













758  
ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTHEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

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

IN GIESSEN.

FÜNFZEHNTER BAND.

MIT 43 TAFELN UND 73 ABBILDUNGEN IM TEXT.



J E N A,  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1902.

---

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

---

1602

# Inhalt.

## Heft I und II

(ausgegeben am 5. August 1901).

	Seite
WALLENGREN, HANS, Zur Kenntniss des Neubildungs- und Resorptionsprocesses bei der Theilung der hypotrichen Infusorien. Hierzu Tafel 1 und 28 Textfiguren . . . . .	1
JOHNSTON, J. B., The Brain of Acipenser. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Brain. With plates 2—13 and 22 figures in text . . . . .	59
GRÖNBERG, GÖSTA, Die Ontogenese eines niedern Säugergehirns nach Untersuchungen an Erinaceus europaeus. Hierzu Tafel 14—19 und 17 Textfiguren . . . . .	261

## Heft III

(ausgegeben am 30. October 1901).

STITZ, HERMANN, Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. Hierzu Tafel 20—24 . . . . .	385
DRÜNER, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. I. Theil. Hierzu Tafel 25—31 . . . . .	435

## Heft IV

(ausgegeben am 28. Januar 1902).

DE MEIJERE, J. C. H., Ueber die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen. Hierzu Tafel 32—35 . . . . .	623
HINTZE, ROBERT, Lebensweise und Entwicklung von Lankesterella minima (Chaussat). Hierzu Tafel 36 . . . . .	693
BONNEVIE, KRISTINE, Enteroxenos östergreni, ein neuer, in Holothurien schmarotzender Gastropode. Hierzu Tafel 37—41 und 6 Textfiguren . . . . .	731
HARTMANN, MAX, Studien am thierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Hierzu Tafel 42 u. 43 . . .	793



# Zur Kenntniss des Neubildungs- und Resorptionsprocesses bei der Theilung der hypotrichen Infusorien.

Von

Dr. Hans Wallengren in Lund, Schweden.

---

Hierzu Tafel 1 und 28 Textfiguren.

Schon längst ist es bekannt, dass bei der Theilung der hypotrichen Infusorien eine Neubildung auch solcher Organe und Körpertheile stattfindet, die nach ihrer Lage für die beiden Sprösslinge nicht neu angelegt werden müssen. Bei diesen Infusorien ist somit auch eine mehr oder weniger durchgreifende Renovirung der Körper beider Sprösslinge mit dem Theilungsvorgang verbunden. Es ist einleuchtend, dass gleichzeitig mit dieser Neubildung auch eine Resorption der alten Organe und Körpertheile, welche von neuen ersetzt werden, stattfinden muss.

Da die Literaturangaben sowohl über die Art dieses Neubildungs- und Resorptionsprocesses als über dessen Umfang sehr mangelhaft, ungenau und in mehreren Punkten sich widersprechend sind, habe ich eine Reihe von Untersuchungen unternommen, um über diese interessanten Fragen etwas Aufklärung zu gewinnen. Schon vor einigen Jahren wurden diese Untersuchungen angefangen und je nach Gelegenheit von Zeit zu Zeit weiter fortgesetzt. Den letzten Herbst, zum Theil mit Unterstützung von der Königl. Schwedischen Akademie der Wissenschaften, ist es mir möglich gewesen, sie weiter zu führen und, wenn auch lange nicht vollständig, so wenigstens vorläufig zu beenden. Obgleich also diese Untersuchungen diejenige Vollständigkeit und Ausdehnung nicht erreicht haben, welche ich ursprünglich beabsichtigt hatte, werde ich doch meine Beobachtungen jetzt veröffentlichen, in der Hoffnung, später in der Lage zu sein, sie in meinen „Studien über ciliate Infusorien“ weiter vervollständigen zu können.

## Die Neubildung und Resorption des Wimperkleides.

Das Anlegen der Stirn-, Bauch- und Aftercirren.

Zuerst hat STEIN<sup>1)</sup> und nach ihm mehrere andere Autoren (BALBIANI, STERKI u. A.) beobachtet, dass die gesammte ventrale Bewimperung beider Sprösslinge neu angelegt wird, somit auch diejenigen Cirren, welche von dem Theilungsvorgang unberührt sind und folglich ohne weiteres vom Mutterthier auf die Tochterthiere hätten übergehen können. Diese Neubildung der Wimpern vollzieht sich indessen nicht genau dort, wo die resp. Cirren bei den entwickelten Individuen stehen. Die neuen Wimpern werden vielmehr, wie STEIN bei *Stylonychia* beschrieben hat, oft an von den definitiven Sitzen weit entfernten Stellen angelegt.

Sie nehmen somit ursprünglich eine ganz andere gegenseitige Lage ein als bei dem entwickelten Thier. Mit der Entwicklung der Wimpern steht also eine durchgreifende Verschiebung dieser Bildungen im Zusammenhang.

Was zunächst den Ort betrifft, wo die ventralen Wimpern entstehen, so ist er bei *Stylonychia* für den vordern Sprössling auf dem Stirnfeld zwischen der rechten Cirrenreihe, welche aus den Cirren  $\frac{3}{IV}$ ,  $\frac{3}{VI}$  und  $\frac{4}{VI}$  besteht, und der innern Cirre  $\frac{2}{II}$  vor der Cirre  $\frac{2}{III}$  gelegen (Fig. A). [Bezüglich dieser Bezeichnung der Cirren erlaube ich mir auf eine frühere Abhandlung<sup>2)</sup> zu verweisen.] Für den hintern Sprössling werden die Cirren auf dem zukünftigen Stirnfeld rechts von der neuen Peristomanlage, unmittelbar hinter dem alten Peristom, aber vor den Cirren  $\frac{2}{IV}$  und  $\frac{3}{V}$  angelegt (Fig. A). Bei sämtlichen Pleurotrichinen werden diese Wimpern an entsprechender Stelle neu angelegt, und dasselbe dürfte auch von

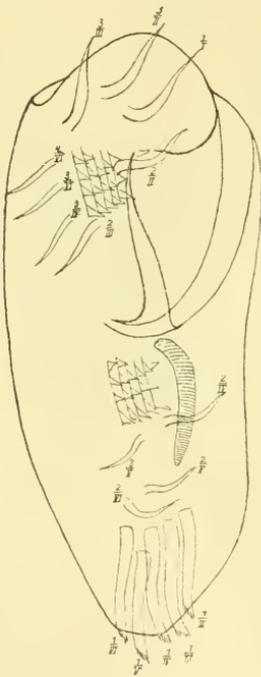


Fig. A. *Stylonychia mytilus*, ein junges Theilungsstadium. Die Membranellen des alten Peristoms und die Randeirren sind nicht eingezeichnet. LEITZ Obj. 5, Oc. 2.

1) Der Organismus der Infusionsthier etc., V. 1, Leipzig 1859.

2) Zur Kenntniss der vergleichenden Morphologie bei den hypotrichen Infusorien, in: Bihang Svenska Vet.-Akad. Handl., V. 26, Afd. 4, No. 2, 1900.

der Unterfamilie *Urostylinae* gelten, natürlich mit den Modificationen, welche durch die verschiedene Wimperanordnung dieser Formen bedingt sind. Die Fam. *Euplotina* weicht aber in so fern ab, als die Neuanlage der Wimpern des vordern Sprösslings auf dem Stirnfeld etwas weiter rückwärts, näher der Körpermitte, stattfindet. Für den hintern Sprössling entstehen sie unmittelbar rechts neben dem oralen Ende des alten Peristoms, also weit entfernt vom neuen Peristom (Fig. B). Bei *Euplotes harpa* bilden sich die neuen Cirren für den

Fig. B.

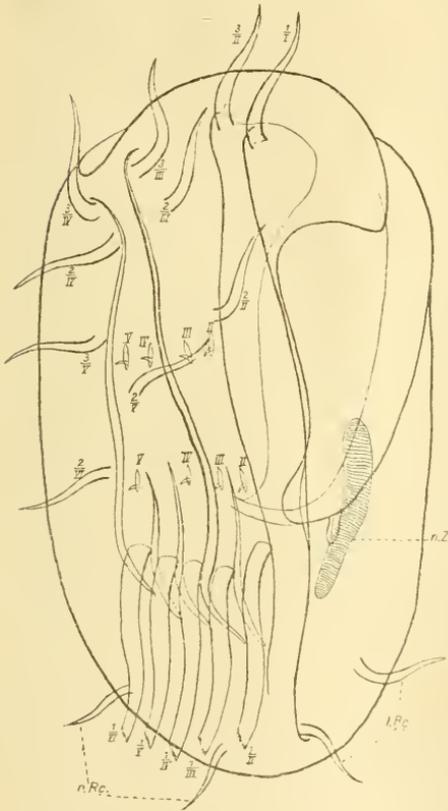


Fig. C.

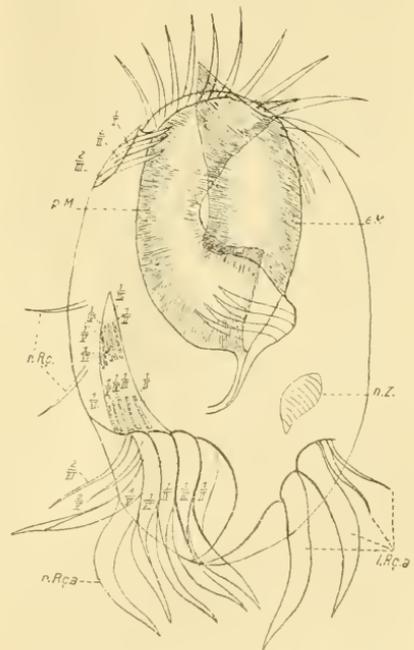


Fig. B. *Euplotes harpa*, ein junges Theilungsstadium. Die Membranellen des alten Peristoms sind nicht eingezeichnet. LEITZ Obj. 7, Oc. 2.

Fig. C. *Uronychia transfuga*, ein junges Theilungsstadium. LEITZ Wasserimmers., Oc. 2.

vordern Sprössling hauptsächlich in einer Zone zwischen den alten Cirren  $\frac{2}{II}$ ,  $\frac{3}{V}$  und  $\frac{2}{V}$  und für den hintern ungefähr in gleicher Höhe mit oder unmittelbar hinter der Cirre  $\frac{2}{VI}$ , rechts von dem alten Peristom (Fig. B). Bei *Uronychia* sind die Neubildungsstellen der Wimpern der

beiden Sprösslinge weiter nach hinten gerückt, so dass dieselben für den hintern Sprössling unmittelbar vor den alten Aftercirren sich befinden. Diese Verschiedenheiten der Oxytrichinen und Euplotinen dürften wahrscheinlich davon abhängen, dass bei dieser letztern Familie das Peristom eine sehr mächtige Entwicklung erreicht hat und dem zu Folge das Stirnfeld in seinem vordern Theil verengt ist. Die Stelle, wo die neuen Wimpern für den vordern Sprössling entstehen, muss also nach hinten rücken. Ferner ist bei den Euplotinen auch der Körper verkürzt, wodurch das Peristom sich bis in die Nähe der Aftercirren erstreckt. In Folge dessen muss natürlich der entsprechende Platz für den hintern Sprössling nach der rechten Seite hinausrücken.

