p. 689). Jede dieser Zellen hat einen auffallend großen Kern. Die Köpfe der Spermatozoen scheinen in dem Plasma der Nährzelle zu liegen (Fig. 85). Wenn die Spermatozoen sich aus der Cyste entfernen, was kurz vor dem Verlassen des Hodens geschieht, so bleibt die Nährzelle zurück (Fig. 88). Fig. 85 stellt eine Cyste dar, in welcher die Spermatozoen dicht gedrängt liegen. In Fig. 86

habe ich die Nährzelle nicht mitgezeichnet. Oft nimmt die Nährzelle auch eine Lage ein, wie sie in Fig. 87 abgebildet ist. Die Isolierung der Spermatozoen geschieht in der Weise, daß sie sich an einem Ende der Cyste auflockern und auseinanderweichen (Fig. 85, 86, 87). Ein lockeres Bündel hat das Aussehen von Fig. 89. Ein Querschnitt ist in Fig. 90 dargestellt. Solche Bündel liegen oft in großer Zahl an einem Ende des Hodens. In dieser Form verlassen die Spermatozoen das Tier, wenn die Begattung stattfindet.

Jena, Zoologisches Institut, Februar 1907.

## Literaturverzeichnis.

- AUERBACH, L., 1896, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIII.
- BOVERI, TH., 1901, Zellenstudien. Heft 4. Ueber die Natur der Centrosomen, Jena.
- BUGNION et POPOFF, 1905, La spermatogénèse du *Lombric terrestre*. Archives de Zool. exp. et génér., T. III.
- GOLDSCHMIDT, R., 1904, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Bd. XXI, Anat.
- 1905, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus*. Zool. Jahrb., Bd. XXI, Anat.
- GROSS, J., 1904, Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren. Verhandl. 14. Vers. Deutsch. zool. Ges. Tübingen.
- 1904, Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus* L. Zool. Jahrb., Bd. XX.
- 1906, Die Spermatogenese von *Pyrrhocoris apterus* L. Zool. Jahrb., Bd. XXIII.
- HEIDENHAIN, M., 1900, Ueber die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmascleifen. Anat. Anz., Bd. XVIII.
- HEIDER, CARL, 1906, Vererbung und Chromosomen, Jena.
- HENKING, H., 1890, Ueber Reduktionsteilung der Chromosomen in den Samenzellen von Insekten. (Aus der Intern. Monatsschr. f. Anat. und. Phys., Bd. VII.)
- 1891, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LI.
- 1891, Ueber die Spermatogenese und deren Beziehungen zur Entwicklung bei *Pyrrhocoris apterus*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LI.
- FOOT, KATHARINE, and STROBELL, E. C., 1905, Prophases and metaphases of the first maturation spindle of *Allolobophora foetida*. Amer. Journ. of Anat., Vol. IV.
- KORSCHOLT und HEIDER, 1903, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.
- MC CLUNG, C. E., 1902, The accessory chromosome sex-determinant? Biol. Bull., Vol. III.
- MEVES, FR., 1897, Histogenese der Samenfäden von *Salamandra*. Arch. f. mikr. Anat. und Entw., Bd. I.
- 1900, Ueber den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI.
- MONTGOMERY, TH., 1897, Preliminary note on the chromatin reduction in the spermatogenesis of *Pentatoma*. Zool. Anz., Bd. XX.
- 1898, The spermatogenesis of *Pentatoma* up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb., Bd. XIV, Anat.
- 1899, Chromatin reduction in Hemiptera: a correction. Zool. Anz., Bd. XXII.

- MONTGOMERY, TH., 1901, Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera. Proc. Acad. nat. Sc. Philad., Vol. LIIII.
- 1905, The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with general consideration upon chromosome reduction and heterochromosomes. Proc. Acad. nat. Sc. Philad., Febr. 1905.
- PAULMIER, F., 1898, Chromatin reduction in the Hemiptera. Anat. Anz., Bd. XIV.
- 1899, The spermatogenesis of *Anasa tristis*. Journ. Morph., Vol. XV, Suppl.
- PRANDTL, H., 1905, Reduktion und Karyogamie bei Infusorien. Biol. Centralbl., Bd. XXV.
- PROVAZEK, S., 1901, Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese. Zool. Anz., Bd. XXV.
- RATH, O. VOM, 1892, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris* L. etc. Arch. mikr. Anat., Bd. XL.
- SCHREINER, A. und K. E., 1903, Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Arch. de Biologie, T. XXII.
- STRASBURGER, E., 1904, Ueber Reduktionsteilung. Sitzungsber. d. Königl. preuß. Akad. d. Wissensch., Bd. XVIII.
- SUTTON, W. S., 1902, On the Morphology of the Chromosome Group in *Brachystola magna*. Biol. Bull., Vol. IV.
- TOYAMA, K., 1894, On the spermatogenesis of the silk-worm. Bull. of the Agric. Coll. Tokyo, Vol. II.
- VOINOV, D. N., 1903, La spermatogénèse d'été chez le *Cybister Roeselii*. Arch. de Zool. exp. et gén., T. I.
- WEISMANN, A., 1891, Amphimixis. Jena.
- WILCOX, E. V., 1895, Spermatogenesis of *Caloptenus Femur-rubrum* and *Cicada Tibicen*. Bull. of the Mus. of comp. Zool., Vol. XXVII.
- 1896, Further Studies on the spermatogenesis of *Caloptenus Femur-rubrum*. Bull. of the Mus. of comp. Zool., Vol. XXIX.
- 1901, Longitudinal and transversal division of chromosomes. Anat. Anz., Bd. XIX.
- WILSON, F. B., 1905, Studies on chromosomes. I. The behavior of idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exp. Zool., Vol. II.
- 1905, Studies on chromosomes. II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. Ibid. Vol. II.
- 1906, Studies on chromosomes. III. The sexual differences of the chromosome groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. Ibid. Vol. III.
- ZIEGLER, H. E., 1895, Untersuchungen über die Zellteilung. Verh. der deutsch. zool. Gesellsch.
- 1905, Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena.
- ZWEIGER, H., 1906, Die Spermatogenese von *Forficula auricularia*. Zool. Anz., Bd. XXX.
- 1906, Die Spermatogenese von *Forficula auricularia*. Diss. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLII.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XLI.

- Fig. 1. Vorderfuß von *Hydrometra lacustris*.  
Fig. 2. Mittelfuß von *Hydrometra lacustris*.  
Fig. 3. Hinterfuß von *Hydrometra lacustris*.  
Fig. 4. Längsschnitt durch den bindegewebigen Anhang des Hodens.  
Fig. 5. Längsschnitt durch den Samenleiter.  
Fig. 6. Wand des Samenleiters, stärker vergrößert.

### Tafel XLII.

Alle Figuren beziehen sich auf *Hydrometra lacustris* L.

- Fig. 1. Längsschnitt durch das blinde Ende des Hodens.  
Fig. 2. Spermatogonie im ersten Stadium.  
Fig. 3. Weiteres Stadium der Spermatogonie.  
Fig. 4. Spermatogonie mit aufgelockertem Mitochondrienkörper.  
Fig. 5. Spermatogonie auf dem Stadium der beiden Klumpen.  
Fig. 6. Spermatogonie kurz vor Auflockerung der Chromosomen.  
Fig. 7. Zellhaube mit Mitochondrienkörper.  
Fig. 8. Spermatogonie mit aufgelockerten Chromosomen.  
Fig. 9—11. Vermehrungsteilung, Aequatorialplatte.  
Fig. 12. Cysten mit zugehörigen Cystenzellen.  
Fig. 13, 14. Cystenzellen bei stärkerer Vergrößerung.  
Fig. 15, 18. Vermehrungsteilung, Profilansicht.  
Fig. 16. Polansicht des Mitochondrienkörpers.  
Fig. 17. Polstrahlung des Protoplasmas.  
Fig. 19, 20. Abschnürung der Tochterzellen.  
Fig. 21. Stadium der langgestreckten Chromosomen.  
Fig. 22, 23. Verteilung des Chromatins.  
Fig. 24. Stadium des dichtesten Knäuels.  
Fig. 25. Stadium des dichten Knäuels.  
Fig. 26, 27. Stadium des lockeren Knäuels.  
Fig. 28. Stadium des zerfallenen Knäuels.  
Fig. 29, 30. Auseinanderrücken der Segmente.  
Fig. 31—39. Spermatocyten mit Viergruppenbildung.  
Fig. 41. Mitochondrienkörper der Spermatocyten.  
Fig. 40, 42, 43, 45. Spermatocyten erster Ordnung.

- Fig. 44. Mitochondrienkörper in Polansicht.  
Fig. 46, 50. Eintreten der Vierergruppen in die Aequatorialplatte.  
Fig. 47, 51. Polansicht der ersten Reifungsteilung.  
Fig. 48, 49. Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung.  
Fig. 52, 53. Vierergruppen und Chromatin-Nucleoli der ersten Reifungsteilung.

Tafel XLIII.

- Fig. 54, 55. Metaphase der ersten Reifungsteilung.  
Fig. 56. Anaphase der ersten Reifungsteilung.  
Fig. 57. Tochterplatte der ersten Reifungsteilung.  
Fig. 58. Mitochondrienkörper in Profilsansicht.  
Fig. 59. Mitochondrienkörper in Polansicht.  
Fig. 60, 61. Profilsansicht der zweiten Reifungsteilung.  
Fig. 62. Aequatorialplatte der zweiten Reifungsteilung.  
Fig. 63, 64. Tochterplatte der zweiten Reifungsteilung.  
Fig. 65, 66. Durchschnürung der zweiten Reifungsteilung.  
Fig. 67. Profilsansicht des Mitochondrienkörpers der zweiten Reifungsteilung.  
Fig. 68. Spermatide mit Mitochondrienspindel.  
Fig. 69. Abnorme Spermatide.  
Fig. 70. Junge Spermatide.  
Fig. 71. Spermatide mit Nebenkern.  
Fig. 72. Nebenkern auf dem Schalenstadium.  
Fig. 73. Nebenkern des vorigen Stadiums.  
Fig. 74. Spermatide, Auflösung des Chromatins.  
Fig. 75. Streckung des Nebenkerns: *ac* Acrosom.  
Fig. 76. Querschnitt durch den Nebenkern.  
Fig. 77. Umbildung der Spermatide zum Spermatozoon: *ac* Acrosom.  
Fig. 78, 79. Junges Spermatozoon.  
Fig. 80—83. Langstrecken des Spermatozoons.  
Fig. 84. Reifes Spermatozoon.  
Fig. 85, 87. Spermatozoenbündel mit Nährzelle.  
Fig. 86. Spermatozoenbündel ohne Nährzelle.  
Fig. 88. Nährzelle.  
Fig. 89. Aufgelockertes Spermatozoenbündel.  
Fig. 90. Querschnitt durch ein aufgelockertes Spermatozoenbündel.

**Regeneration und Transplantation.** Von Dr. **E. Korschelt**, Professor der Zoologie in Marburg. Mit 144 Textfiguren. Preis: 7 Mark.

**Vorträge über botanische Stammesgeschichte.** Gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Von Dr. **J. P. Lotsy**, Erster Band. Algen und Pilze. Mit 430 Abbildungen im Text. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Syphonomycetes. 5. Multizelluläre monoenergetische Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Plectasceae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Entuberaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. — Namenregister.

**Vorlesungen über Deszendenztheorien** mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von Dr. **J. P. Lotsy**. Erster Teil. Mit 2 Tafeln und 124 Textfiguren. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Botanische Zeitung, 1906, Nr. 5:

... Für den Einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum überschaubar, und deshalb ist Lotsys Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freuden zu begrüßen.

Frankfurter Zeitung, 1906:

Es kann also das Buch allen denen empfohlen werden, die sich für die Theorien von der Entstehung der Arten der Anpassung der Variation und Vererbung interessieren.

**Die Hymenopteren Mitteleuropas.** Nach ihren Gattungen und zum grossen Teil auch nach ihren Arten analytisch bearbeitet. Von Prof. Dr. **Otto Schmiedeknecht**, Custos des F. Naturalienkabinetts in Rudolstadt. Mit 120 Figuren im Text. Preis: 20 Mark.

**Einführung in die Deszendenztheorie.** Sechs Vorträge, gehalten von **Karl Camillo Schneider**, a. o. Prof. der Zoologie an der Universität Wien. Mit 2 Tafeln, einer Karte und 108 teils farbigen Textfiguren. Preis: 4 Mark.

Frankfurter Zeitung vom 25. Nov. 1906:

Schneiders Vorträge geben einen guten Ueberblick über den heutigen Stand der Abstammungsfrage; sie bieten in konzentrierter Form ein reiches Material dar. . . . Wer sich mit diesen Fragen schon etwas beschäftigt hat, wird mancherlei Anregung finden; er wird sich vor allem an der Hand dieses Buches bequem darüber orientieren, wie die einzelnen Unterprobleme der Deszendenztheorie ineinander greifen und in welchem Verhältnis sie zur Hauptfrage der Abstammung stehen.

**Temperatur und Zustand des Erdinnern.** Eine Zusammenstellung und kritische Beleuchtung aller Hypothesen. Von **Hermann Thiene**, Assistent am mineralog. Institut der Universität Jena. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Zoologisches Wörterbuch.** Erklärung der zoologischen Fachausdrücke. Zum Gebrauch beim Studium zoologischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke verfasst von Dr. E. Bresslau, Privatdozent in Strassburg i. E. Professor Dr. J. Eichler in Stuttgart, Professor Dr. E. Fraas in Stuttgart, Professor Dr. K. Lampert in Stuttgart, Dr. Heinrich Schmidt in Jena und Professor Dr. H. E. Ziegler in Jena, herausgegeben von Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Jena. Erste Lieferung. A—F. Seite 1—208. Mit 196 Abbildungen im Text. Preis: 3 Mark.

# Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.

Herausgegeben von

**Dr. Oskar Hertwig,**

o. ö. Prof., Direktor des anatomisch-biologischen Instituts in Berlin.

Mit 3236 Abbildungen im Text.