Für das Studium des eigentlichen Anlegungsvorgangs der Wimpern bietet *Euplotes harpa* ein vorzügliches Material dar, weil sie ganz formbeständig ist, eine sehr feste Körperpellicula hat, die gewöhnlich stark durchleuchtend ist, und sehr grosse und kräftige Cirren besitzt. Es ist mir deshalb bei dieser Art gelungen, den Anlegungsvorgang auch in seinen ersten Stadien zu verfolgen. Ich finde es daher am geeignetsten, die Wimperneubildung bei *Euplotes* zuerst zu beschreiben. Vorher scheint es mir indessen nöthig, gewisse Organisationsverhältnisse bei diesem Infusor, welche von frühern Autoren nicht ganz vollständig geschildert worden sind, mit einigen Worten zu erwähnen.

Auf der ventralen Seite, rechts vom Peristom, auf dem sog. Mittelfeld, sollen nach STEIN 6 gleich weit von einander abstehende erhöhte Längsrippen sich finden. Von diesen sind 3, nach der Beschreibung STEIN's<sup>1)</sup> die 1., 4. und 6., nach seinen Figuren aber die 1., 3. und 6., stärker entwickelt. Sie erstrecken sich viel weiter nach vorn als die übrigen und bilden die sog. Hauptrippen. Die zwischen diesen liegenden sind sog. Zwischenrippen. MÖBIUS<sup>2)</sup> beschreibt jedoch bei *Eupl. harpa* nur 2 Hauptrippen, während SCHUBERG<sup>3)</sup> (*Eupl. patella*) wie STEIN 3 solche erwähnt.

Bei *Eupl. harpa* habe ich indessen gefunden, dass man auf der Ventralseite 4 Hauptrippen unterscheiden kann (Fig. 1, Taf. 1). Die erste liegt unmittelbar rechts vom Peristom und erstreckt sich von der ersten Stirncirre ( $\frac{1}{2}$ ) nach der hintersten der beiden linken Rand-

1) l. c., p. 134.

2) Bruchstücke einer Infusorienfauna der Kieler Bucht, in: Arch. Naturg., Jg. 54, V. 1, 1888, p. 82.

3) Zur Kenntniss des Theilungsvorgangs bei *Euplotes patella* EHRBG., in: Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg, (N. F.) V. 6, Heft 3.

cirren. Diese Rippe bildet eine starke Falte, welche nach links umgeschlagen ist und zum Theil den rechten Peristomrand bedeckt. Von den oben erwähnten Autoren ist diese Falte nicht richtig beobachtet, obwohl STEIN erwähnt, dass am Innenrande des Peristoms sich ein das Peristomfeld überragender Saum findet. In den Figuren einiger andern Autoren (MÖBIUS, SCHUBERG u. A.) ist ebenfalls eine solche Falte angedeutet. Die 2. Hauptrippe, die 1. STEIN's und anderer Autoren, verläuft von der 2. Stirncirre ( $\frac{2}{II}$ ) aus nach hinten links von der 1. Aftercirre ( $\frac{1}{I}$ ) und endet ein wenig vor dem aboralen Körperende (Fig. 1, Taf. 1). In ihrer Mitte, bei Cirre  $\frac{2}{II}$ , ist sie bei dem entwickelten Individuum gewöhnlich abgebrochen. Die 3. Hauptrippe geht von der 3. Stirncirre ( $\frac{3}{III}$ ) aus und erstreckt sich nach hinten zwischen der 2. und 3. ( $\frac{1}{III}$  u.  $\frac{1}{IV}$ ) Aftercirre. Die 4., welche wie die 2. in der Mitte gewöhnlich abgebrochen ist, verläuft von der 4. Stirncirre ( $\frac{4}{IV}$ ) nach hinten unmittelbar rechts von der 5. Aftercirre ( $\frac{1}{VI}$ ) (Fig. 1, Taf. 1). Zwischen dem hintern Theil dieser Hauptrippen liegen die sog. Zwischenrippen, welcher kürzer sind und nicht bis zur vordern Körperhälfte reichen. Somit finden sich zwischen der 2. und 3. Hauptrippe eine und zwischen der 3. und 4. zwei derartige Zwischenrippen. Sie verlaufen auch nach hinten zwischen die resp. Analcirren und enden wie die 3. und 4. Hauptrippe hinter denselben, nach links schwach bogenförmig gekrümmt (Fig. 1, Taf. 1). Alle diese Rippen sind Faltenbildungen im Ektoplasma, von der Pellicula natürlich überzogen. Das Entoplasma scheint in dieselben nicht einzugehen, weil man die Körner oder eingeschlossene Fremdenkörper in diese Falten niemals empordringen sieht. Bezüglich der Cirrenstellung des entwickelten Individuums verweise ich nur auf Fig. 1, Taf. 1, wo man ohne weiteres sowohl ihre gegenseitige Lage als die Beziehungen zu den Haupt- und Zwischenrippen sehen kann.

Zum Beginn der Theilung nach der Bildung des Peristoms des hintern Sprösslings entsteht zwischen der 2. und 3. und zwischen dieser und der 4. Hauptrippe, zwischen den Cirren  $\frac{2}{II}$ ,  $\frac{3}{V}$  und  $\frac{2}{V}$  eine quere Reihe von 4 kleinen, länglichen, etwas stärker lichtbrechenden Feldern, die beginnenden Anlagen der ventralen Cirren des vordern Sprösslings (Fig. B, S. 3). Gleichzeitig hiermit bilden sich für den hintern

Sprössling auch 4 solche Felder, welche gerade hinter den vordern in einer Querreihe ungefähr in gleicher Höhe mit der Cirre  $\frac{2}{VI}$ , zwischen den Haupt- und Zwischenrippen gelegen sind (Fig. B, S. 3). Alle diese länglichen, kleinen Felder entstehen ohne Zweifel durch eine Differenzirung im Ektoplasma, welches dadurch ein mehr homogenes Ansehen annimmt. Binnen Kurzem zeigt sich gerade über jedem Feld in der ziemlich dicken Pellicula eine feine lineare Spalte (Fig. 2a, Taf. 1). Dieselbe entsteht sicherlich dadurch, dass die Pellicula an dieser Stelle resorbirt wird, wobei das differenzirte, stark lichtbrechende Ektoplasma bloss gelegt wird. Von dem hintern Theil des Bodens dieser spaltförmigen Oeffnungen wächst bald ein kleiner Zapfen hervor, der sogleich in schwingende Bewegungen geräth (Fig. B, S. 3; Fig. 2b, Taf. 1). Es ist die Anlage der neuen Wimpern. Nachdem diese 4 Anlagen jedes einzelnen Sprösslings einigermaassen ausgewachsen sind, entsteht ausserhalb der 4. Hauptrippe, hinter den Cirren  $\frac{3}{V}$  und  $\frac{2}{VI}$ , ein neues ähnliches Feld, und auf dieselbe Weise bildet sich hier in der Pellicula eine spaltförmige Oeffnung, und eine Cirrenanlage schießt hervor. Die beiden Anlagezonen enthalten also jetzt 5 junge Cirrenanlagen. In demselben Maasse, wie diese Wimperanlagen an Grösse und Kraft zunehmen, wachsen auch die Spalten in die Länge nach vorn und werden am hintern Ende breiter und abgerundet, während sie am vordern noch immer stark zugespitzt sind. Hiernach kommt in jeder Spalte vor den schon erwähnten Wimperanlagen noch eine neue zum Vorschein (Fig. D und Fig. 2c, Taf. 1), und mit dem Auswachsen derselben zeigt sich noch eine Cirrenanlage in dem vordern verengten Theil jeder innern Spalte. In der äussersten 5. Spalte, welche mit ihrer vordern Spitze schräg nach aussen liegt, bilden sich indessen nur 2 Anlagen (Fig. E). Nachdem die in beiden Zonen geschilderten Anlagen sich etwas entwickelt haben, aber noch verhältnissmässig klein sind, tritt auf der in der Peristomhöhle des hintern Sprösslings liegenden Unterlippenanlage eine kleine Wimperanlage auf und etwas später eine ähnliche etwas vor der Cirre  $\frac{2}{II}$  auf dem protoplasmatischen Theil der Unterlippe des alten Peristoms (Fig. E). Jetzt sind also sämtliche 15 Stirn-, Bauch- und Aftercirren für beide Sprösslinge angelegt, und wir sehen, dass sie in einer queren Zone in 6 Längsreihen angeordnet sind, wenn man, wie STERKI erwähnt, der Analogie wegen die einzelnen, beim Peristom stehenden Wimpern auch als eine Reihe ansehen will. Aus dem oben Gesagten geht ausserdem noch hervor,

dass diese Wimperreihen zu etwas verschiedener Zeit angelegt werden, zunächst entstehen nämlich die 4 mittleren, dann diejenige an der rechten und zuletzt die an der linken Seite gelegene Reihen. In den verschiedenen Reihen treten auch die Wimperanlagen nach und nach auf, zuerst die hintern und dann die vordern.

Fig. D.

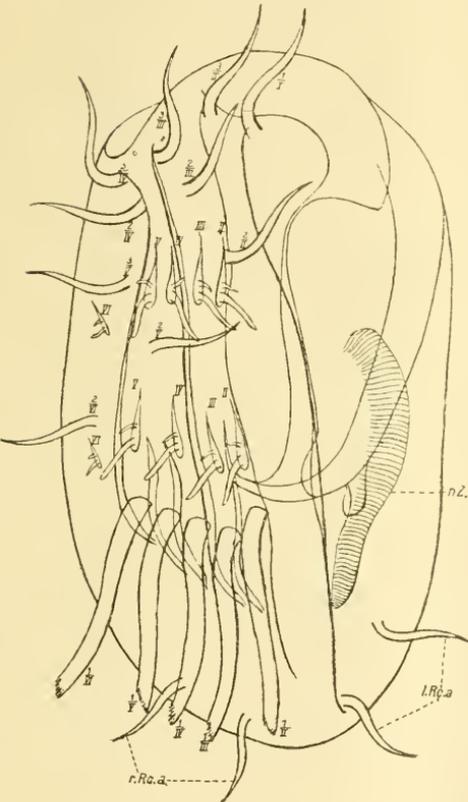


Fig. E.