**Preis des ganzen Werkes: 135 Mark, geb. 150 Mark.**



## Inhalt:

- Bd. I. Teil 1, I. Hälfte: O. Hertwig, Einleitung und allgemeine Literaturübersicht. Waldeyer, Geschlechtszellen. R. Hertwig, Eireife, Befruchtung und Furchungsprozeß. O. Hertwig, Lehre von den Keimblättern. O. Hertwig, Mißbildungen und Mehrfachbildungen. Mit 244 Abbildungen. Preis: 32 Mark, geb. 34,50 Mark.
- Bd. I. Teil 1, II. Hälfte und Teil 2: Rückert u. Mollier, Entstehung der Gefäße und des Blutes. Keibel, Aeußere Körperform. Schauinsland, Eihäute der Reptilien und Vögel. Strahl, Embryonalzellen der Säuger und die Placenta. Mit 886 Abbildungen. Preis: 21 Mark, geb. 23,50 Mark.
- Bd. II. Teil 1 und 2: Göppert, Mund, Mundhöhle mit Drüsen und Zunge. Schwimmblase, Lunge und Kehlkopf. Maurer, Darmsystem. W. Krause, Haut und ihre Nebenorgane. Burckhardt, Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle. Peter, Geruchsorgan und Jacobsonsches Organ. Peter, Aeußere Nase und Gaumen. R. Krause, Gehörorgan. Froriep, Auge. Mit 507 Abbildungen. Preis: 23,50 Mark, geb. 26 Mark.
- Bd. II. Teil 3: v. Kupffer, Morphogenie des Zentralnervensystems. Ziehen, Morphogenie des Zentralnervensystems der Säugetiere. Neumayer, Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. Mit 568 Abbildungen. Preis: 20 Mark, geb. 22,50 Mark.
- Bd. III. Teil 1: Maurer, Muskelsystem und elektrische Organe. Felix und Bühler, Harn- und Geschlechtsorgane. Poll, Nebennierensysteme. Mit 509 Abbildungen. Preis: 28,50 Mark, geb. 31 Mark.
- Bd. III. Teil 2 und 3: Flemming, Histogenese der Stützsubstanzen der Binde- substanzgruppe. Hochstetter, Blutgefäßsystem. Braus, Extremitäten und Extremitätenskelett. Schauinsland, Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Gaupp, Kopfskelett. Barfurth, Regenerationen der Wirbeltierembryonen. Keibel, Entwicklungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwicklung. O. Hertwig, Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Deszendenztheorie. Mit 522 Abbildungen. Preis: 34 Mark, geb. 36,50 Mark.













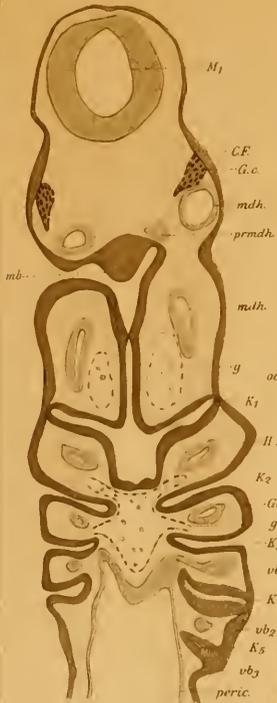


Fig. 16.

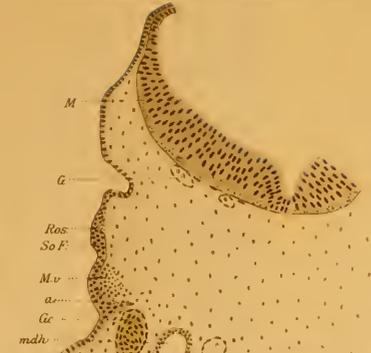
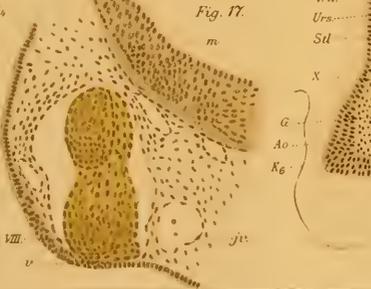


Fig. 17.



Fig. 18.



VII u VIII.



Fig. 20.

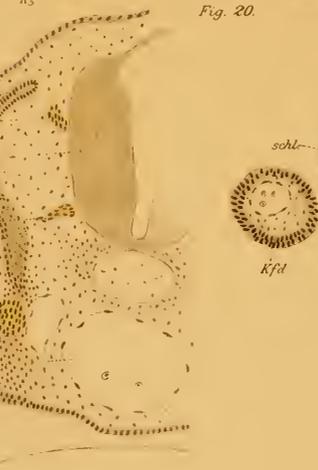


Fig. 21.

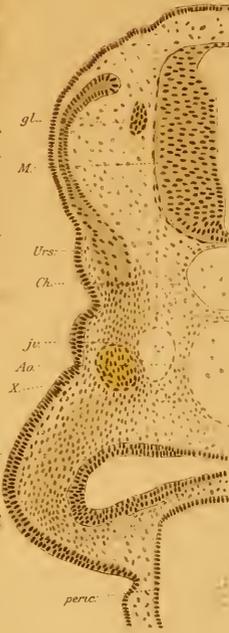


Fig. 22.

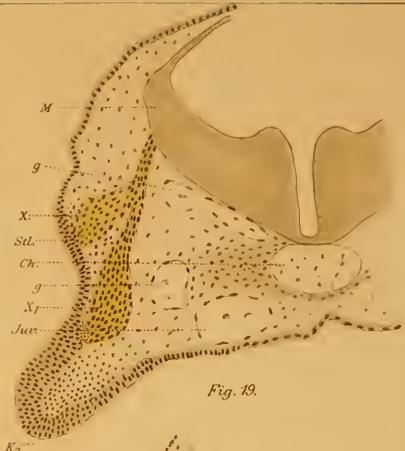


Fig. 19.

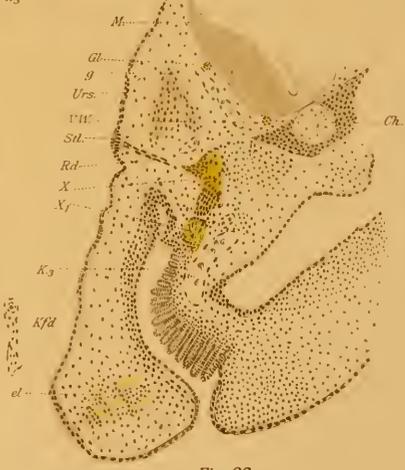
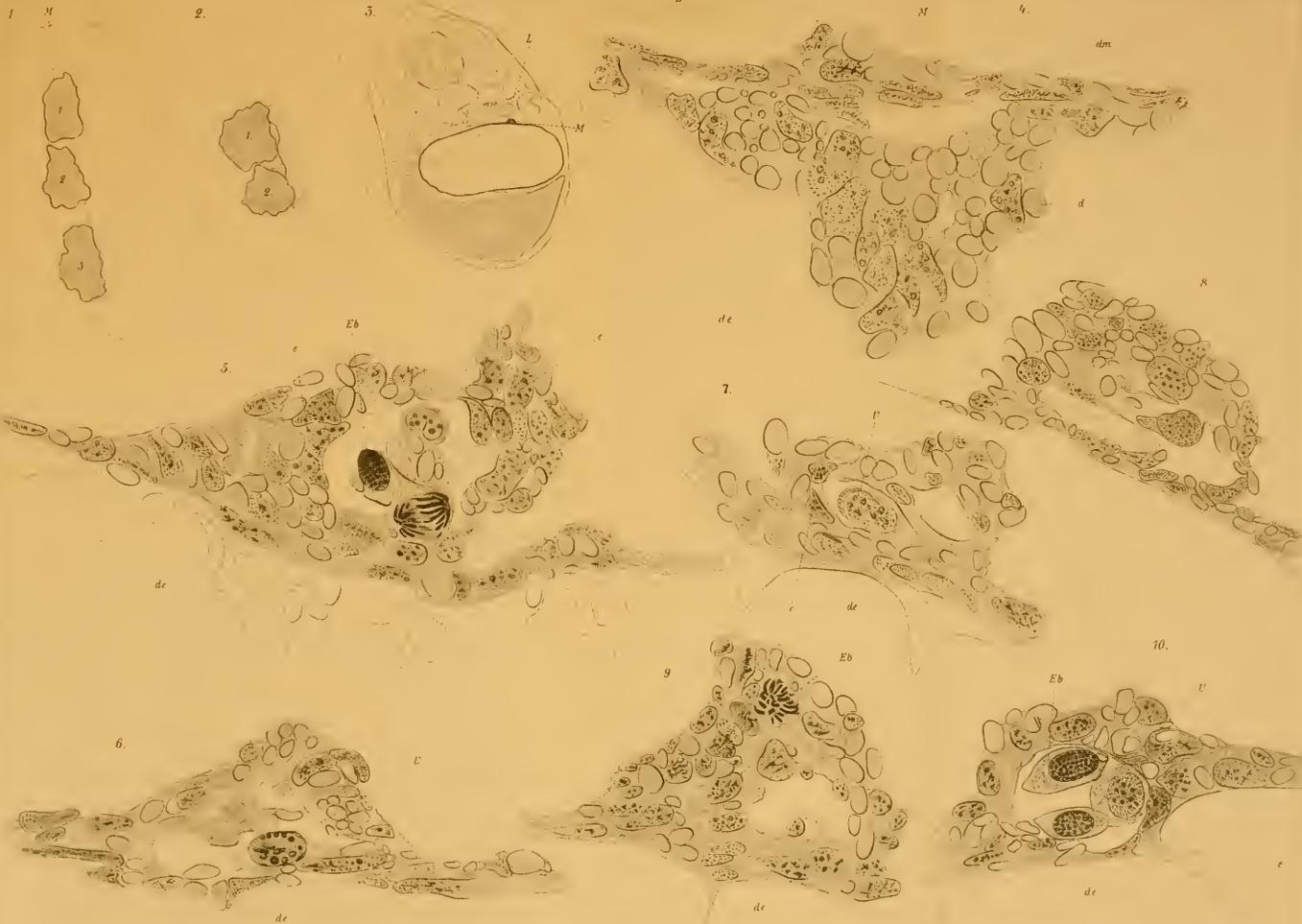


Fig. 23.

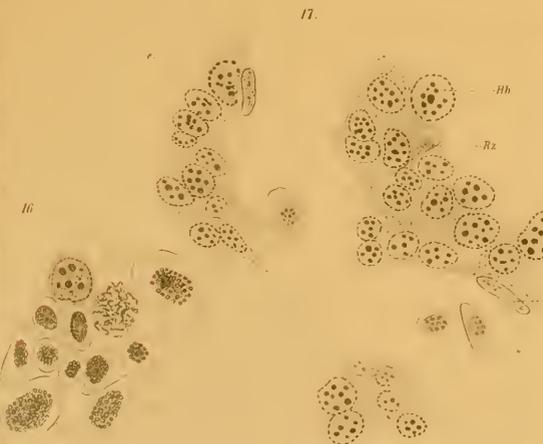
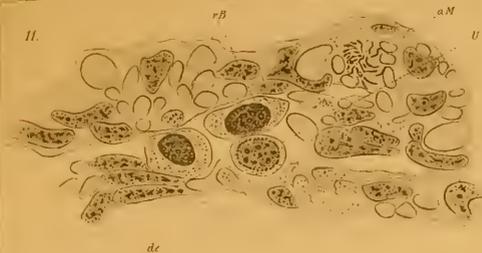