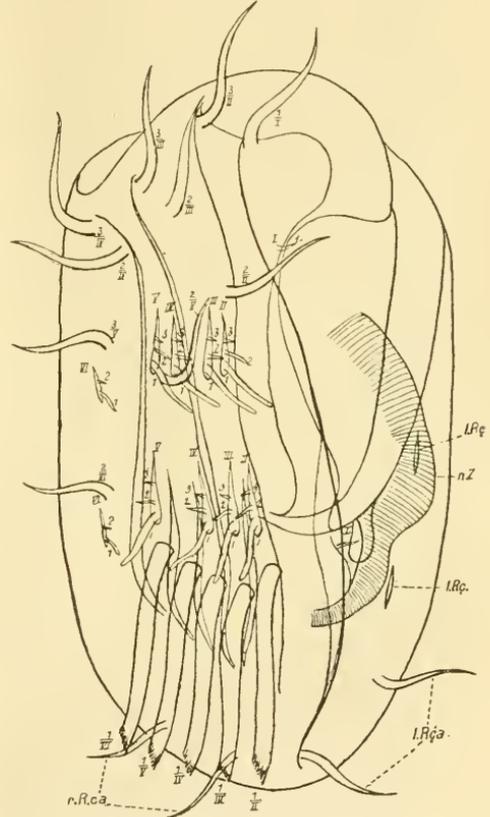


Fig. D. *Euplotes harpa*, ein junges Theilungsstadium. Die Membranellen des alten Peristoms sind nicht eingezeichnet. LEITZ Obj. 7, Oc. 2.

Fig. E. *Euplotes harpa*, ein Theilungsstadium, etwas älter als das in Fig. D wieder-gegebene. LEITZ Obj. 7, Oc. 2.

Von frühern Autoren ist die Anlage des ventralen Wimperkleides bei *Euplotes harpa* nicht näher beschrieben worden, aber von zwei nahe stehenden Arten liegen einige Beobachtungen darüber vor. STEIN<sup>1)</sup> giebt von *Eupl. charon* an, dass auf dem Mittelfeld und vor dem-

1) l. c. p. 138.

selben mehrere quere schräge Reihen von sehr feinen, dicht bei einander stehenden, langsam undulirenden Wimpern erscheinen, deren Zahl sich jetzt noch nicht genau bestimmen lässt, und dass jede Wimper den Eindruck eines sehr niedrigen, der Bauchfläche angewachsenen, undulirenden Hautstreifens macht. SCHUBERG<sup>1)</sup>, welcher den Theilungsvorgang bei *Eupl. patella* untersucht hat, hebt gegen STEIN hervor, dass die jungen Cirren nicht in queren Reihen angeordnet sind, sondern in je 3, durch die 3 Hauptrippen der Bauchseite gesonderten Gruppen sitzen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die neuen Wimpern bei diesen *Euplotes*-Arten völlig übereinstimmend angelegt werden und dass die Beobachtungen an der einen auch auf die andern bezogen werden können. Aus meinen Untersuchungen geht also hervor, dass keine von den Angaben dieser Verfasser ganz richtig ist. Die Wimperanlagen sind nämlich, wie bereits gesagt, ursprünglich nicht in queren, sondern in Längsreihen angeordnet, wenn auch die jungen Cirren der 4 mittlern Reihen in gleicher Höhe sitzen und also leicht zu einer Auffassung wie diejenige von STEIN Veranlassung geben können. Dass SCHUBERG diese Cirren als in gesonderten Gruppen sitzend aufgefasst hat, ist darauf zurückzuführen, dass er lediglich ältere Theilungsstadien gesehen hat, wo die neuen Cirren schon etwas aus einander verschoben sind, was aus seiner fig. 2 deutlich hervorgeht.

Die Angabe STEIN's, dass die Wimperanlagen undulirende Hautstreifen zu sein scheinen, dürfte sich daraus erklären, dass er sie nur mit schwacher Vergrößerung untersucht hat, wobei die hellen Spalten und die ursprünglich dicht an einander sitzenden kleinen Wimpern, welche stets in Bewegung sind, leicht eine solche Auffassung veranlassen können. Bei der Benutzung stärkerer Objective zeigt es sich aber sogleich, dass sie in der That keine membranösen Bildungen, sondern, wie erwähnt, zapfenförmig sind.

Die Neuanlage der ventralen Bewimperung bei *Eupl. patella* hat MAUPAS<sup>2)</sup> bei der Conjugation beobachtet. Nach seiner Beschreibung und seinen Abbildungen scheint es aber, als ob die neuen Wimpern der Conjuganten etwas weiter nach hinten auf dem Mittelfeld als dieselbe für den vordern Sprössling bei der Quertheilung angelegt werden. Sie entstehen aber übrigens in derselben Anordnung. MAUPAS

1) l. c.

2) Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés, in: Arch. Zool. exp., (sér. 2) V. 17, 1889, p. 351.

erwähnt auch, dass die Cirrenanlagen durch eine spaltförmige Oeffnung in der Pellicula hervortreten.

Nach dieser Darstellung der Anlage der Stirn-, Bauch- und Aftercirren bei *Euplotes* gehe ich zur Beschreibung desselben Processes bei *Stylonychia* über, mit welcher letztern die sämtlichen Oxytrichinen ohne Zweifel übereinstimmen, natürlich mit den Modificationen, welche sich aus der verschiedenen Cirrenzahl der hierher gehörenden Formen ergeben.

STEIN<sup>1)</sup> erwähnt, dass auf den beiden Wimperanlagefeldern bei *Stylonychia* die körnigen Ablagerungen im Parenchym schwinden und dadurch ein helleres, jedoch nicht scharf begrenztes Feld entsteht. Dieselbe Beobachtung habe ich ausser bei diesem Infusor auch bei einigen andern Oxytrichinen, z. B. *Holosticha*, *Amphisia*, *Uroleptus*, *Gastrostyla* u. a. gemacht. Dass das ganze Anlagefeld heller erscheint, rührt daher, dass bei diesen Formen die neuen Wimperreihen dicht an einander entstehen. Die Differenzirung, welche im Ektoplasma unter jeder Reihe vor der Anlage der Wimpern stattfindet, giebt also hier dem ganzen Anlagefeld ein helleres Aussehen.

Auf diesem Feld kann man bald 6 kleine, sehr feine, hellere, von vorn rechts nach hinten links einander parallel verlaufende Linien erkennen, die ohne Zweifel spaltenförmige Oeffnungen in der Pellicula sind, durch welche das Ektoplasma zur Bildung der Wimperanlagen hervordringen kann. Bei *Stylonychia* sind diese Spalten schwer zu sehen, weil die Pellicula hier weit dünner als bei *Euplotes* ist, folglich ihre Grenzen nicht so markirt sind. Ausserdem sind die spaltenförmigen Oeffnungen hier, wie schon erwähnt, sehr schmal und linear, was sicherlich davon abhängt, dass die Wimperanlagen bei diesem Infusorium bei ihrer Entstehung sehr dünne, aber breite Membranellen sind. Es sind wohl diese Spalten mit ihren hervorschiessenden kleinen Wimperanlagen, die STEIN<sup>2)</sup> „wellenförmige Längsleisten“ und STERKI<sup>3)</sup> „leistenförmige Erhebungen“ nennen und welche diese beiden Autoren zu der Annahme veranlasst haben, dass die Wimpern jeder Reihe ursprünglich als ein zusammenhängender, undulirender Saum hervortreten, woraus die verschiedenen Wimpern später sich differenzirten. Wie STEIN schon beobachtet, sind diese Spalten („Leisten“) im Anfang kurz, wachsen aber in der Längsrichtung aus, jedoch, so weit ich habe finden können, nicht, wie STEIN annimmt, die äussern nach hinten und die innern hauptsächlich nach vorn, sondern sämtliche nach vorn.

1) l. c. 2) l. c. p. 151. 3) l. c. p. 51.

Sie wachsen hier wie bei *Euplotes* in dem Maasse heraus, wie die Wimpern angelegt werden.

Wenn auch nicht so deutlich wie bei *Euplotes*, scheint bei *Stylonychia* ebenfalls ein successives Hervortreten der Wimperanlagen stattzufinden. Indessen entwickelt sich hier die innerste, beim rechten Peristomrand sitzende Anlage gleichzeitig mit den 4 mittlern Reihen oder vielleicht etwas früher als diese, während die äusserste, rechts gelegene etwas später als die übrigen hervortritt, ein Verhalten, welches, wie es scheint, schon STEIN beobachtet und in seiner fig. 4, tab. 6, wiedergegeben hat. Die Wimperanlagen sind, wie bereits erwähnt, bei ihrer Entstehung dünne Membranellen, die an ihrer Basis ziemlich breit sind, aber doch ohne Zweifel schon bei ihrem ersten Sichtbarwerden von einander getrennt. Indessen sitzen sie sehr dicht bei einander, und da sie sämmtlich ausserdem in der stark lichtbrechenden, spaltenförmigen Oeffnung gelegen sind, ist es jeden Falls leicht erklärlich, dass diese jungen Wimperreihen als gezähnelte, undulirende Membranen oder Säume gedeutet worden sind (Fig. A, S. 2). Nachdem also alle diese ventralen Wimpern angelegt sind, finden sich, wie schon STERKI (bei *Histrio*) gezeigt hat, in der ersten dicht bei der Peristomkante liegenden Reihe 1, in den 3 folgenden je 3 und in den 2 äussern je 4 Anlagen (Fig. A, S. 2).

Mit diesem Vorgang bei *Stylonychia* stimmt, so weit ich gefunden, auch der Verlauf bei den andern Oxytrichinen überein. Die Zahl der Anlagereihen ist natürlich bei verschiedenen Gattungen nicht dieselbe und wird von der Anzahl der Aftercirren bestimmt, denn wie ich in einer frühern Abhandlung<sup>1)</sup> erwähnt habe, entwickelt sich die hintere Anlage jeder Reihe immer zu den Analcirren; somit ist es nur eine Cirre von jeder ursprünglichen Reihe, die an der Bildung der Afterreihe Theil nimmt, und sicher nicht so, wie BÜTSCHLI<sup>2)</sup> bezüglich *Urostyla* sagt, dass „jede der ventralen Längsreihen mehrere Cirren zur Bildung der Afterreihe abgeben muss“. Die erste ursprüngliche Reihe, die nur eine Wimperanlage enthält, bildet jedoch keine Aftercirre. Ohne Zweifel muss diese einzelne Anlage als ein letztes Ueberbleibsel einer reducirten Wimperreihe angesehen werden. Die Reduction aber ist in dieser Reihe wahrscheinlich von hinten nach vorn fortgeschritten, und die zurückgebliebene Wimper ist also eine der vordersten. Darauf deuten ihre Lage bei der Neuanlage und bei

1) l. c.