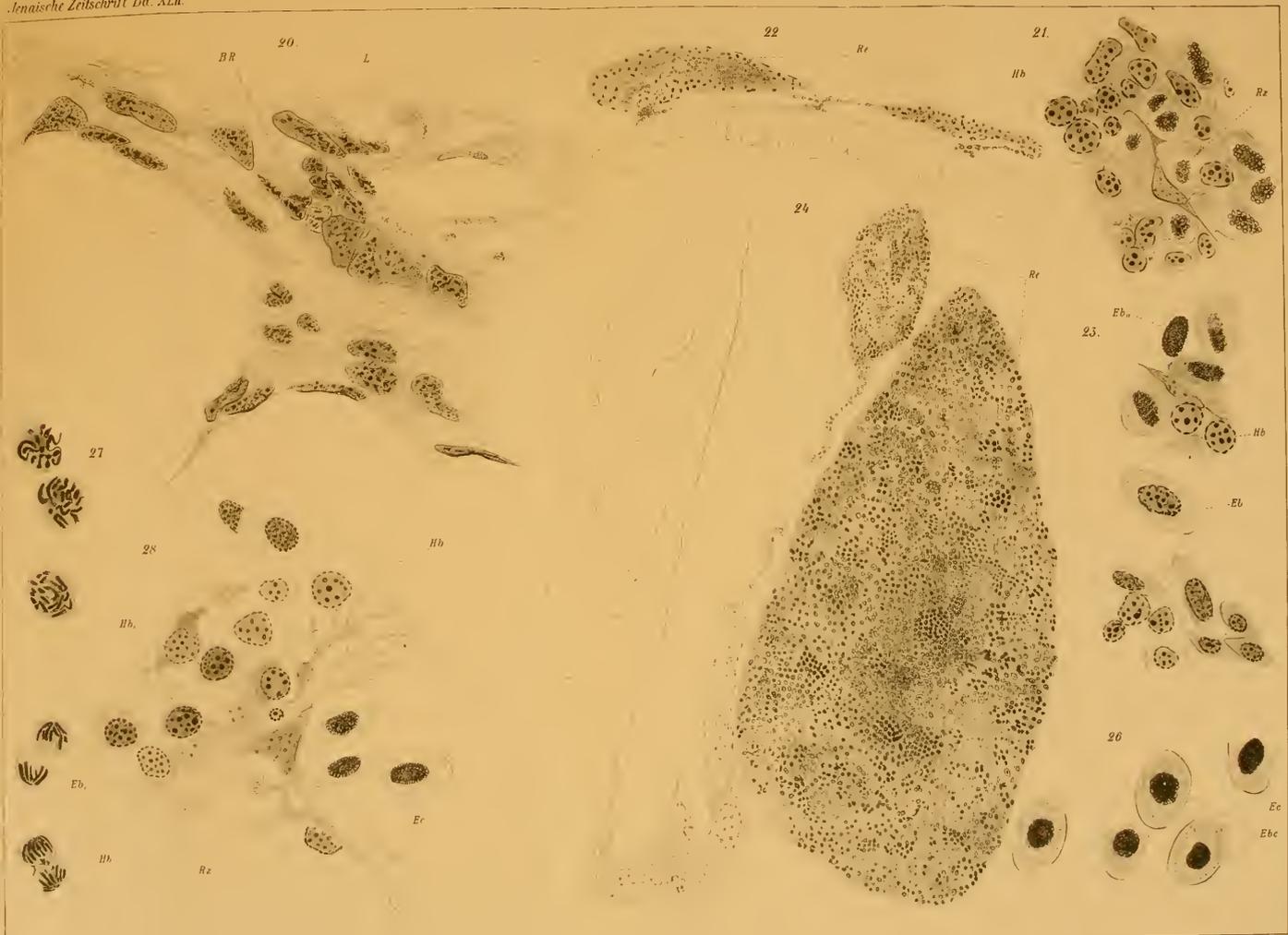














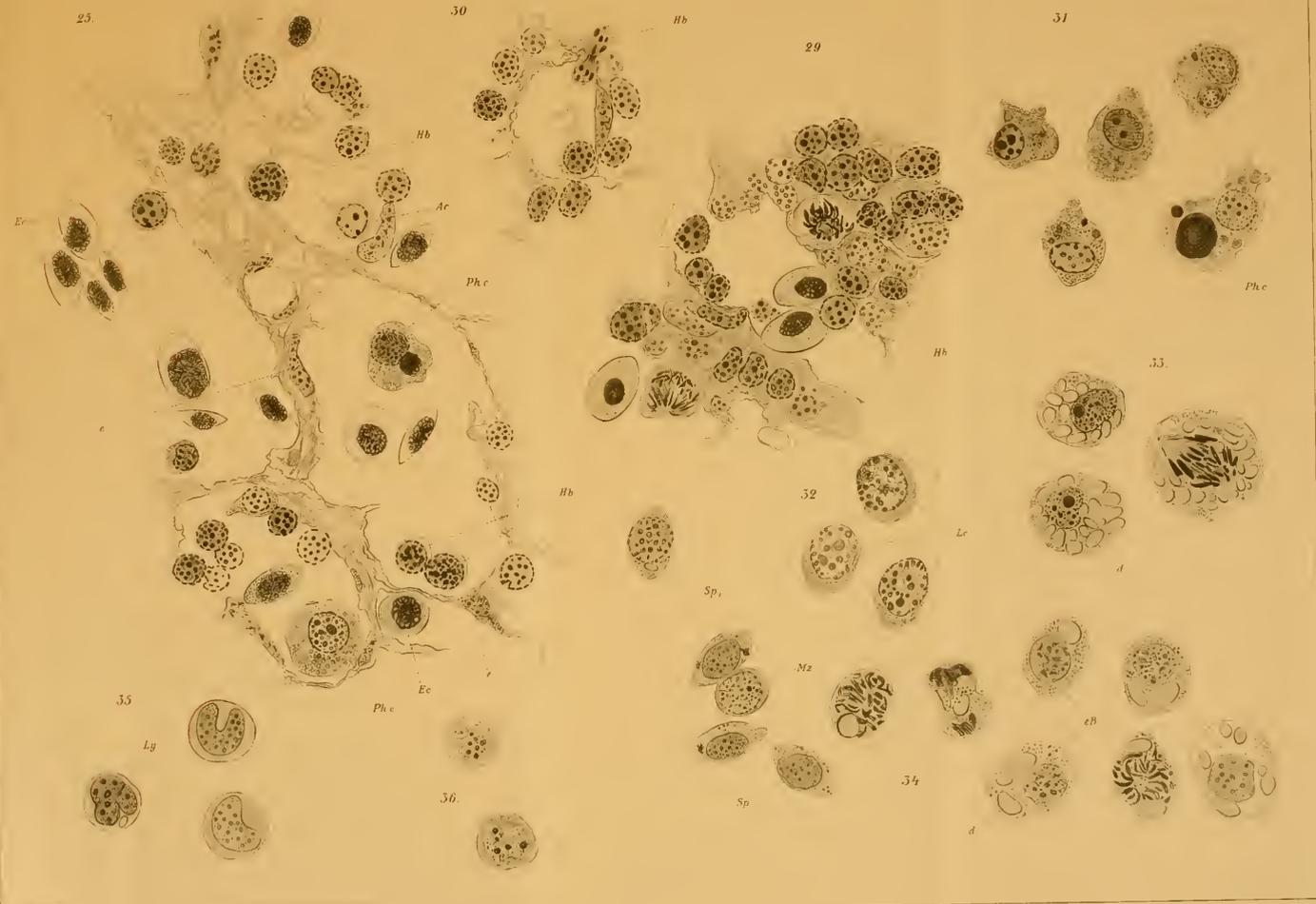






Fig. 3

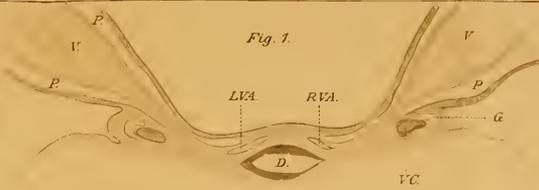


Fig. 1.



Fig. 7.

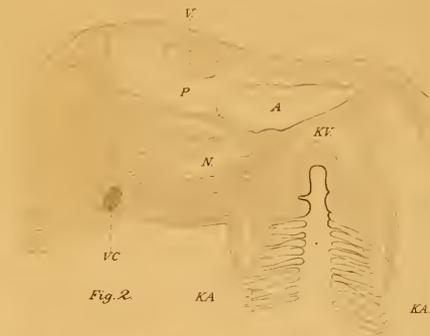


Fig. 2.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.







Fig. 1.

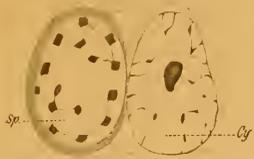


Fig. 2.

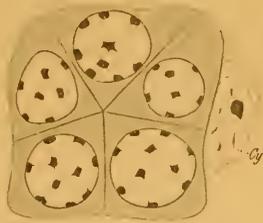


Fig. 3.

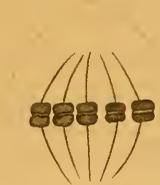


Fig. 4.

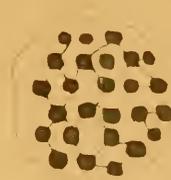


Fig. 5.

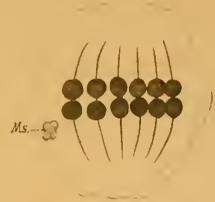


Fig. 6.

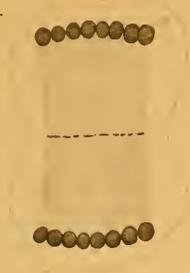


Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.

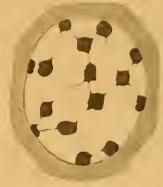


Fig. 11.

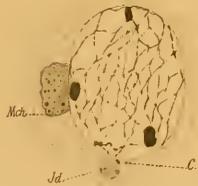


Fig. 12.

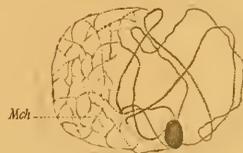


Fig. 13.

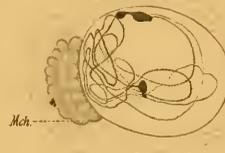


Fig. 14.

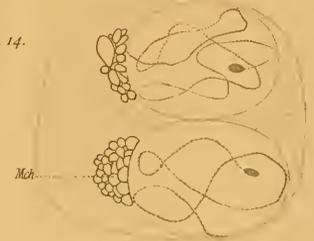




Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 22.

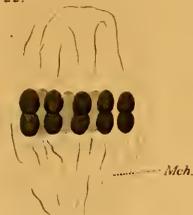


Fig. 23.



Fig. 26.

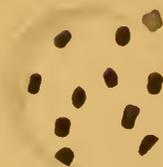


Fig. 27.



Fig. 20.



Fig. 25.

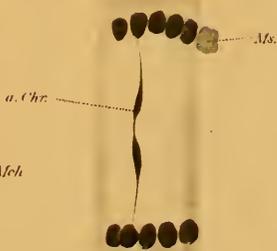


Fig. 28.



Fig. 29.

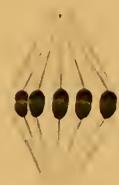


Fig. 30.



Fig. 24.



Fig. 21.





Fig. 31.

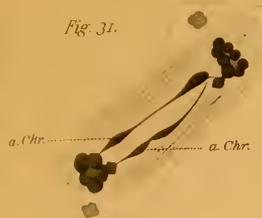


Fig. 32.

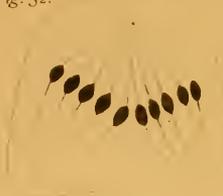


Fig. 33.

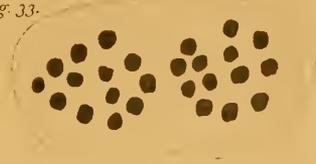


Fig. 34.



Fig. 35.



Fig. 36.

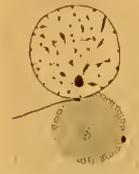


Fig. 37.

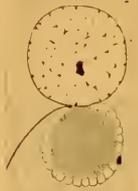


Fig. 38.



Fig. 39.



Fig. 41.



Fig. 43.



Fig. 42.



Fig. 40.



Fig. 45.



Fig. 46.



Fig. 47.



Fig. 48.



Fig. 49.

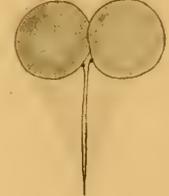


Fig. 50.



Fig. 44.





Fig. 51.



Fig. 52.



Fig. 53.



Fig. 54.



Fig. 55.



Fig. 56.



Fig. 57.



Fig. 59.



Fig. 58.



Fig. 60.

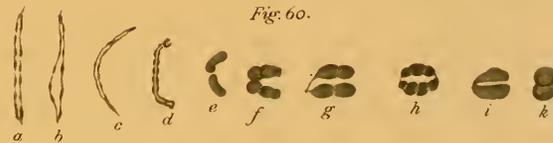


Fig. 62.

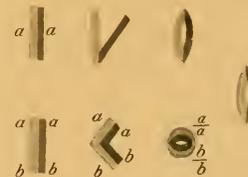


Fig. 61.





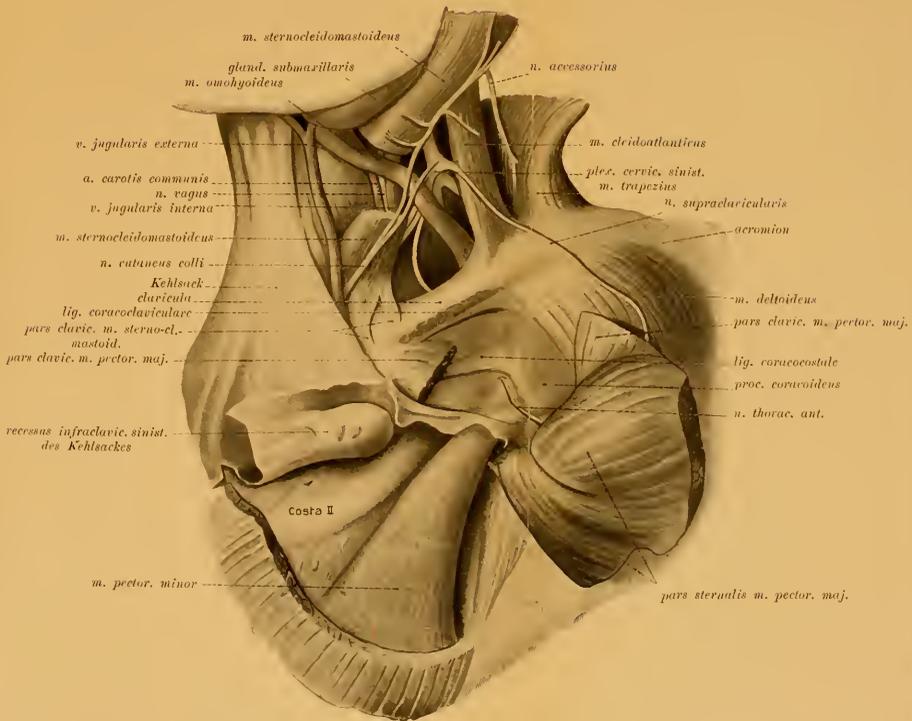


Fig. 1 ( $\frac{2}{3}$ ).



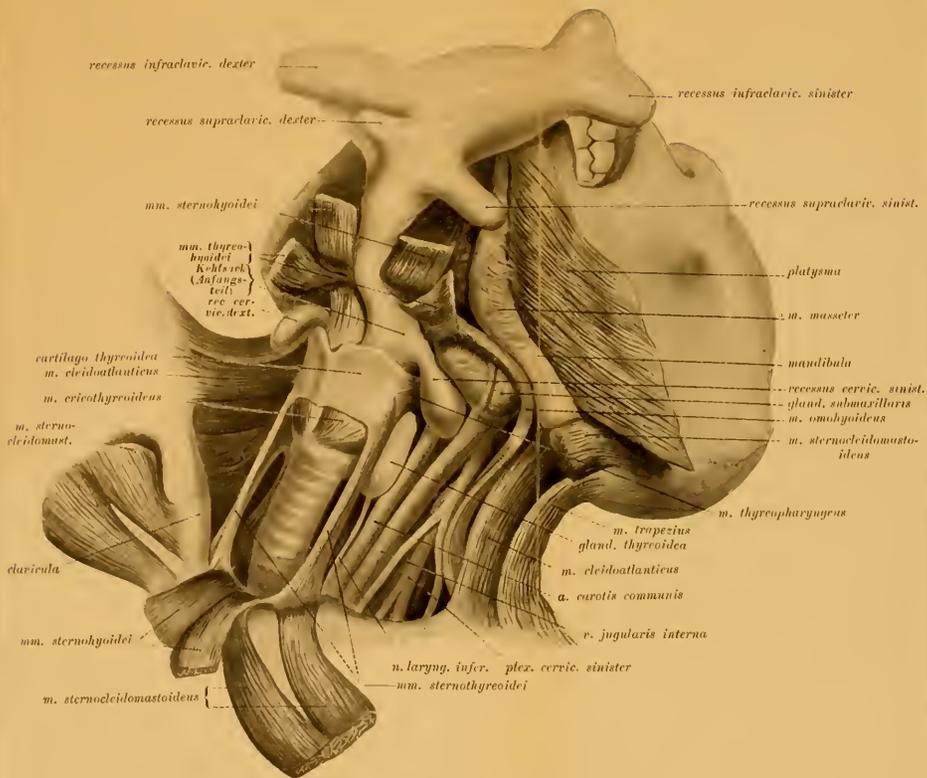


Fig. 2 (2/3).







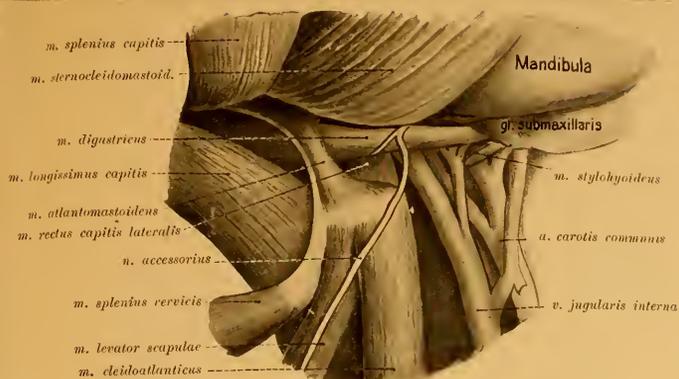


Fig. 3 (<sup>9</sup>/<sub>10</sub>).

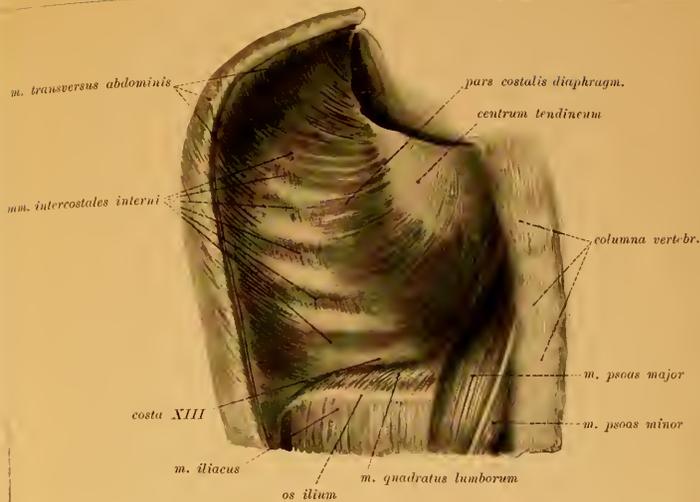


Fig. 4 (<sup>9</sup>/<sub>10</sub>).



Fig. 5 (<sup>9</sup>/<sub>10</sub>).

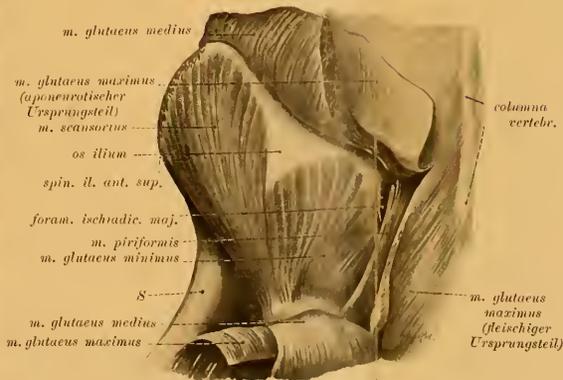


Fig. 6 (<sup>9</sup>/<sub>20</sub>).

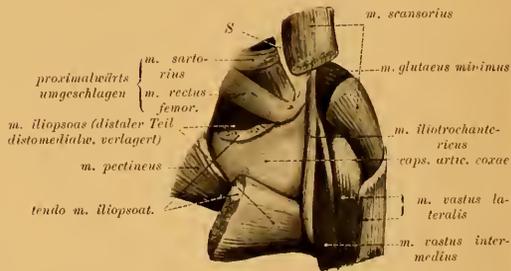


Fig. 7 (<sup>9</sup>/<sub>20</sub>).







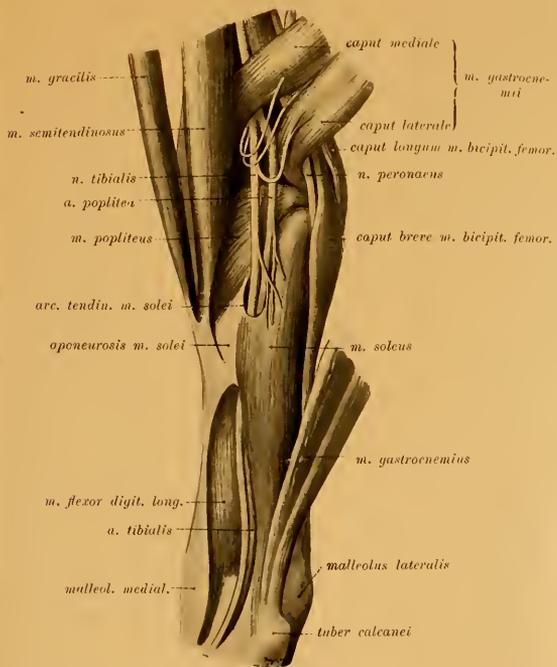


Fig. 8 ( $\frac{3}{4}$ ).

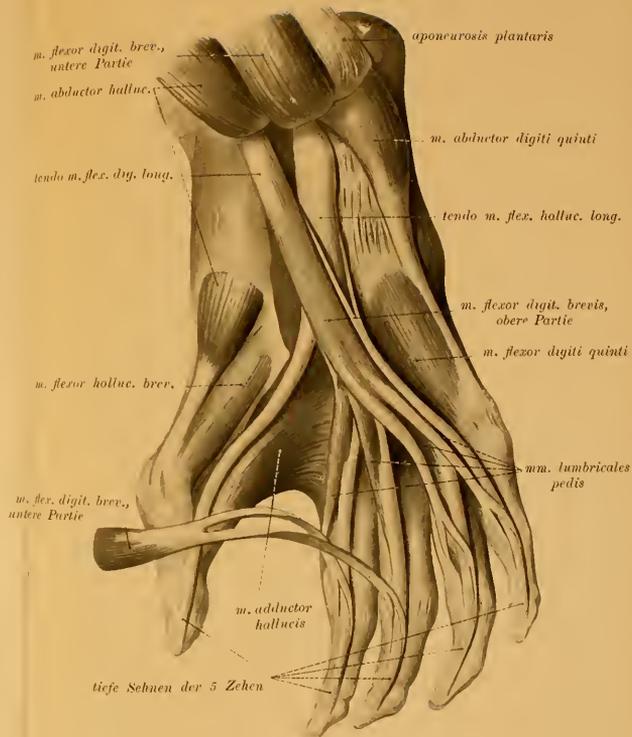
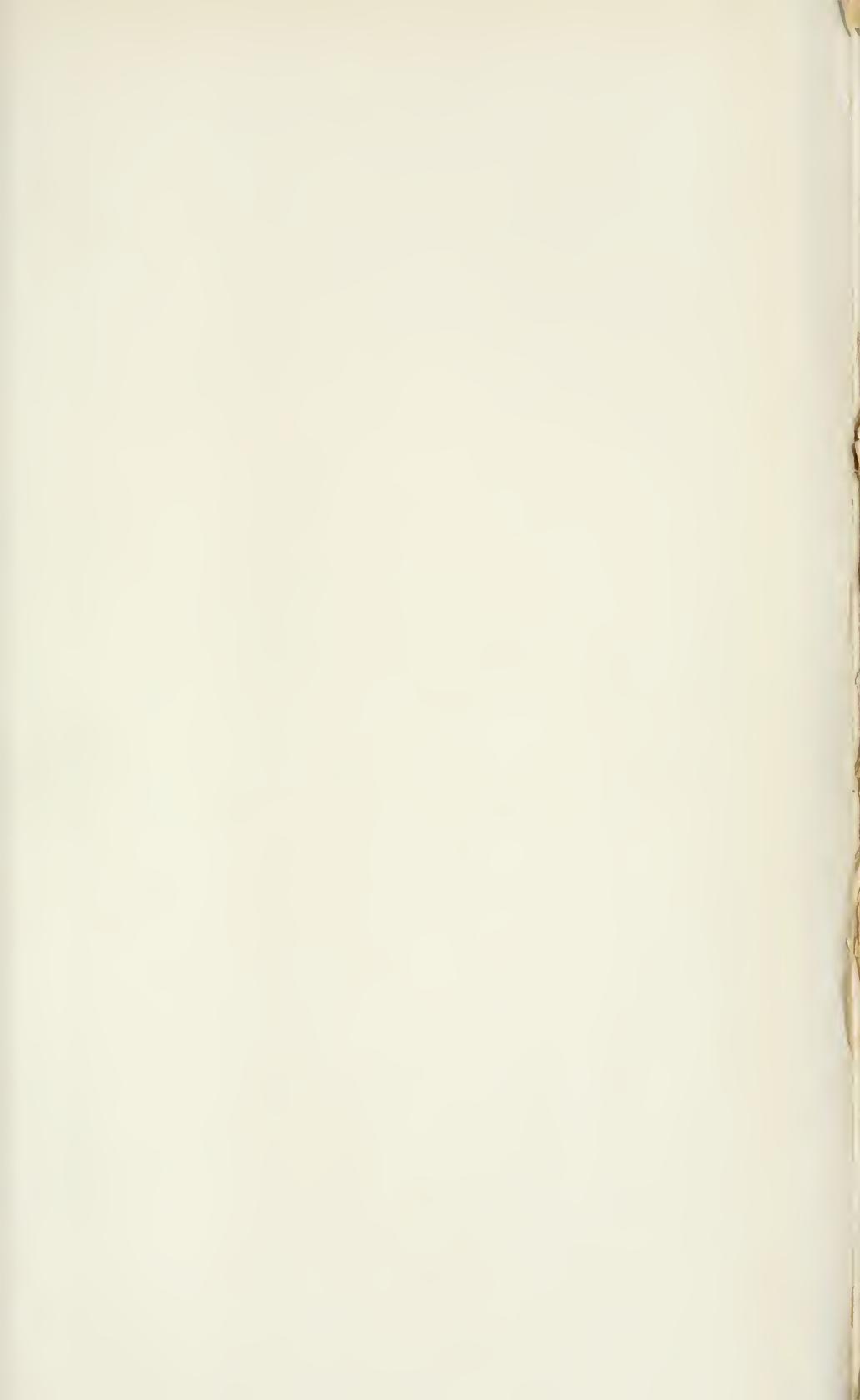


Fig. 9 ( $\frac{3}{4}$ ).







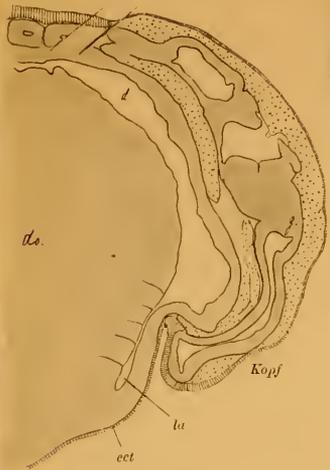


Fig. 1.

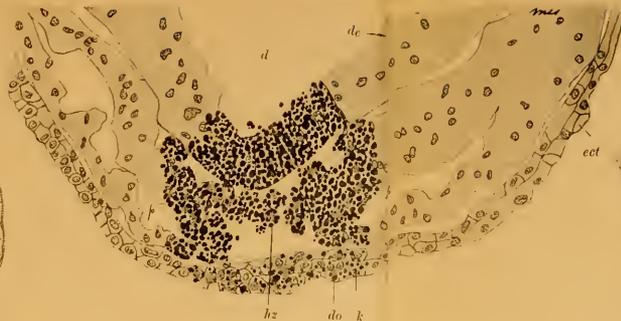


Fig. 3.

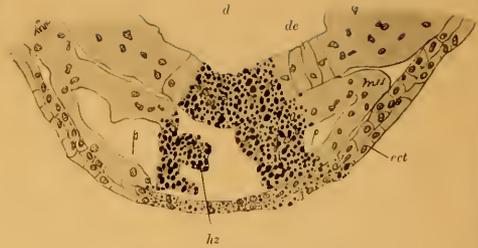


Fig. 6.



Fig. 4.

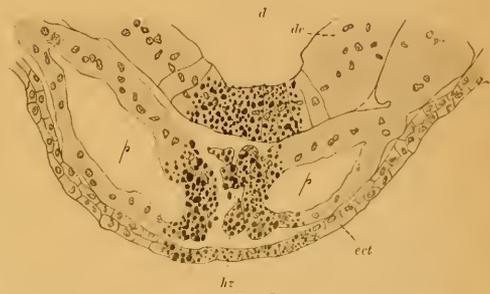


Fig. 7.



Fig. 2.

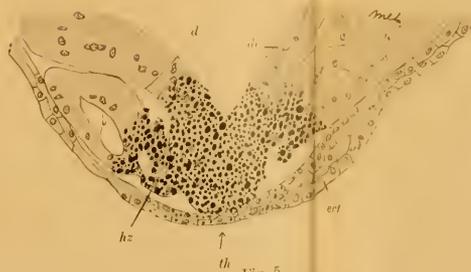


Fig. 5.

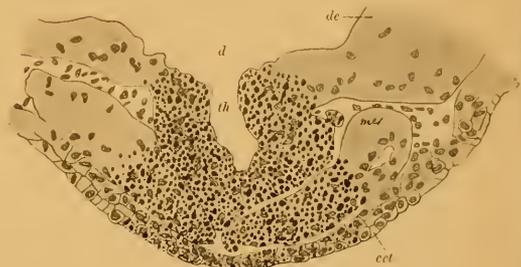
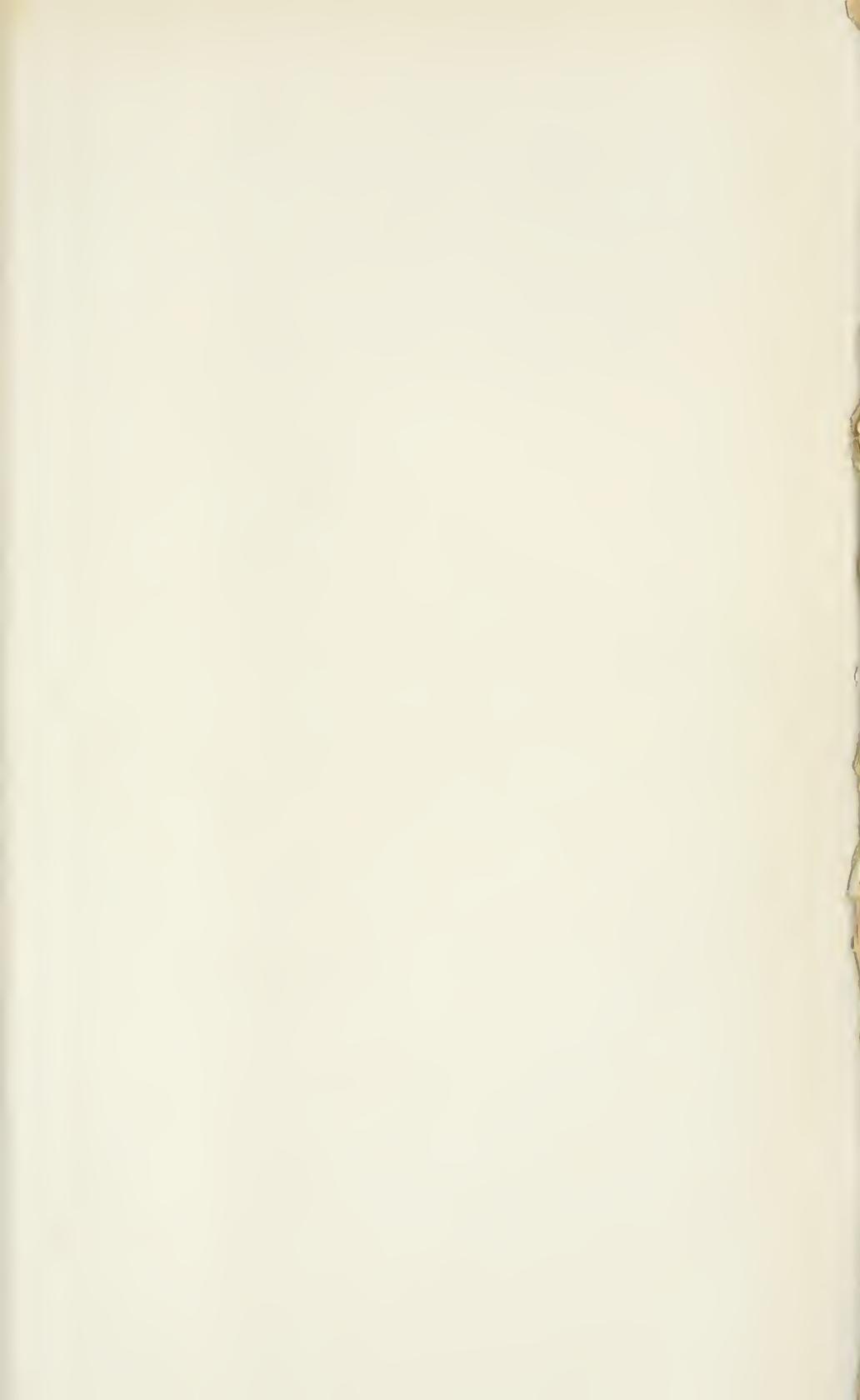


Fig. 8.