2) in: BRONN, Class. Ordng., Abth. 3, Leipzig 1887—89, p. 1245.

*Euplotes* der Umstand, dass sie später als die übrigen hervorzunächst.

Nachdem also sämmtliche Wimperanlagen hervorgetreten sind und sich ein wenig entwickelt haben, bildet sich bei verschiedenen *Oxytrichinen*, *Stylonychia pustulata*, *Gastrostyla* u. a. rechts von den Anlagefeldern eine stark markirte Falte, welche sich von dem vordern Theil des Stirnfeldes halbkreisförmig um das vordere Anlagefeld gegen den Peristomwinkel erstreckt, um wieder um das hintere eine ähnliche Krümmung zu machen und nahe am Hinterende des Körpers zu verschwinden. Oder es bildet sich, wie bei *Holosticha*, keine zusammenhängende Falte, sondern es entsteht eine, welche das vordere Feld begrenzt und am hintern Winkel des vordern Peristoms endet, und eine zweite besondere für das hintere, welche beim adoralen Ende des hintern Peristoms endet. Wegen dieses Verhaltens kommen natürlich bei diesen Arten die Anlagefelder zwischen dieser rechts gelegenen Falte und dem rechten Rande des Peristoms eingesenkt zu liegen. Hierdurch wird natürlich die Untersuchung über die Stellung der Wimperanlagen in beträchtlichem Grade erschwert.

Der Vorgang bei der Anlage der Bewimperung bei *Diophrys* stimmt am nächsten mit demjenigen bei *Euplotes* überein, doch liegen einige Abweichungen vor, welche ich in Kürze erwähnen werde.

Was zunächst den Platz der Wimperanlagen des vordern Sprösslings betrifft, so liegt er hier mehr nach hinten, ungefähr an der Mitte des Körpers und für den hintern Sprössling dicht vor den Aftercirren. Die Zeiträume, in welchen die resp. Anlagen hervortreten, sind aber hier viel verschiedener. Es werden also zuerst die 4 innern Aftercirren ( $\frac{1}{II-V}$ ) angelegt, und erst wenn sie eine ziemlich beträchtliche Grösse erreicht haben, erscheinen die äussern ( $\frac{1}{VI}$ ). Die übrigen Cirren entstehen ebenfalls viel später, so dass die Aftercirren schon etwas nach hinten verschoben worden sind. Sonst entstehen aber die Wimpern in derselben Weise.

Die dritte zu der Fam. *Euplotina* gehörende Gattung *Uronychia* bietet auch Verschiedenheiten dar, welche wie ihre Organisation im Uebrigen darauf hindeuten, dass diese Gattung von dem hypotrichen Infusorientypus noch mehr entfernt ist. Bei der eintretenden Querteilung wird an der rechten Seite ein dreieckiges, deutlich abgegrenztes Feld gebildet, welches mit seiner Basis am Rande der tiefen Einbuchtung steht, in welcher die Aftercirren sitzen, und mit seiner

Spitze über die Körpermitte reicht (Fig. C, S. 3). Wie dieses Feld entsteht, darüber wage ich mich nicht mit Bestimmtheit zu äussern. Wahrscheinlich ist es jedoch durch eine Differenzierung im Ektoplasma gleichzeitig mit einem Resorptionsprocess der alten Pellicula gebildet. Es ist wie die vorher beschriebenen Anlagefelder bei *Stylonychia* und *Euplotes* stärker lichtbrechend als das übrige Körperplasma und von mehr homogenem Aussehen. Der Unterschied zwischen dieser und den vorigen Gattungen ist also folgender: hier wird die alte Pellicula des ganzen Anlagefeldes resorbirt, nicht nur an den verschiedenen Stellen, wo die resp. Wimperreihen angelegt werden, und es entsteht ein gemeinsames Anlagefeld für beide Sprösslinge.

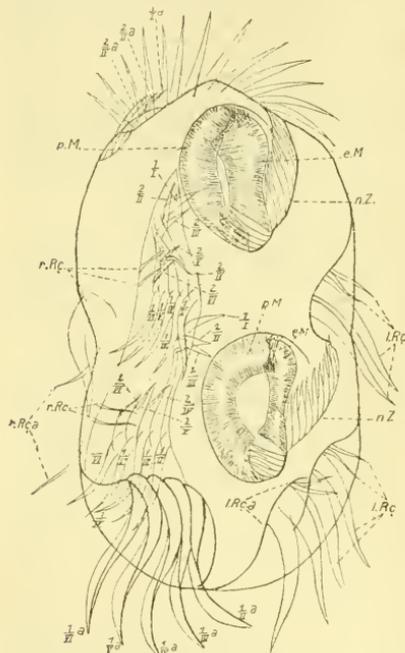


Fig. F. *Uronychia transfuga*, ein älteres Theilungsstadium. LEITZ Wasserimmers., Oc. 2.

Auf diesem dreieckigen Feld zeigen sich binnen Kurzem zuerst die 4 hintern Wimperanlagen in den Reihen II—V und danach die 5. äussere in der Reihe VI beim vordern Sprössling am vordern zugespitzten Theil des Feldes, beim hintern gleich vor seiner Basis (Fig. C  $\frac{1}{II-VI}$ , S. 3). Diese Anlagen sind indessen, wie bei *Stylonychia*, sehr dünn membranös und ziemlich lang gestreckt. Erst wenn diese eine beträchtliche Grösse erreicht haben und das Feld sich ein wenig erweitert, treten die übrigen Anlagen hervor. Von diesen sind diejenigen in den 3 äussern Reihen (IV—VI) ganz klein, cilienähnlich, während diejenigen (I—III) der innern Reihen gross, membranellenähnlich sind (Fig. F). Die innerste, dem Peristom am nächsten liegende,

einzelne Wimperanlage ( $\frac{1}{I}$ ) entsteht bei dieser Gattung nicht so nahe an der Peristomkante, sondern etwas weiter nach rechts, dicht bei der 2. Reihe.

## Die Verschiebung der neuen Ventralcirren und die Resorption des alten Wimperkleides.

Im Vorhergehenden ist die Entstehung der ventralen Wimpern und ihre ursprüngliche Stellung dargelegt. Im Folgenden werde ich ihre spätere Entwicklung und ihr Auseinanderrücken nach den definitiven Plätzen und die hiermit im Zusammenhang stehende Resorption der alten Cirren näher beschreiben. Auch dies habe ich sehr genau bei *Eupl. harpa* verfolgen können, weshalb ich hier den Vorgang bei dieser Art zuerst darstellen werde.

Schon während die neu angelegten Cirren sich noch in der ursprünglichen Anordnung auf dem Anlagefelde befinden, haben sie eine sehr verschiedene Grösse erreicht. Besonders sind die hintern jeder Reihe viel stärker als die übrigen (Fig. E, S. 7). Bezüglich der Form dieser Wimperanlagen ist hervorzuheben, dass sie rund angelegt werden und somit diese Form hier während ihrer spätern Entwicklung beibehalten. In demselben Maasse, wie diese neu angelegten Wimpern an Grösse zunehmen, rücken sie auch aus einander, und während dessen wachsen die Spalten, vor deren Boden die Anlagen hervorgesprossen sind, in die Länge und Breite. Wenn die Cirren endlich ihre definitive Grösse erreicht und sich ein wenig nach ihren künftigen Plätzen verschoben haben, sind diese spaltenförmigen Oeffnungen so stark erweitert, dass ihre Ränder die anliegenden Haupt- oder Zwischenrippen berühren, oder aber sie stossen wie bei den vordern Sprösslingen, wo die Zwischenrippen nicht vorhanden sind, paarweis an einander. Die Grenzen dieser Oeffnungen werden jetzt immer undeutlicher und sind zuletzt nicht mehr wahrzunehmen. Eine neue und feste Pellicula bekleidet jetzt den früher weichen Boden des Anlagefeldes. Die alte Pellicula ist natürlich in demselben Maasse, wie diese Oeffnungen vergrössert sind, resorbirt worden. Das Verschwinden der Grenze zwischen den Anlageplätzen und der übrigen Oberfläche des Körpers rührt eben davon her, dass die neue, ursprünglich dünne Pellicula allwählich die Dicke der alten erreicht. Ein ziemlich grosser Theil des Körpers ist also jetzt von einer neuen Pellicula bekleidet. Wahrscheinlich aber schreitet auch die Resorption der zurückgebliebenen alten Pellicula über die ganze Bauchseite fort, und es folgt ihr unmittelbar ein Neubildungsprocess, weshalb man sie nicht weiter beobachten kann.

Die neu gebildeten Cirren, welche jetzt eine beträchtliche Grösse erreicht haben, rücken indessen immerfort weiter aus einander nach ihren resp. Plätzen. Ich werde im Folgenden eine ausführlichere Dar-

stellung dieses Processes geben. Auf dem vordern Sprössling wird die neue Cirre  $\frac{1}{I}$  längs der linken Seite der 1. Hauptrippe nach vorn

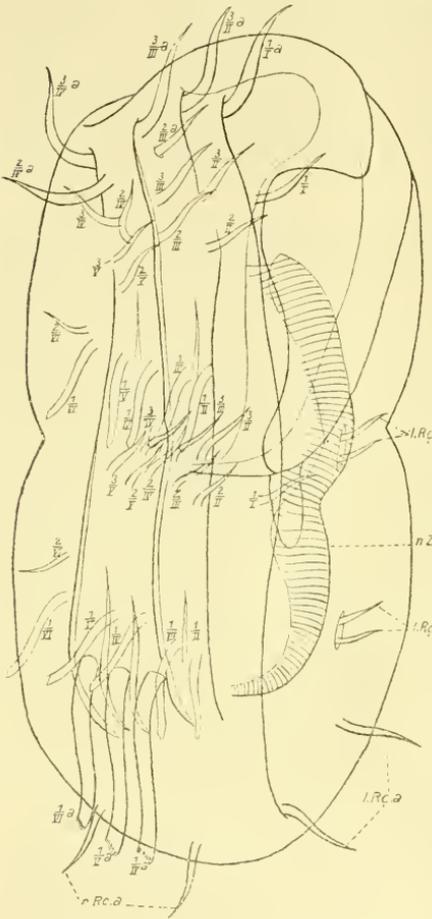


Fig. G. *Euplotes harpa*, ein älteres Teilungsstadium. LEITZ Obj. 7, Oc. 2.