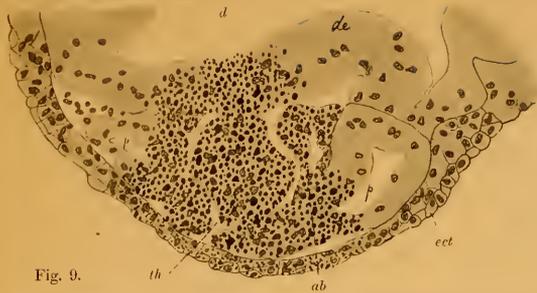


Fig. 9.

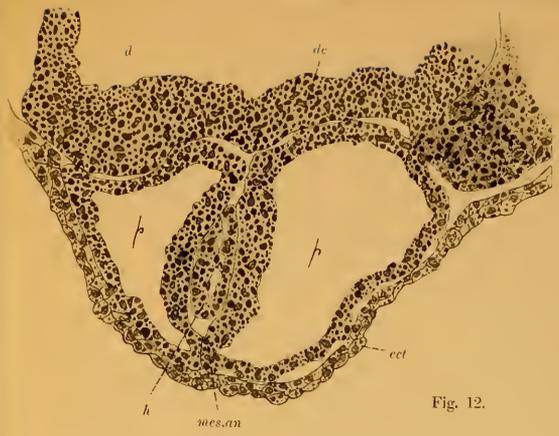


Fig. 12.

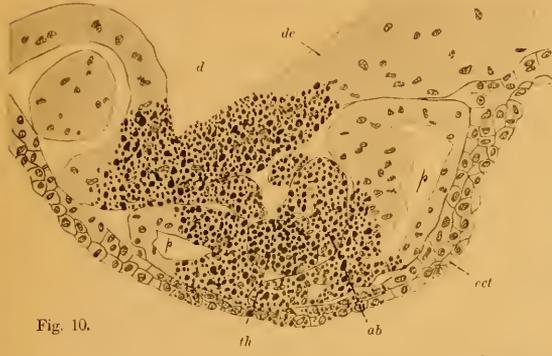


Fig. 10.

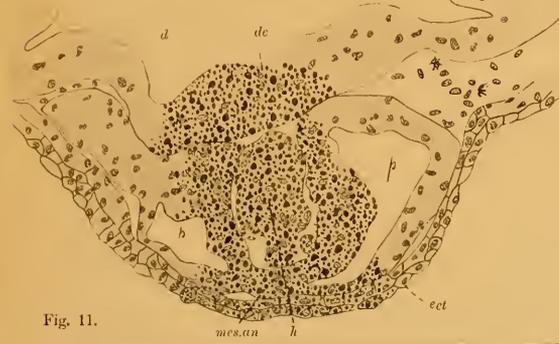


Fig. 11.

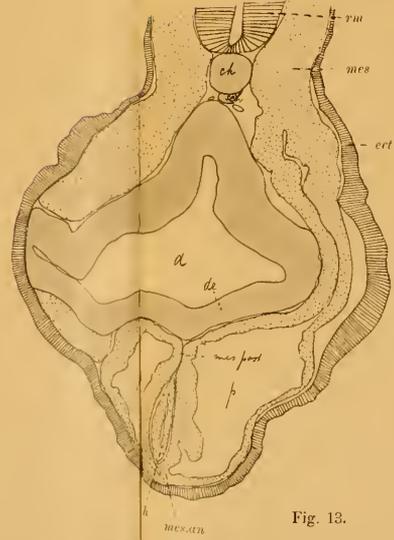


Fig. 13.

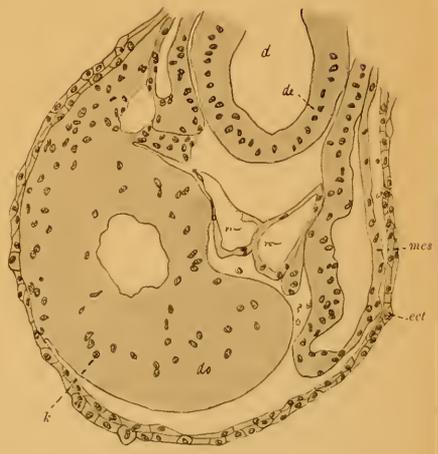


Fig. 14.

de Rooy.







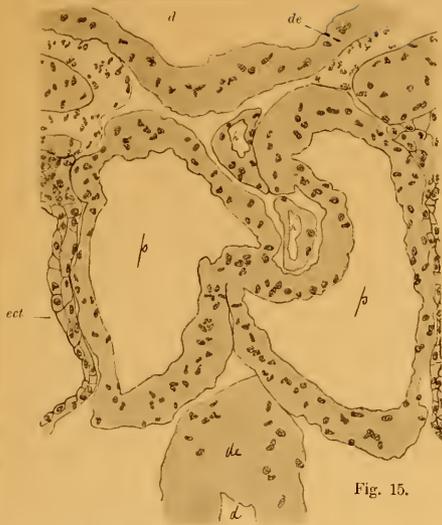


Fig. 15.

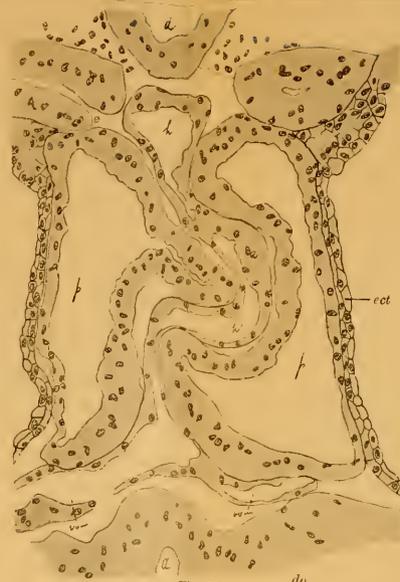


Fig. 16.

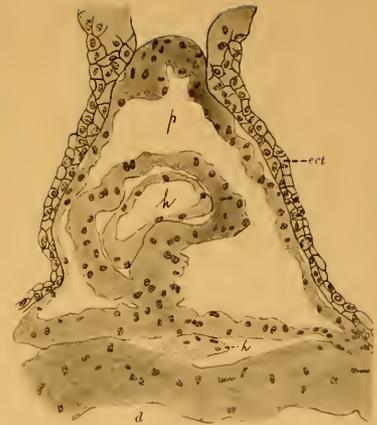


Fig. 17.



Fig. 19.

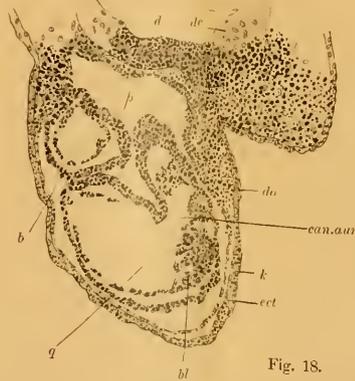


Fig. 18.

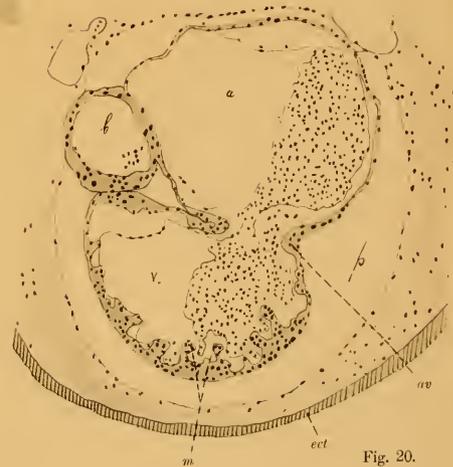


Fig. 20.









Fig. 21.



Fig. 22.

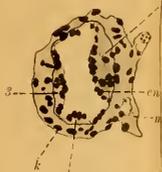


Fig. 24.

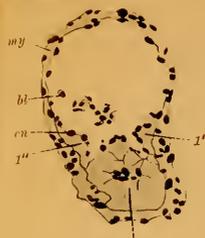


Fig. 23.

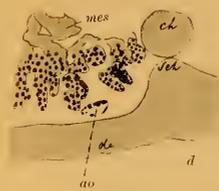


Fig. 30.

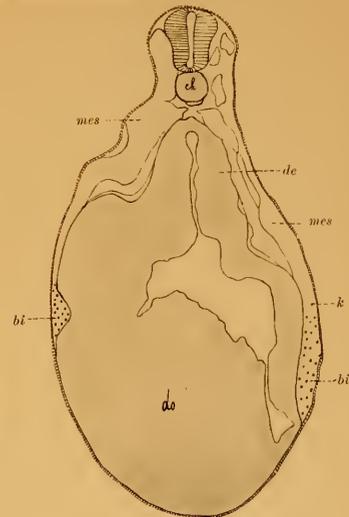


Fig. 25.

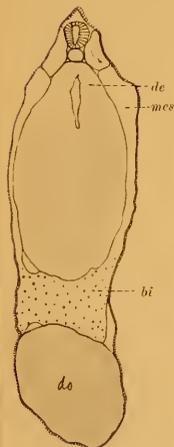


Fig. 26.

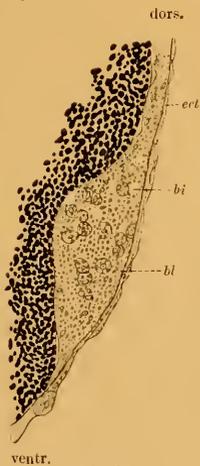


Fig. 27.



Fig. 29.



Fig. 28.



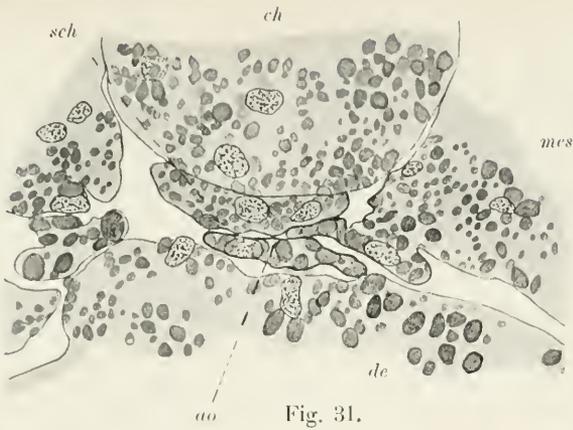


Fig. 31.

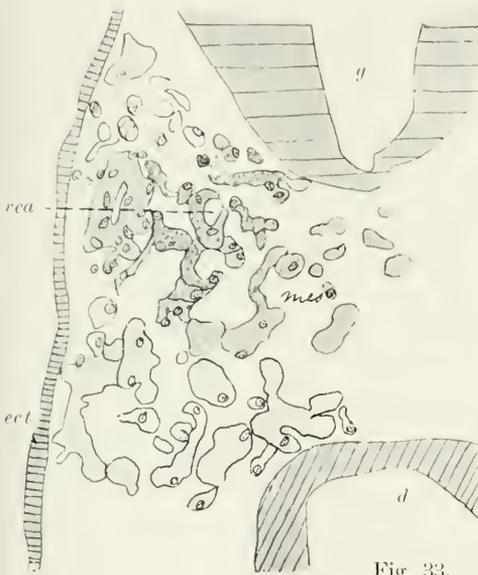


Fig. 33.

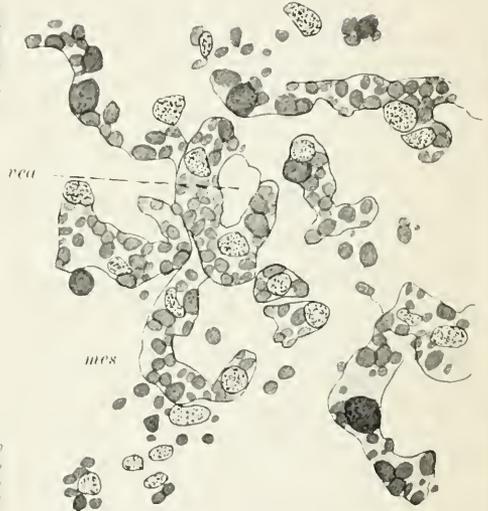


Fig. 34.



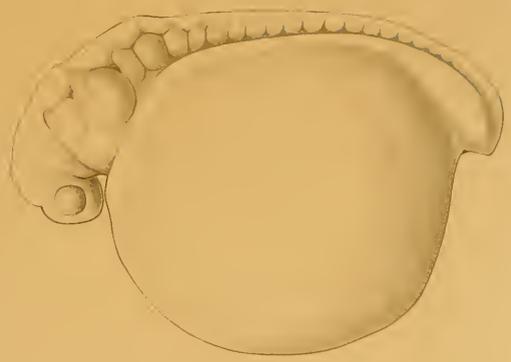
Fig. 32.







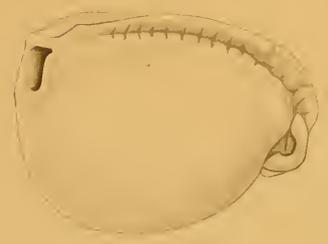
50.



52.



55.