Hauptrippe nach vorn und ein wenig nach rechts und kommen unmittelbar hinter die Stirncirren  $\frac{3}{III}a$  und  $\frac{2}{III}a$  zu sitzen (Fig. G).

Wenn  $\frac{3}{III}$  neben  $\frac{2}{III}a$  angelangt ist, wird letztere resorbiert (Fig. 3, Taf. 1).

$\frac{3}{IV}$  und  $\frac{2}{IV}$  rücken ebenfalls hervor, aber ein wenig nach rechts (Fig. G) und bleiben ein wenig links von den Cirren

gegen die alte Cirre  $\frac{1}{I}a$  ver-

schoben (Fig. G) und kommt gerade links von derselben zu sitzen.

Die letztere wird dann resorbiert (Fig. 3, Taf. 1). Unter den Cirren der 2. Reihe werden ebenfalls die  $\frac{3}{II}$  und  $\frac{2}{II}$  vorwärts geschoben.

Die erst erwähnte rückt weit nach vorn, zunächst rechts der 2. Hauptrippe folgend, dann unmittelbar vor der alten Cirre  $\frac{2}{II}a$ , wo diese

Rippe resorbiert worden ist (Fig. G), schreitet sie nach links hinaus und weiter nach vorn längs der linken

Seite der erwähnten Hauptrippe, um zuletzt unmittelbar hinter  $\frac{3}{II}a$  sitzen zu bleiben (Fig. 3, Taf. 1).

Die neue Cirre  $\frac{2}{II}$  dagegen bleibt schon bei  $\frac{2}{II}a$  zurück (Fig. G u. Fig. 3, Taf. 1).

Diese alte Cirre wird da resorbiert (Fig. 3, Taf. 1). Gleichzeitig haben auch die vordern Cirren der übrigen Reihen ihre Lage geändert;  $\frac{3}{III}$

und  $\frac{2}{III}$  rücken links von der 3.

$\frac{3}{IV}a$  und  $\frac{2}{IV}a$  zurück. Wenn  $\frac{3}{VI}$  neben  $\frac{2}{IV}a$  gekommen ist, wird letztere resorbirt (Fig. 3, Taf. 1), jedoch etwas später als  $\frac{2}{III}a$ . Von den Cirren der 5. Reihe wird  $\frac{3}{V}$  nach rechts hinausgeschoben, überschreitet die 4. Hauptrippe, welche in ihrem mittlern Theil zurückgebildet ist (Fig. G), und kommt also in die Nähe der alten Cirre  $\frac{3}{V}a$ . Diese wird dann resorbirt, schon ehe die neue Cirre  $\frac{3}{V}$  die Rippe überschritten hat (Fig. G u. Fig. 3, Taf. 1). Die 2. Cirre der 5. Reihe ( $\frac{2}{V}$ ) rückt dagegen etwas nach hinten, bleibt aber dann stehen, wenn sie den Platz der entsprechenden alten Cirre  $\frac{2}{V}a$  erreicht hat (Fig. G). Diese ist schon früh wegen der Rückwärtsverschiebung der hintern Cirren in den Reihen *IV* und *V* zurückgebildet. Die 2. Cirre der äussern Reihe ( $\frac{2}{VI}$ ) wird mit der 1. ( $\frac{1}{VI}$ ) ein wenig rückwärts verschoben (Fig. G), bleibt aber rechts von der 4. Hauptrippe stehen, während die letzte auch ein wenig nach links rückt und die 4. Hauptrippe an der Stelle überschreitet, wo sie, wie schon erwähnt, zurückgebildet ist, kommt also links von derselben zu sitzen (Fig. 3, Taf. 1). Wenn diese beiden Cirren während ihrer Verschiebung nach hinten dicht vor der alten Cirre  $\frac{2}{VI}a$  angekommen sind, wird letztere etwas später als  $\frac{3}{V}a$  zurückgebildet. Die hintern Cirren der sämtlichen Reihen werden nach hinten verschoben und wachsen zu Analcirren aus (Fig. G u. Fig. 3, Taf. 1).

Auf dem hintern Sprössling findet die weitere Entwicklung und Verschiebung der neu angelegten Cirren in derselben Weise statt, wie es für den vordern oben angegeben ist. Hier finden sich indessen keine alten Stirn- oder Bauchcirren, weshalb die neu gebildeten an ihre definitiven Plätze rücken können, ohne irgendwo anzustossen. Die einzigen Cirren des mütterlichen Individuums, welche auf den hintern Sprössling zu sitzen kommen, sind die Aftercirren. Diese müssen somit, wenn die neuen sich entwickelt haben und in die Nähe ihrer definitiven Plätze gelangt sind, zurückgebildet werden, was in bestimmter Ordnung von links nach rechts stattfindet. Zuerst wird also die Cirre  $\frac{1}{II}$ , dann  $\frac{1}{III}$  (Fig. G) und  $\frac{1}{IV}$ , ferner, ehe die beiden

Sprösslinge sich von einander getrennt haben,  $\frac{1}{V}$  (Fig. 3, Taf. 1) und zuletzt auch  $\frac{1}{VI}$  resorbirt.

Im letzten Stadium des Theilungsacts, unmittelbar vor der Durchschnürung, ist also das Aussehen der Bewimperung folgendes (Fig. 3, Taf. 1). Auf dem vordern Sprössling ist die neue Cirre  $\frac{1}{I}$  an ihren definitiven Platz vorgerückt, die alte  $\frac{1}{I}a$  zurückgebildet. Die Cirre  $\frac{2}{II}$  sitzt hinter der alten Stirncirre  $\frac{2}{II}a$ .  $\frac{2}{II}$  befindet sich auf ihrem Platze,  $\frac{2}{II}a$  ist schon resorbirt. Die Cirre  $\frac{3}{III}$  mit  $\frac{2}{III}$  hinter sich ist an dem Platze der verschwundenen Cirre  $\frac{2}{III}a$  angelangt,  $\frac{3}{III}a$  ist dagegen noch zurück. Die Cirren  $\frac{3}{IV}$  und  $\frac{2}{IV}$  sind hinter  $\frac{3}{IV}a$  hervorgeschoben. Diese Cirre aber ist noch unverändert geblieben, während  $\frac{2}{IV}a$  schon zurückgebildet ist. Die übrigen neuen Cirren  $\frac{3}{V}$ ,  $\frac{2}{V}$  und  $\frac{2}{VI}$  sind sämmtlich nach ihren resp. Plätzen hinausgeschoben, und die entsprechenden alten Cirren sind schon resorbirt. Die neuen Analcirren  $\frac{1}{II-VI}$  sind weit nach hinten gerückt, finden sich jedoch noch vor dem oralen Ende des alten Peristoms. Auf dem hintern Sprössling sind sämmtliche neuen Stirn- und Bauchcirren nach ihren resp. Plätzen verschoben worden, und die neuen Aftercirren sind zwar weit nach hinten gerückt, haben aber ihre definitiven Plätze noch nicht erreicht. Von den alten Aftercirren sind alle ausser der Cirre  $\frac{1}{VI}$  schon verschwunden. Gewöhnlich erst nachdem die Durchschnürung beendet und die beiden neuen Individuen frei geworden sind, werden die noch vorhandenen alten Cirren nach und nach resorbirt, auf dem vordern Sprössling erst  $\frac{3}{II}a$ , dann  $\frac{3}{III}a$ , zuletzt  $\frac{3}{IV}a$ . Mitunter bleiben indessen diese Cirren ziemlich lange nach der Theilung erhalten. So beobachtete ich, dass bei einem Individuum noch 5 Stunden, nachdem es sich von seinem Schwesterthier getrennt, die alten Cirren  $\frac{3}{III}a$  und  $\frac{3}{IV}a$  erhalten waren. Während dieser Zeit wurde es in einer kleinen Schale mit frischem Wasser aufbewahrt. Nicht allzu selten kann man sowohl bei dieser Gattung als bei andern Hypotrichen ganz entwickelte

Individuen mit einigen überzähligen Cirren finden, welche von dem Wimperkleid des Mutterthiers herkommen und nicht resorbirt sind. Wovon dies herrührt, dass der Resorptionsprocess auf ähnliche Weise verzögert wird oder sogar ganz ausbleiben kann, darüber wage ich mich nicht mit Bestimmtheit zu äussern. In einigen Fällen aber habe ich gefunden, dass sowohl der Theilungsvorgang als die Entwicklung des neuen und die Resorption des alten Wimperkleides bestimmt von äussern Verhältnissen, von dem Zutritt frischen Wassers, abhängt. Ich habe nämlich oft beobachtet, dass bei den Individuen, welche unter Deckgläsern in feuchten Kammern ohne oder mit ungenügendem Wasserwechsel gehalten wurden, diese Processe gewöhnlich viel langsamer vor sich gingen als bei denjenigen, welche in einer grössern Menge Wasser in kleinen Schalen aufbewahrt wurden und welche ich mit schwacher Vergrösserung untersuchte. Wenn somit auch zuweilen derartige äussere Verhältnisse den Resorptionsprocess verzögern können, so lässt sich doch dadurch nicht erklären, dass sich bei einzelnen Individuen unter guten biologischen Verhältnissen, wo bei den meisten Thierchen der Renovations- und Resorptionsprocess sich ganz normal vollzieht, einige überzählige Cirren finden. Vielleicht sind diese Individuen solche, welche binnen Kurzem conjugiren werden, bei denen also diese Unfähigkeit, die ältern Wimpergebilde zu resorbiren, von denjenigen innern Veränderungen abhängt, von welchen auch das Bedürfniss der Conjugation herrührt.

Mit dem hier für *Eupl. harpa* geschilderten Vorgang stimmt am nächsten derselbe bei den übrigen hypotrichen Infusorien überein, natürlich mit denjenigen Modificationen, welche von der ungleichen Lage der resp. Cirren auf dem Körper bei verschiedenen Gattungen bedingt sind. Ich werde aber unten auf das Auseinanderrücken und die Entwicklung der neuen Wimpern und auf die damit zusammenhängende Resorption der alten Cirren bei *Stylonychia mytilus* etwas näher eingehen.

Schon früh, bei dem ersten Auswachsen der ventralen Wimpern der beiden Sprösslinge, treten, wie es STEIN<sup>1)</sup> in seiner fig. 4, tab. 6, wiedergegeben hat, einige Veränderungen in der Bewimperung des Mutterthiers ein. Auf dem vordern Sprössling wird nämlich die Cirre  $\frac{3}{IV}a$  schon resorbirt, wahrscheinlich um Platz für die beiden äussern neuen Wimperreihen zu machen, und aus denselben Gründen wird auch

1) l. c.