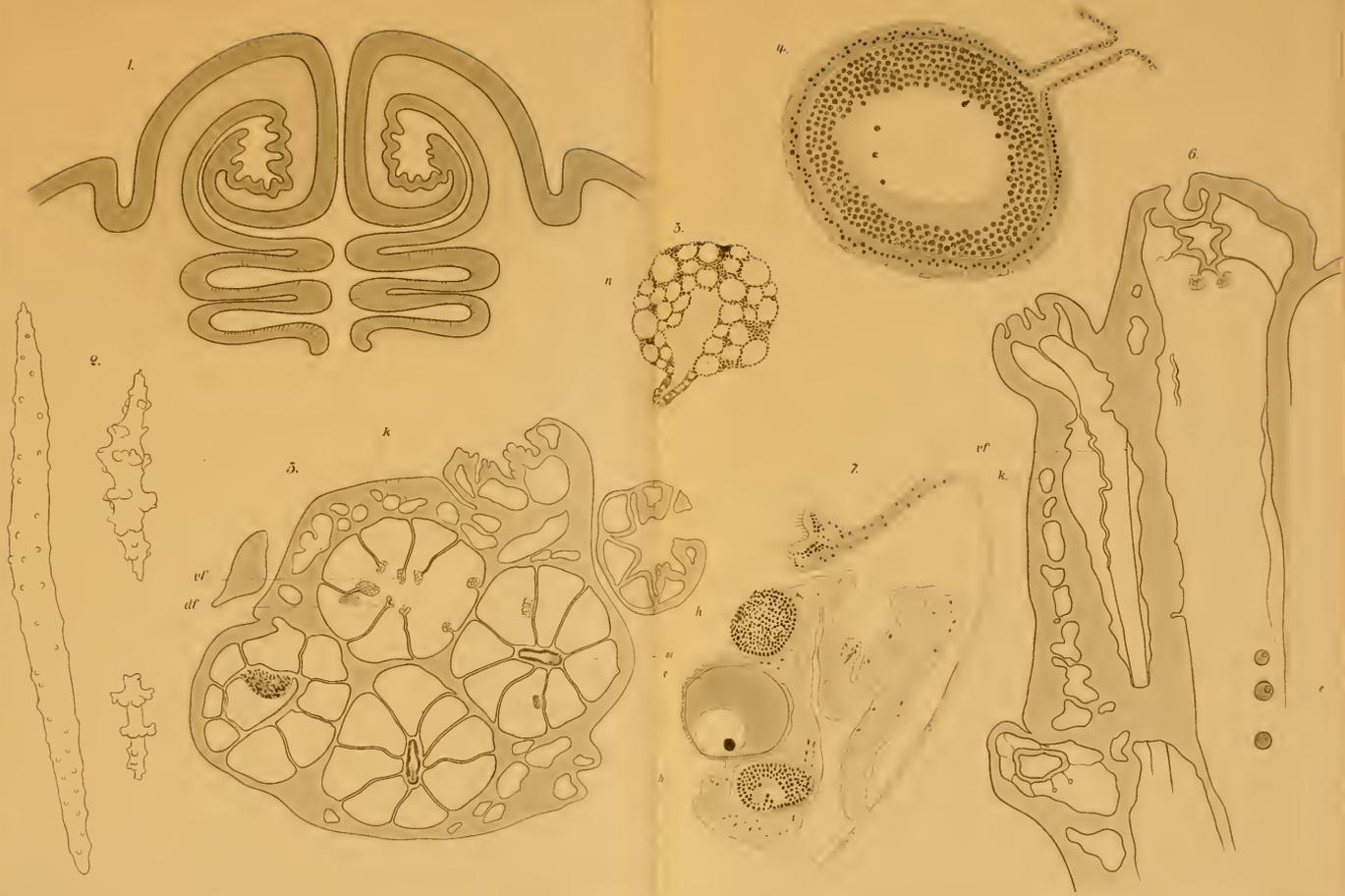
58.













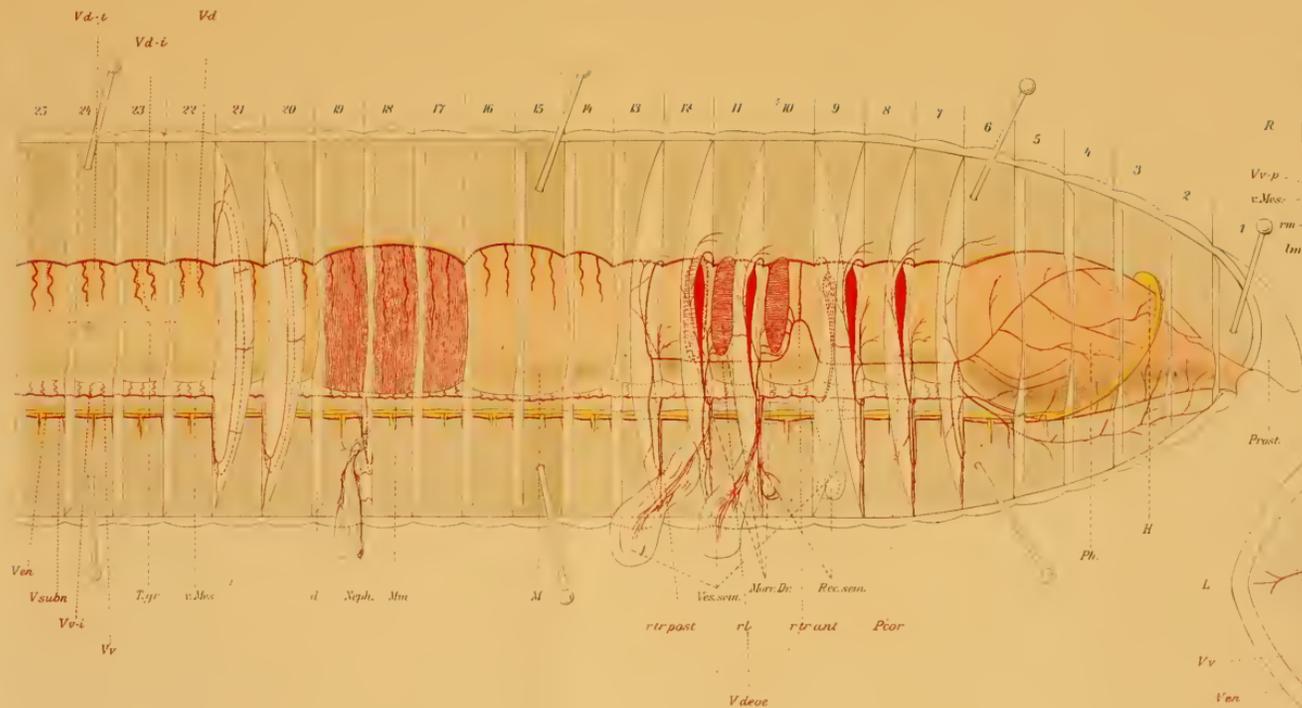


Fig. 1.

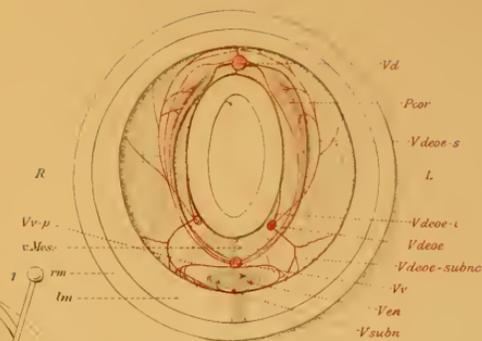


Fig. 2a.  
von vorn

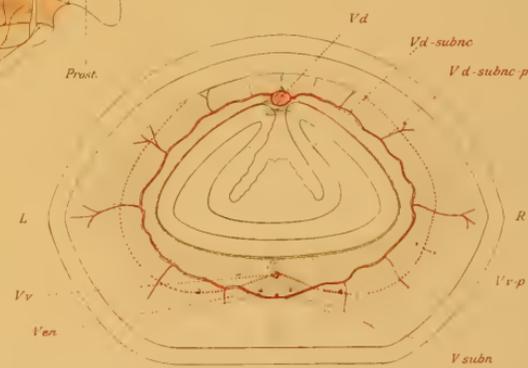


Fig. 2b.  
von hinten



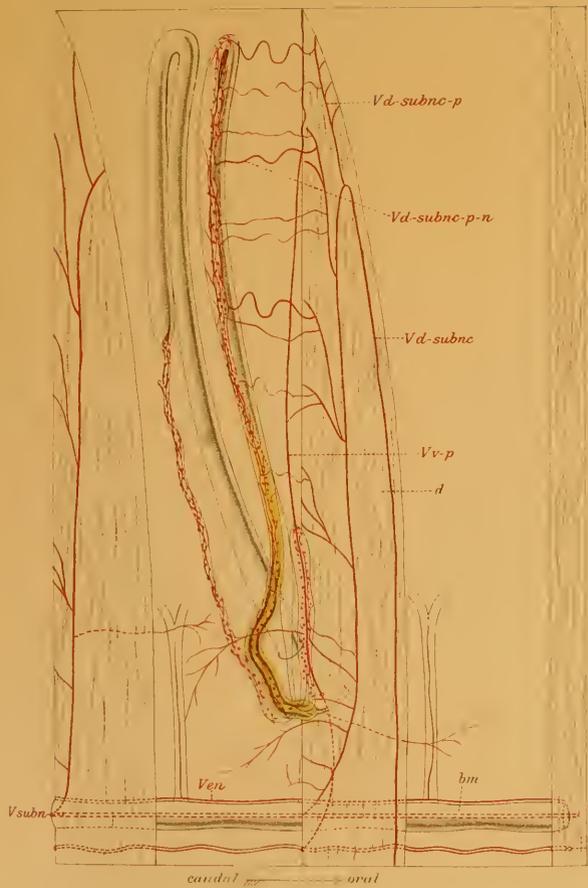


Fig. 1.

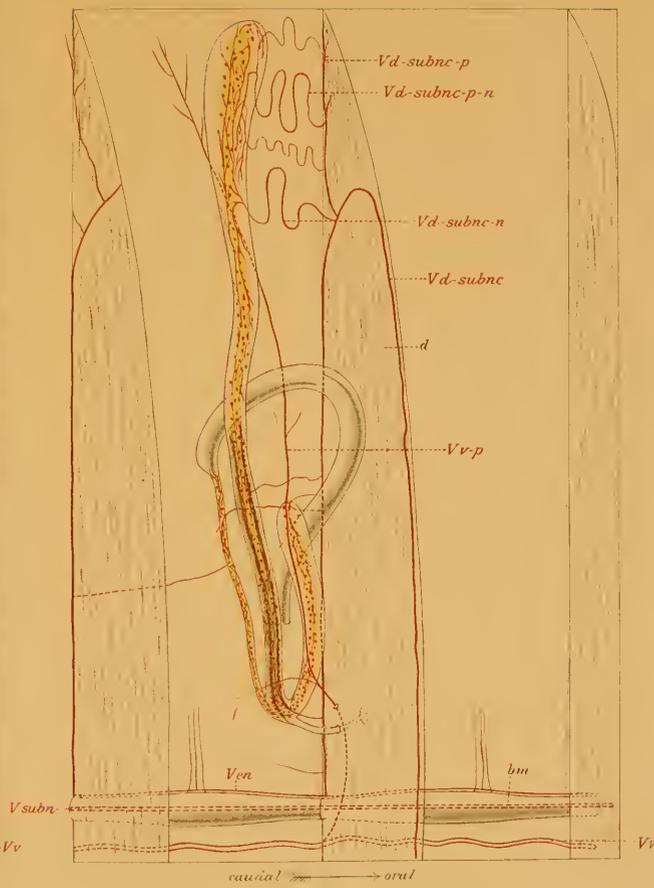


Fig. 2.

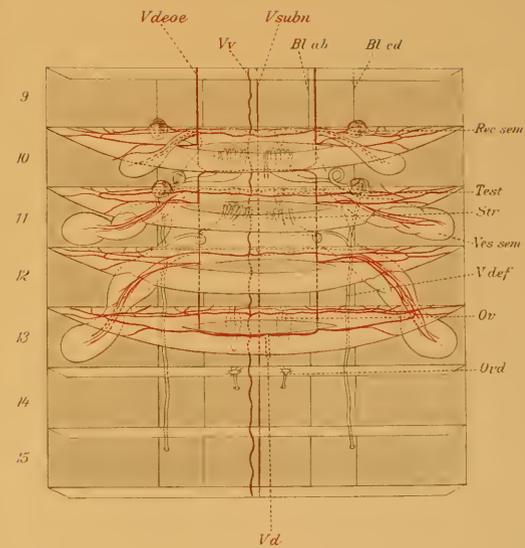


Fig. 3.



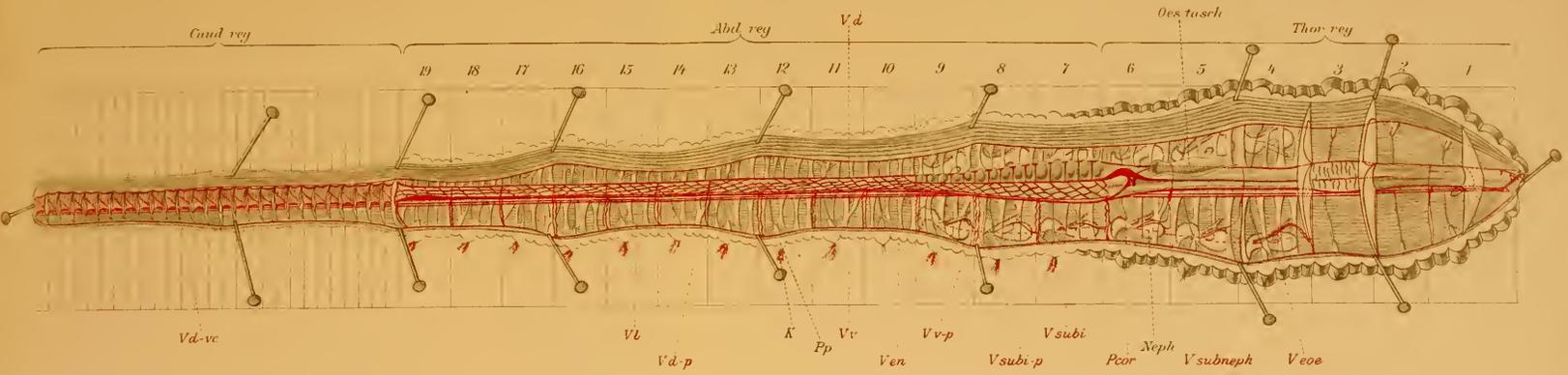


Fig. 1.

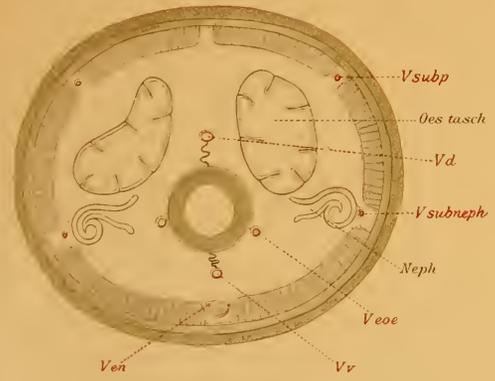


Fig. 2.

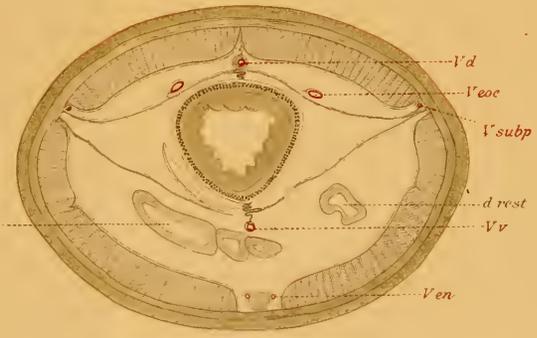


Fig. 3.