Cirre  $\frac{2}{III}a$  weiter nach rechts geschoben und sitzt jetzt dicht am rechten Rande des Peristoms (Fig. H). Auf dem hintern Sprössling treten ebenfalls Veränderungen ein. So ist die Cirre  $\frac{2}{IV}a$  weiter nach hinten gerückt und findet sich jetzt hinter der Mitte des Körpers, dicht an der Cirre  $\frac{2}{V}a$ , die auch etwas rückwärts geschoben ist.  $\frac{4}{V}$  ist dagegen gewöhnlich schon resorbiert.

Fig. H.

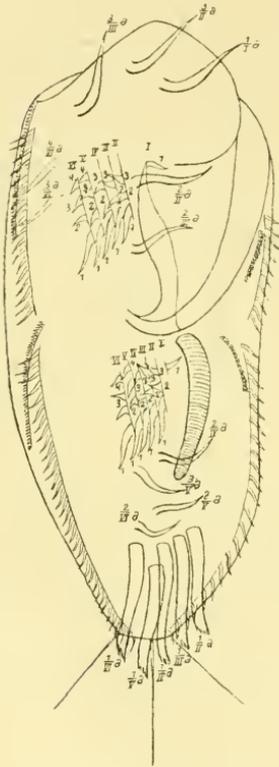


Fig. J.

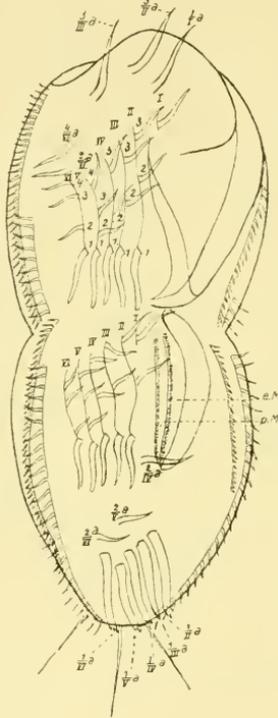


Fig. K.

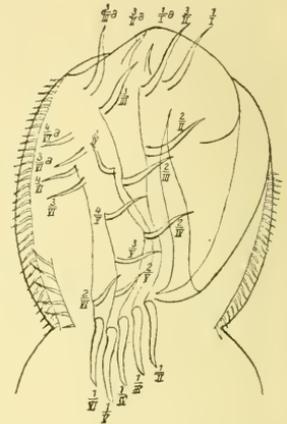


Fig. H. *Stylonychia mytilus*, ein junges Teilungsstadium. LEITZ, Obj. 5, Oc. 2.

Fig. J. *Stylonychia mytilus*, ein älteres Teilungsstadium. LEITZ, Obj. 5, Oc. 2.

Fig. K. *Stylonychia mytilus*, ein älteres Teilungsstadium. LEITZ, Obj. 5, Oc. 2.

Wie oben erwähnt, waren die neuen Wimpern bei *Euplotes* schon bei ihrem ersten Sichtbarwerden rund, zapfenförmig, aber bei *Stylonychia* u. a. sind sie membranellenähnlich. Hier müssen sie also während ihres Auswachsens auch die Gestalt ändern. Schon im Anfang ihres Auseinanderrückens werden die vordern Cirren dicker, rund oder dreieckig, die hintersten aber in den Reihen II—VI, welche als Aftercirren eine mehr platte Form behalten, machen eine halbe Drehung nach rechts (Fig. J), so dass ihre Breitenaxe zuletzt einen rechten Winkel

gegen die Längsaxe des Körpers bildet (Fig. K). Ursprünglich sitzen sie nämlich wie die übrigen membranelleähnlichen Wimperanlagen mit der Breitenaxe in der Längsrichtung der Reihen.

Das Auseinanderrücken und der Resorptionsprocess finden, wie schon erwähnt, in der Hauptsache wie bei *Euplotes* statt, einige Abweichungen aber sind doch vorhanden. So wird die neue Cirre  $\frac{1}{I}$  ein beträchtliches Stück links von der alten  $\frac{1}{I}a$  hervorgeschoben, die schon zu resorbirt zu werden anfängt (Fig. J u. K), und aus der 2. Reihe rückt  $\frac{2}{II}$  ebenfalls links vom Platze der alten Cirre  $\frac{1}{I}a$ , aber diese ist, schon ehe  $\frac{2}{II}$  in gleiche Höhe mit ihr gekommen, eingezogen (Fig. K). Während die alte Cirre  $\frac{1}{I}a$  zurückgebildet wird, beginnt auch der Resorptionsprocess von  $\frac{3}{III}a$ , und wenn die ersterwähnte ganz eingezogen ist, werden  $\frac{1}{I}$  und  $\frac{3}{III}$  nach rechts verschoben. Die letzte kommt also dicht bei  $\frac{3}{III}a$  zu sitzen, welche dann endlich ganz verschwindet. Schon bevor der Resorptionsprocess in diesen beiden Stirncirren angefangen hat, ist die alte Cirre  $\frac{2}{II}a$  zurückgebildet, wenn die entsprechende neue Cirre  $\frac{2}{II}$  dicht rechts von ihr hervorgeschoben ist (Fig. J). Die vorderste Cirre der 3. Reihe  $\frac{3}{III}$  rückt ungefähr in gleicher Höhe mit  $\frac{1}{I}$  und  $\frac{3}{III}$  hervor und bleibt unter, aber ein wenig links von  $\frac{3}{III}a$  stehen, welche etwas später als die andern Stirncirren resorbirt wird (Fig. K).  $\frac{2}{II}$  rückt aber bei *Stylonychia* etwas nach hinten und rechts und erhält ihren definitiven Platz ungefähr in der Mitte zwischen dem vordern Rande des Körpers und dem Peristomwinkel (Fig. K). Sämtliche Wimpern der 4. Reihe werden hier bei *Stylonychia* nach hinten, die vorderste aber auch etwas nach rechts hinaus geschoben (Fig. K). Diese letzte bleibt hinter und links von den beiden noch vorhandenen alten Cirren  $\frac{3}{VI}a$  und  $\frac{4}{VII}a$  unmittelbar rechts von  $\frac{2}{III}$  sitzen (Fig. K).  $\frac{2}{IV}$  rückt dagegen nach links und hinten und nimmt hinter dem Peristomwinkel ungefähr in der Mitte

des Körpers ihren Platz ein (Fig. K u. L). Wenn also die 4. Reihe im Ganzen genommen nach hinten geschoben wird, so ist dies in höherm Maasse der Fall mit der 5. Die sämtlichen Cirren dieser Reihe rücken nämlich nach hinten, so dass  $\frac{4}{V}$  in gleicher Höhe mit  $\frac{2}{IV}$ ,  $\frac{3}{V}$  ein wenig



Fig. L. *Stylonychia mytilus*, ein entwickeltes Individuum. LEITZ, Obj. 5, Oc. 2.

hinter diese beiden Cirren und  $\frac{2}{V}$  etwas vor die Aftercirre ( $\frac{1}{V}$ ) derselben Reihe zu sitzen kommen (Fig. K u. L). Die beiden vordern Wimpern der 6. Reihe werden zuerst etwas nach rechts hinaus und ferner nach vorn verschoben, so dass sie dicht rechts von den beiden entsprechenden alten Cirren  $\frac{3}{VI}a$  und  $\frac{4}{VI}a$  passiren (Fig. K).

Sobald die vorderste der beiden neuen in gleiche Höhe mit der hintersten der beiden alten gekommen ist, wird diese resorbirt und dann ebenfalls die vordere. Die Cirre  $\frac{2}{VI}$  folgt hier, wie bei *Euplotes*, der Aftercirre nach hinten und bleibt etwas vor derselben stehen (Fig. K u. L). Die hintersten Cirren jeder Reihe II—VI rücken hier, wie bei den übrigen Hypotrichen,

nach hinten und wachsen, wie oft erwähnt, zu Aftercirren aus. Im Zusammenhang mit der weitem Verschiebung der 5. Reihe nach hinten rückt auch die Aftercirre dieser Reihe  $\frac{1}{V}$  hinter die übrigen (Fig. K u. L). Während dieser Rückwärtsbewegung der Aftercirren stösst  $\frac{1}{II}$  an die alte Cirre  $\frac{2}{III}a$  (Fig. H), welche dann resorbirt wird (Fig. J).

Gleichzeitig mit diesen hier erwähnten Verschiebungen der neuen Cirren des vordern Sprösslings finden ähnliche Vorgänge auf dem hintern statt. Bei dem Nachhintenrücken der neuen Aftercirren stossen sie an die noch vorhandenen alten Bauchcirren, von denen zuerst die Cirre  $\frac{3}{V}a$  (Fig. J), dann  $\frac{2}{IV}a$  und zuletzt  $\frac{2}{V}a$  und  $\frac{2}{VI}a$  resorbirt werden. Die alten Aftercirren indessen werden bei *Stylonychia* nicht

wie bei *Euplotes* in gleicher Weise, wie die neuen anrücken, eingezogen, sondern erst im Zusammenhang mit der Zurückbildung des hintern Körperendes, ein Vorgang, den ich unten näher beschreiben werde.

Wenn die beiden Sprösslinge bei *Stylonychia* sich von einander trennen, sind also auf dem vordern sämtliche Bauchcirren und oft auch alle Stirncirren ganz verschwunden, gewöhnlich ist jedoch von diesen letzten nur die Cirre  $\frac{1}{I}$  ganz zurückgebildet, während die 2 übrigen mehr oder weniger reducirt noch vorhanden sind. Wie man bei *Euplotes* am Anfang des Auseinanderrückens der Cirren beobachten konnte, wie die spaltförmigen Oeffnungen sich erweiterten und verlängerten, so kann man hier auch bei *Stylonychia* sehen, wie die linearen Spalten, durch welche die neuen Wimpern hervorwachsen, in demselben Maasse, wie die Cirren aus einander rücken, sich verlängern (Fig. H—K). Sie behalten jedoch immer ihre lineare Form, bis sie endlich verschwinden. Wahrscheinlich dürfte dieses Verschwinden ihrerseits mit einer Neubildung der Pellicula im Zusammenhang stehen.