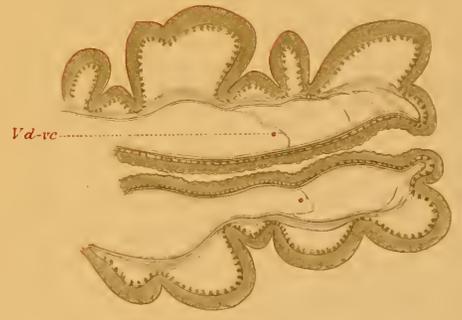
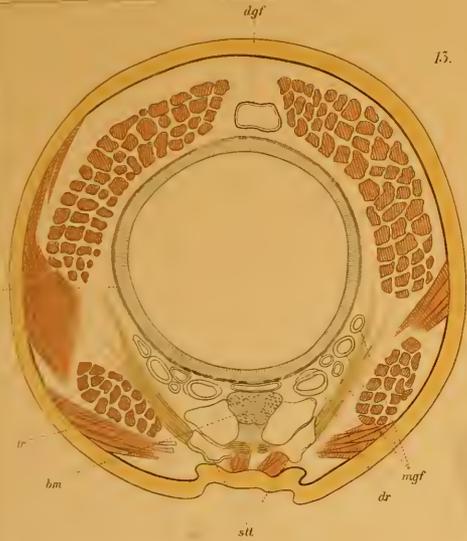


Fig. 4.





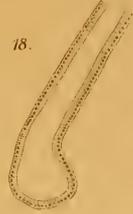




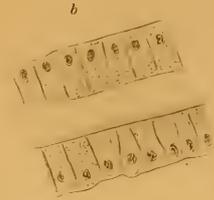
15.



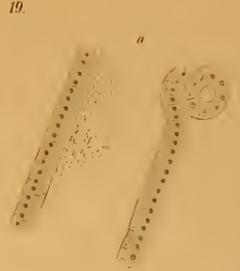
14.



18.



b



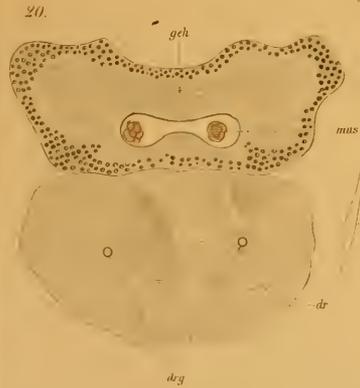
a

19.

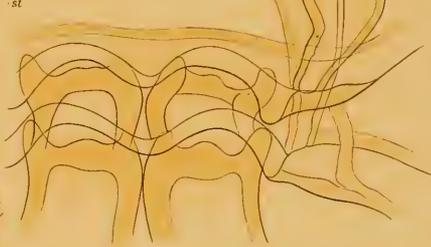
15.

16.

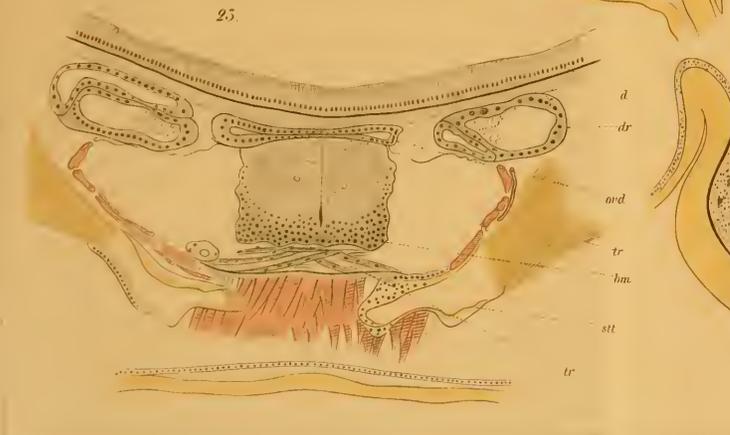
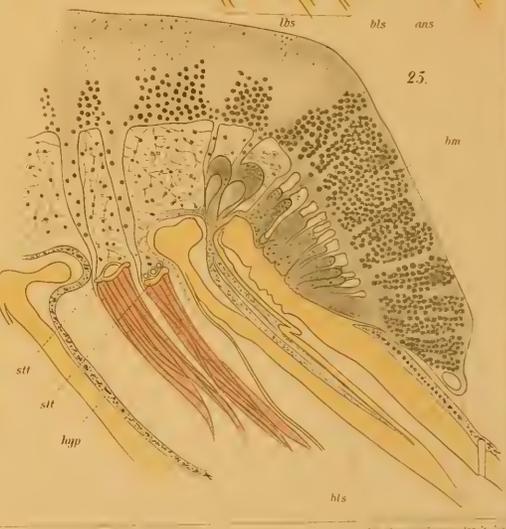
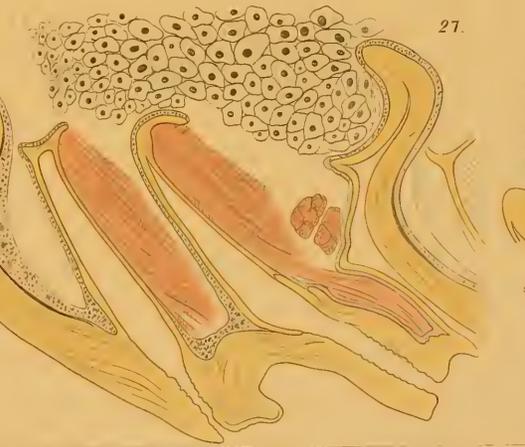
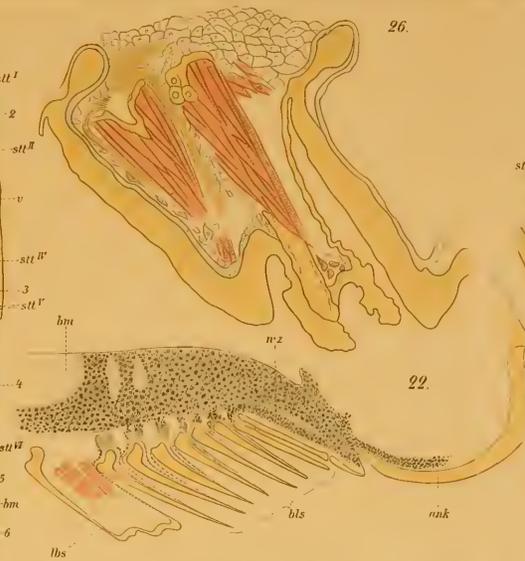
17.



20.



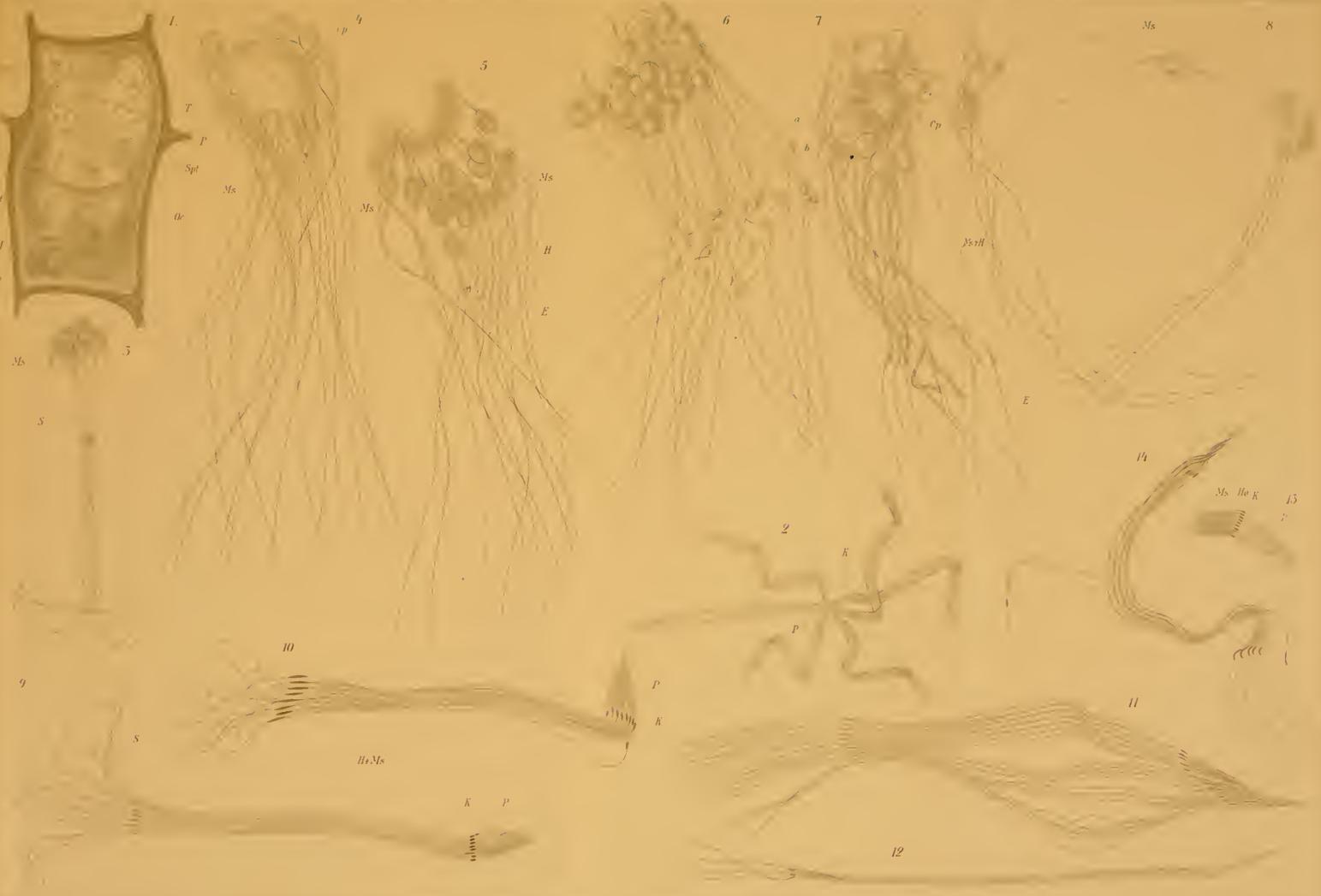
















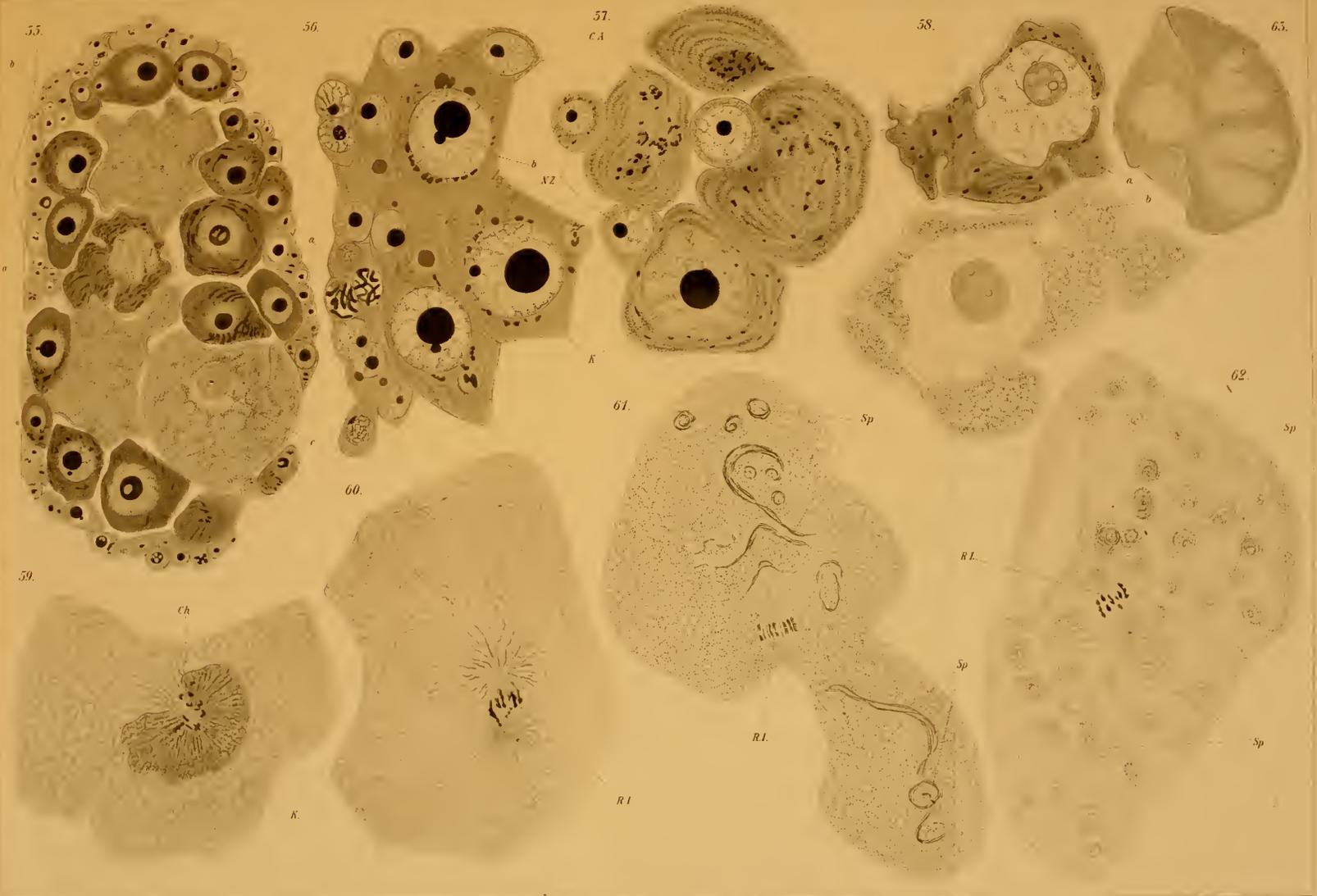














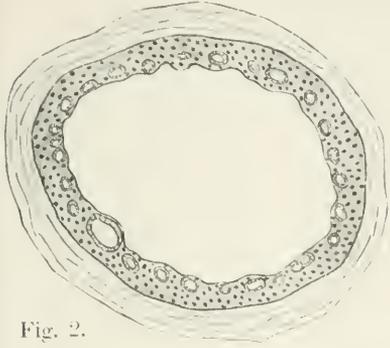


Fig. 2.



Fig. 1.

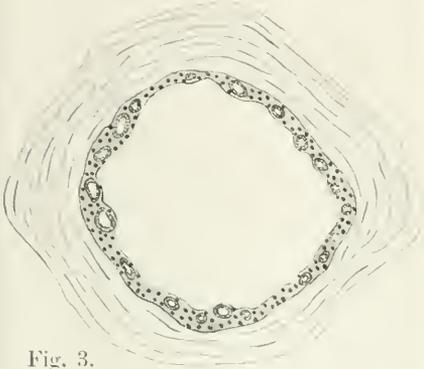


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

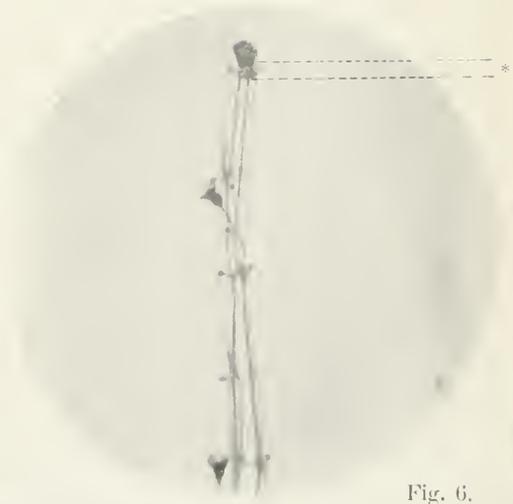


Fig. 6.