Die Anlage, die ursprüngliche Stellung und die Verschiebung der neuen ventralen Cirren bei andern hypotrichen Infusorien hier näher zu beschreiben, scheint mir nicht nöthig. In einer frühern Abhandlung „Zur Kenntniss der vergleichenden Morphologie bei den hypotrichen Infusorien“ habe ich diese Verhältnisse bei einigen Gattungen schon erwähnt und dort auch hervorgehoben, in welcher Hinsicht die Versuche der frühern Autoren, von den während der Theilung neu gebildeten Wimpern die alten Cirren des entwickelten Thiers herzuleiten, als fehlerhaft anzusehen sind. Hier möchte ich nur hinsichtlich der Gattung *Uronychia*, bei welcher die neuen Wimpern, wie schon gesagt, auf einem dreieckigen Felde angelegt werden, erwähnen, dass dieses Feld wie die spaltenähnlichen Oeffnungen bei *Euplotes* sich in demselben Maasse, wie die neuen Cirren aus einander geschoben werden, erweitert und in die Länge wächst, so dass es in einem Stadium, wo eine schwache Einschnürung die Theilungsebene markirt, sich über den grössten Theil der rechten Körperseite des mütterlichen Thiers erstreckt (Fig. F, S. 12). Zuletzt verschwinden indessen die Grenzen dieses Feldes, und eine feste Pellicula bekleidet jetzt den ursprünglich weichen Boden desselben. Also findet hier bei *Uronychia* während der Verschiebung der Cirren auch wie bei *Euplotes* eine Neubildung grösserer Theile der alten ventralen Pellicula statt. Und

wahrscheinlich dürfte dieselbe hier nicht auf das Anlagefeld beschränkt bleiben, sondern sich auch, wenn die Grenzen desselben verschwunden sind, über den ganzen übrigen Körper fortsetzen.

Im Vorhergehenden habe ich die Zurückbildung der alten Cirren erörtert, ohne den eigentlichen Vorgang dieses Processes näher zu erwähnen. Jetzt werde ich indessen auf diese Frage näher eingehen. Dass die alten Cirren verschwinden, nachdem die neuen sich entwickelt haben, ist von mehreren frühern Autoren beobachtet, aber in Bezug auf die Art und Weise, wie dies stattfindet, liegen von verschiedenen Autoren etwas abweichende Angaben vor. Niemand hat indessen diese Frage näher erörtert. STEIN<sup>1)</sup> hat sich hierüber ziemlich unbestimmt geäußert. Bezüglich der Gattungen *Stylonychia*, *Euplotes* und andern sagt er: „. . . ein ganz neues locomotives Wimpersystem wird angelegt und das vorhandene unterdrückt . . . . die drei vordern Bauchwimpern des Mutterthiers werden zum Schwinden gebracht“, ferner an einer andern Stelle: „die drei überzähligen Stirnwimpern . . . gehen nach und nach ein.“ Ueber das Verschwinden der Wimpern bei andern Infusorien sagt derselbe Verf.<sup>2)</sup> dagegen mit Bestimmtheit, dass *Vorticella microstoma* nach freiem Umherschwimmen sich wieder festsetzt und den hintern Wimperkranz abwirft, und dass bei dem Encystiren der *Epiclintes plicatilis* der Wimperkranz zusammenschrumpft und sich auflöst. ENGELMANN<sup>3)</sup> erwähnt bezüglich der conjugirenden Individuen von *Euplotes charon*, dass die alten Bauchwimpern nach und nach zu Grunde gingen. In seiner Abhandlung über die Morphologie der Oxytrichinen hebt STERKI<sup>4)</sup> hervor, dass die alten Wimpern wahrscheinlich durch Resorption an Zahl abnehmen. In seiner grossen Arbeit über die Conjugation bei den ciliaten Infusorien hat MAUPAS<sup>5)</sup> erwähnt, dass während der Verschiebung der neu gebildeten Cirren nach ihren definitiven Plätzen die alten resorbirt werden. In einer frühern Abhandlung<sup>6)</sup> habe ich gezeigt, dass bei der Conjugation der Vorticellinen sowohl der hintere Wimperkranz der Mikrogonidie als die zonalen Membranellen wahrscheinlich resorbirt werden. In jüngster

1) l. c. p. 92, 152, 153 u. s. w.

2) Die Infusionsthierie auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht, Leipzig 1854, p. 28 u. 98.

3) Zur Naturgeschichte der Infusionsthierie, in: Z. wiss. Zool., V. 11, 1862, p. 352.

4) l. c.

5) Arch. d. zoolog. expér. et génér. (sér. 2) V 1, 1883.

6) in: Biol. Ctrbl., 1899.

Zeit hat SCHUBERG<sup>1)</sup> indessen in seiner Untersuchung über den Theilungsvorgang bei *Euplotes patella* die Auffassung, dass die alten Cirren abgeworfen werden, als wahrscheinlicher hingestellt.

In der obigen Darstellung der Entwicklung des Wimperkleides bei den beiden durch die Quertheilung entstehenden Sprösslingen habe ich schon wiederholt hervorgehoben, dass das Wimperkleid des Mutterthiers durch Resorption verschwindet. Sehr oft bin ich nämlich in der Lage gewesen, diesen Vorgang an verschiedenen Cirren bei mehreren Gattungen zu verfolgen. Besonders die grossen, kräftigen Cirren bei *Eupl. harpa* sind geeignet, den Resorptionsprocess zu studiren. Hier findet man bei Anwendung einer stärkern Vergrösserung, dass, wenn z. B. die grossen Stirncirren resorbirt werden, zuerst in der Pellicula unmittelbar rings um ihre Basis ein hellerer Ring gebildet wird. Ohne Zweifel wird hier die dicke Pellicula wie bei der Anlage der Wimpern resorbirt, und durch die auf diese Weise gebildete Oeffnung wird die Cirre eingezogen. Während also ihr unterer Theil in dem Körperplasma verschwindet und aufgelöst wird, ist sie mit ihrem obern Theil noch immer in Bewegung. Zuletzt aber, wenn der Process so weit fortgeschritten ist, dass nur eine kleine Partie der Cirre hervortritt, hört die Bewegung auf, und die Cirre präsentirt sich jetzt als starke, aber dicke Borste. Im Anfang und während dieses Resorptionsprocesses habe ich oft beobachtet, dass in den Cirren ziemlich deutlich eine fibrilläre Structur hervortritt und dass sie sehr leicht in ihre cilienähnliche Constituenten aufgelöst wurden. Es scheint mir darum wahrscheinlich, dass der Resorptionsprocess, welcher zwar in der Basis stattfindet, dessen Wirkungen sich jedoch in die übrigen Theile der Cirre hinauf erstrecken, indem sie ein wenig aufgelockert werden, wodurch ihre fibrilläre Structur deutlicher zum Vorschein kommt. Die Zeitdauer der Resorption der einzelnen Wimpern ist natürlich sehr verschieden und hängt von der Grösse der Cirre und auch von den äussern Bedingungen, wie der Beschaffenheit des Wassers, ab. Eine grosse Aftercirre wird in 6—8 Minuten, die Stirncirren in 4—5 resorbirt, während die kleinen Randcirren bei *Eupl. harpa* schon nach 2—3 Minuten völlig resorbirt sind. Werden aber die Infusorien in feuchten Kammern ohne oder mit schlechtem Wasserwechsel gehalten, so findet, wie schon erwähnt, die Resorption der alten Wimpern viel langsamer statt oder kann sogar ganz ausbleiben. Bisweilen beobachtet man aber, dass anstatt der normalen Zurückbildung die alten Cirren solcher Thiere einer körnigen

1) l. c.

Degeneration anheimfallen, welche an ihrer Spitze anfängt und sich von dort aus, z. B. bei den Stirncirren von *Euplotes*, wo ich diesen Vorgang oft verfolgt habe, längs des vordern Randes weiter verbreitet. Die kleinen Körner werden abgestossen, während neue Theile immerfort körnig verändert werden, und zuletzt ist auf diese Weise die ganze Wimper verschwunden. Diese Degeneration und Auflösung einer Cirre vollzieht sich indessen ziemlich schnell. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Angaben STEIN's, dass der hintere Wimperkranz der schon erwähnten Vorticelliden abgeworfen oder aufgelöst wird, auf Beobachtung einiger ähnlichen abnormen Fälle beruhen. Es scheint mir nämlich kaum glaublich, dass diese Infusorienformen auf solche Weise die Körpersubstanz verschwenden, sondern ich muss annehmen, dass sie durch eine Resorption diejenige benutzen, welche in den überflüssigen Organen ist.

Aus der Darstellung der Zurückbildung des ursprünglichen Wimperkleids geht also hervor, dass die alten Cirren in einer bestimmten Ordnung resorbirt werden. So werden ja zunächst die Bauchcirren, dann die hintern und zuletzt die vordern Stirncirren gleichzeitig mit den Aftercirren eingezogen. Unter den Stirn- und Aftercirren schreitet die Resorption von links nach rechts fort. Bestimmend für die Resorptionsordnung der Cirren ist ihre Lage auf dem Körper. Die alten Cirren werden nämlich im Allgemeinen in demselben Maasse zurückgebildet, wie die entsprechenden neu entwickelten Wimpern vorrücken, oder wenn eine neue Cirre während ihrer Verschiebung nach ihrem definitiven Platz in die unmittelbare Nähe einer alten kommt, auch wenn sie mit derselben nicht homolog ist, wird diese doch resorbirt. Es liegt in Folge dessen nahe, anzunehmen, dass die unmittelbare Nähe der neu entwickelten Cirre den Anlass zur Resorption der alten giebt. Einige Abweichungen von dieser Regel sind jedoch vorhanden, weshalb man nicht ohne weiteres hierin die Ursache zur Resorption der alten Cirren erblicken kann. Bei *Euplotes harpa* z. B. werden die Aftercirren  $\frac{2}{II}$  und  $\frac{2}{III}$  dann resorbirt, wenn die entsprechenden neuen noch in beträchtlicher Entfernung von ihnen sind, und wie später gezeigt wird, werden die Randcirren bei *Stylonychia* eingezogen, ohne dass neue Cirren in ihrer unmittelbaren Nähe auftreten.