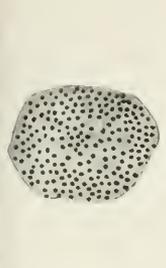


Fig. 7.

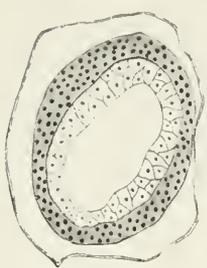


Fig. 8.

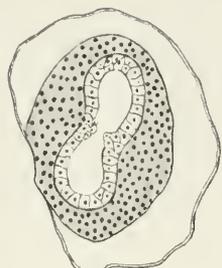


Fig. 9.

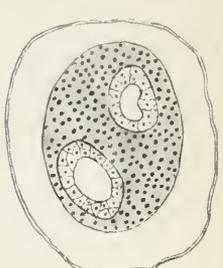


Fig. 10.

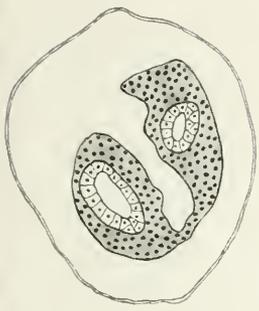


Fig. 11.

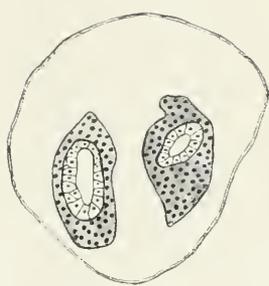


Fig. 12.

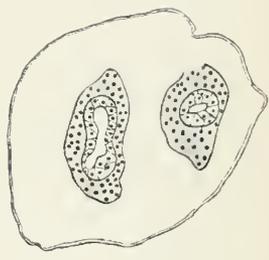


Fig. 13.

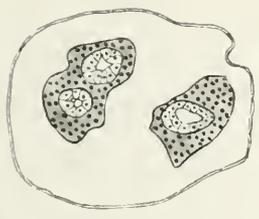


Fig. 14.

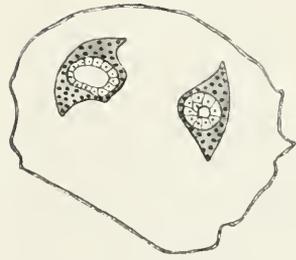


Fig. 15.

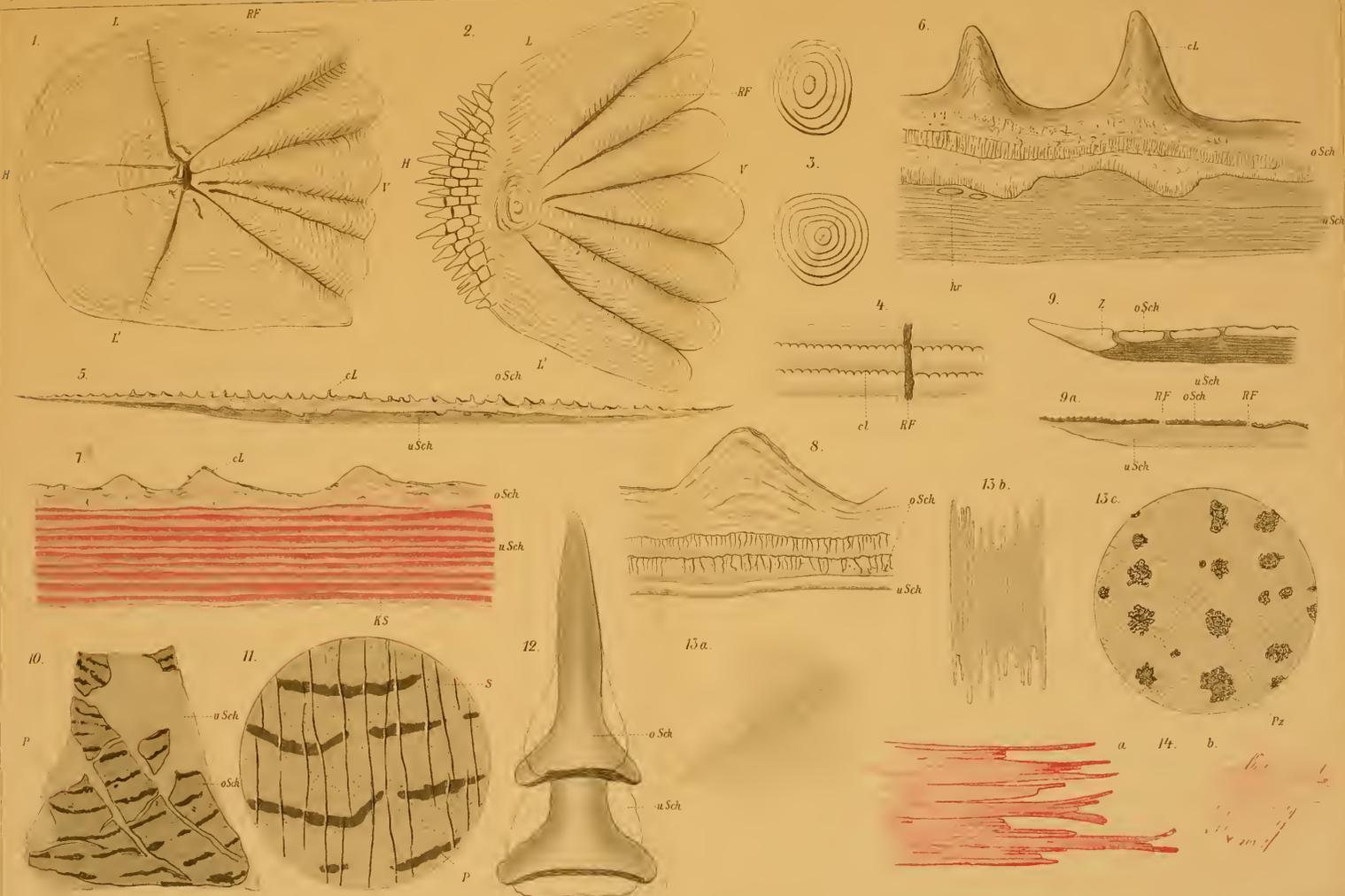


Fig. 16.





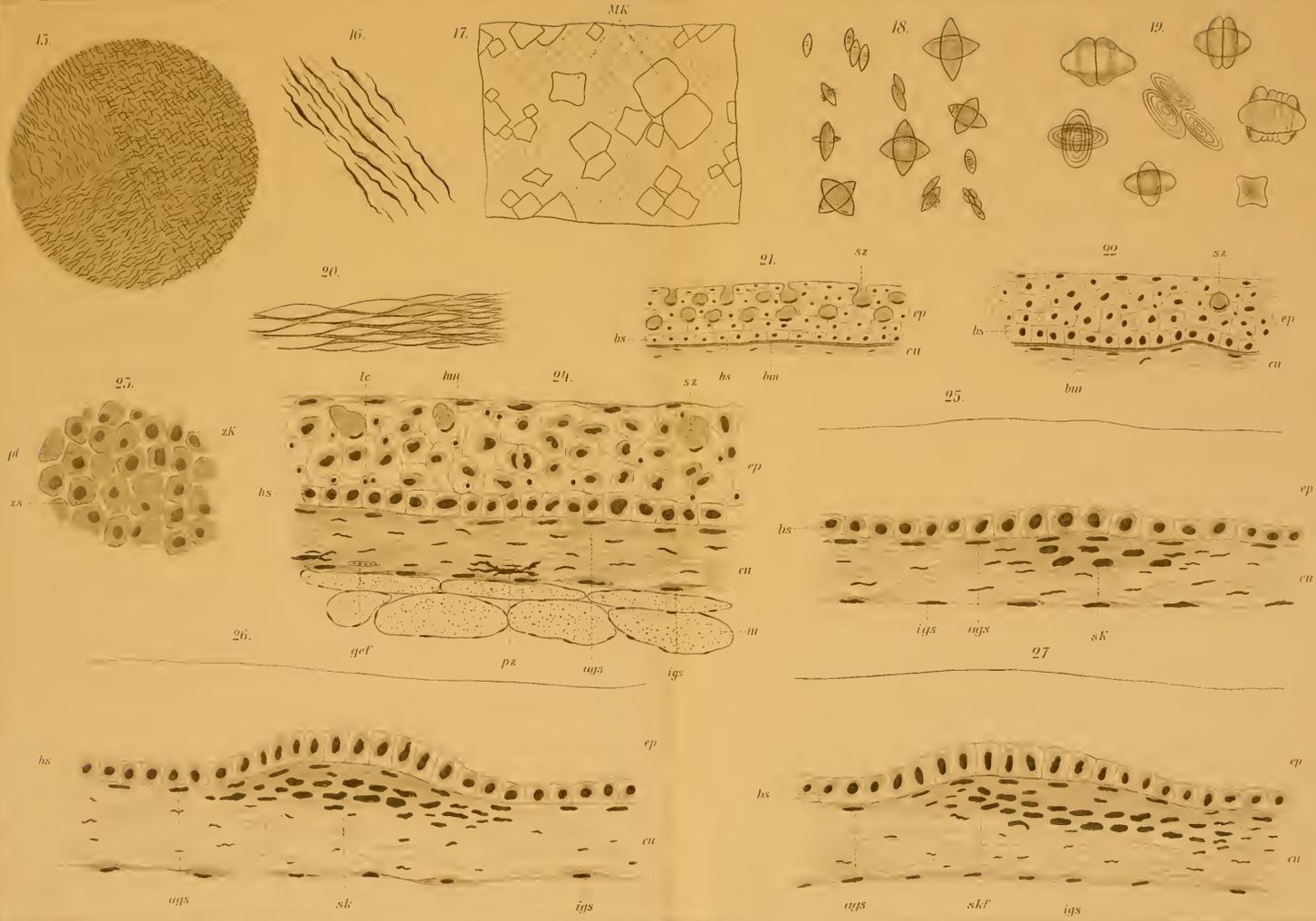






















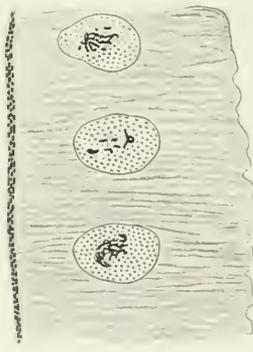
2.



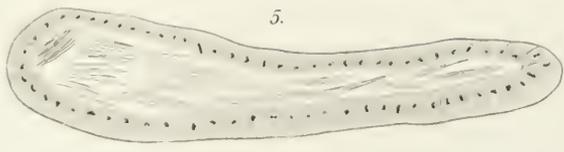
4.



6.



5.

















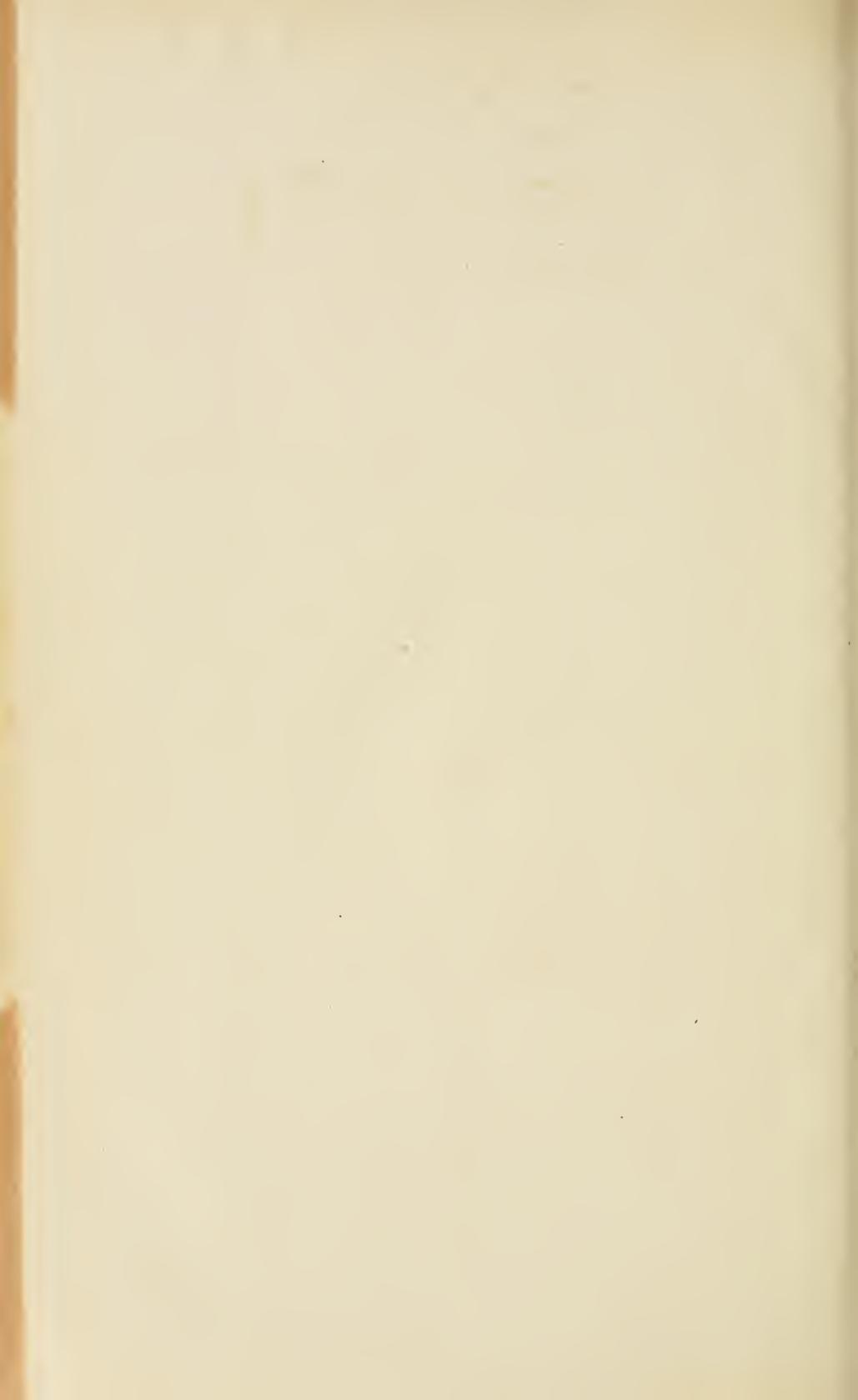














3 2044 106 263 023

Date Due

~~SEP 5 1969~~

~~JUL 31 1986~~