#### Das Anlegen und die Entwicklung der Randcirren.

Ueber den Anlagevorgang der Randcirren liegen verschiedene Angaben vor. Nach STEIN<sup>1)</sup> sollen sie bei *Stylonychia mytilus* an der

1) l. c. p. 152.

rechten Seite rechts von der alten Reihe als ein für die beiden Sprösslinge zusammenhängender Saum entstehen, welcher sich von dem aboralen Ende der alten Peristomzone nach dem Anfang des schwanzartig verlängerten Hinterendes erstreckt. An der linken Seite werden sie auf ähnliche Weise als ein undulirender Längsstreifen ausserhalb des neuen Peristoms angelegt. Dieser Saum reicht aber hier noch nicht bis zum Aussenrand des ursprünglichen Peristoms hinauf, sondern wächst von hinten nach vorn aus. STERKI<sup>1)</sup> stellt die Anlage dieser Wimpern bei *Stylonychia*, *Histrio* und bei einigen andern Arten abweichend dar. Die alte Wimperreihe der rechten Seite trennt sich in drei Partien, und in den dadurch entstandenen beiden Zwischenräumen werden fast als eine Fortsetzung der hervorliegenden alten Cirrengruppen 2 neue Reihen von schon früh relativ langen Randwimpern angelegt, welche nach hinten, aber über die mittlere und hintere Gruppe und zwar rechts, auf der äussern Seite derselben, hinaus gehen. Die Randwimperreihen der linken Seite entstehen aber auf eine etwas verschiedene Weise. Hier bildet sich nämlich in der alten Reihe nur eine Lücke, in welcher die neuen Randwimpern des hintern Sprösslings erscheinen. Beim vordern Sprössling dagegen wird die neue Reihe vor der alten, zwischen dieser und dem aboralen Ende des Peristoms angelegt. Nach diesem Autor sollen also die Randwimpern auf beiden Seiten als 2 für jeden Sprössling ursprünglich getrennte Reihen entstehen.

Hinsichtlich der Anlage der Randwimpern habe ich nur *Stylonychia mytilus*, *pustulata* und eine von mir beschriebene *Gastrostyla*-Art, welche ich *Gast. sterkii* benannt habe<sup>2)</sup>, näher untersucht. Bei *Stylonychia mytilus* bildet sich eine Lücke in der Mitte der alten rechten Wimperreihe, wo die Theilungsebene gelegen ist (Fig. H, S. 18), ferner allmählich, allerdings aber nicht immer, auch eine solche weiter nach vorn. Hierdurch theilt sich also die alte Randwimperreihe in drei Gruppen von Cirren, eine kleinere vordere, die nur 4 oder 5 Wimpern enthält, und zwei hintere, von welchen die hinterste die längste ist. Unmittelbar darauf werden die neuen Randwimpern, wie STERKI erwähnt, ursprünglich für die beiden Sprösslinge als getrennte Reihen angelegt (Fig. H, S. 18). Findet sich indessen in dem vordersten Theil der alten Wimperreihe eine Lücke, so entsteht in dieser die neue Reihe des vordern Sprösslings, ist aber keine solche vorhanden, so kommen diese Anlagen unmittelbar hinter dem distalen Ende der

1) l. c. p. 50, 51.

2) l. c.

peristomalen Zone gleich rechts von der alten Reihe zu sitzen (Fig. H, S. 18). Für den hintern Sprössling werden die neuen Randwimpern in der mittlern Lücke angelegt. Diese Reihe fängt aber ein wenig innerhalb der alten Randwimperreihe auf der Bauchseite an und erstreckt sich, schwach bogenförmig gekrümmt durch diese Lücke hinaus, wie die vorige rechts von den alten Wimpern ein wenig nach hinten (Fig. H, S. 18). Auf der linken Seite entsteht ebenfalls am häufigsten an der Theilungsebene in der alten Reihe eine Lücke (Fig. H), zuweilen aber wird sie viel später gebildet, wenn schon eine deutliche Einschnürung in der Mitte des ursprünglichen Individuums die Grenze

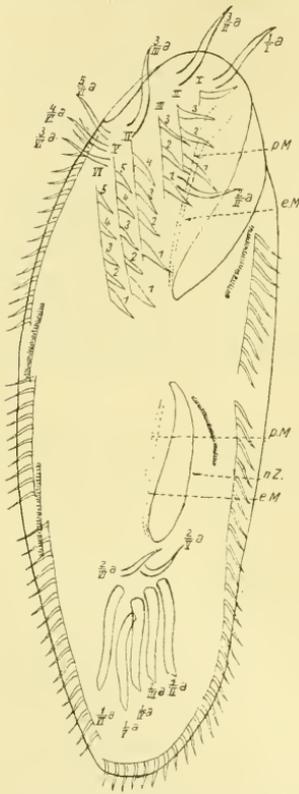


Fig. M. *Gastrostyla sterkii*, ein junges Theilungsstadium. Die neu angelegten Ventralwimpern des hintern Sprösslings sind nicht eingezeichnet. LEITZ, Obj. 7, Oc. 2.

zwischen den beiden Sprösslingen markirt und die neuen Bauchcirren angelegt sind. In diesem Falle ist die ganze Randwimperreihe dieser Seite etwas nach hinten und von dem Rande des ursprünglichen Peristoms nach aussen geschoben. Die neuen Randwimpern entstehen indessen auch hier für die beiden Sprösslinge als ganz getrennte Reihen für den vordern ziemlich weit nach vorn, unmittelbar an dem alten Peristomrand, und für den hintern ebenfalls ganz bei dem neu angelegten Peristom. Die neu gebildeten Reihen sind alle beide nach aussen schwach bogenförmig gekrümmt und liegen innerhalb der alten (Fig. H, S. 18).

Bei *Gastrostyla sterkii* findet die Anlage der rechten Randwimperreihe in einer von derjenigen bei *Stylonychia* abweichenden Weise statt. Zuerst entsteht hier eine Lücke in der alten Reihe etwas vor der Mitte des Körpers, und gleichzeitig hiermit trennt sich der hintere grössere Theil wieder in zwei Partien (Fig. M). In der vordern Lücke, also ziemlich weit hinter dem aboralen Ende des Peristoms, erscheinen die neuen Anlagen der Randwimperreihe des vordern und in der hintern dieselbe des hintern Sprösslings. Auf der linken Seite vollzieht sich die Anlage der Randwimpern auf dieselbe Weise wie bei *Stylonychia*,

es scheint aber, als ob hier eine Lücke in der alten Reihe in der Mitte des Körpers immer gebildet würde.

Diese Randwimpern werden wie die Stirn-, Bauch- und Aftercirren angelegt. Hierbei läuft auch ein Differenzirungsprocess im Ektoplasma und wohl auch eine Resorption der alten Pellicula ab. Man kann nämlich eine schmale hellere Linie gleich vor dem Hervortreten der Wimperanlagen an den betreffenden Stellen sehen. Diese Anlagen sind ursprünglich sehr klein, jedoch von einer sichtbaren Breite, also wie die vorher beschriebenen ventralen Wimpern membranellenähnlich, in so fern aber von ihnen verschieden, als sie, nach meinen Beobachtungen wenigstens, gleich bei ihrer Anlage quer gestellt sind. Sie sitzen ursprünglich sehr dicht; gerade deshalb war eben STEIN der Meinung, dass sie als ein undulirender Saum angelegt würden.

In der Fam. *Euplotina* sind die Randcirrenreihen sehr reducirt. So finden sich bei *Euplotes* nur 2 an jeder Seite weit nach hinten nahe dem aboralen Ende des Körpers (Fig. D *r.Re* und *l.Re*, S. 7). Diese werden aber weiter nach vorn auf dem Körper angelegt, als sie bei dem entwickelten Individuum ihre definitive Lage erhalten. Auf der linken Seite, unmittelbar nachdem die sämtlichen Wimperanlagen der 5 rechts von der 2. Hauptrippe gelegenen Ventralwimperreihen entstanden sind, ehe aber noch die 1. Stirncirre angelegt ist, werden 2 enge Spalten in der Pellicula gebildet, die eine unmittelbar links von dem Rande des alten Peristoms über dem hervorgeschobenen Theil des neu angelegten Peristoms und die zweite nahe links von dem Rande dieses letztern (Fig. E *l.Re*, S. 7). In jeder Spalte kommen jetzt 2 hinter einander sitzende Wimperanlagen zum Vorschein, die hintere etwas früher als die vordere (Fig. G, S. 14). Es sind die beiden linken Randcirren beider Sprösslinge. An der rechten Seite bilden sich auf dieselbe Weise, obschon weit später, wenn schon eine schwache Einschnürung die Theilungsebene markirt, für jeden Sprössling zwei Anlagen, für den vordern ein etwas vor der Theilungsebene und für den hintern vor der vordern rechten alten Randcirre (Fig. 3, Taf. 1). Auf jedem Sprössling liegen sie indessen dicht am Rande des Körpers.

Die Anlage der linken Randcirren bei *Euplotes* ist früher schon von SCHUBERG (*Eupl. patella*) beobachtet, und er erwähnt auch diese beiden spaltenförmigen Oeffnungen in der Pellicula als „zwei nach vorn zugespitzte, nach hinten abgerundete, anscheinend abgeschlossene Hohlräume, in welchen man die Anlagen der Wimpergebilde wahrnimmt“.

Er hat indessen nicht entscheiden können, ob diese Anlagen beide für den hintern oder beide für den vordern oder aber theils für den vordern, theils für den hintern Theilspössling bestimmt sind. Wie ich indessen später zeigen werde, enthält die vordere Spalte die Anlagen der beiden Randcirren des vordern und die hintere diejenigen des hintern Spösslings.

Bei den übrigen zu der Fam. *Euplotina* gehörigen Formen *Diophrys* und *Uronychia* werden die Randcirren ähnlich wie bei *Euplotes* angelegt. Bei der ersterwähnten Gattung treten auf einem an der rechten Körperseite gelegenen, etwas concaven Felde dicht vor der Theilungsebene 3 kräftige Randwimperanlagen für den vordern Spössling auf und für den hintern 3 ähnliche, unmittelbar vor den 3 alten und etwas innerhalb derselben, welche auf der rechten Seite nahe am aboralen Ende des Körpers gelegen sind. Die beiden linken Randcirren, welche schwächer sind, sitzen mehr entfernt von einander

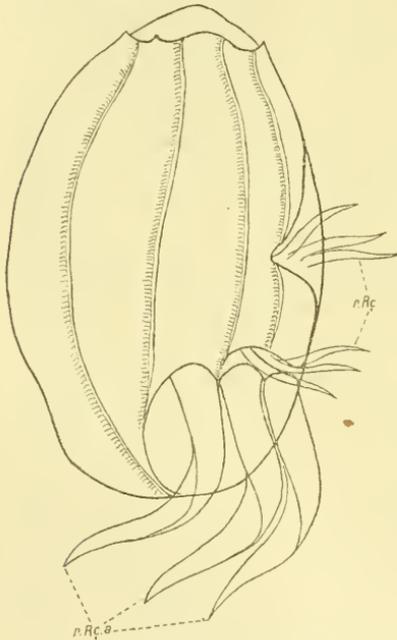


Fig. N. *Uronychia transfuga*, ein älteres Theilungsstadium, von der Rücken-seite gesehen. LEITZ, Wasserimmers., Oc. 2.

und etwas weiter auf die Bauchseite hinein. Wie bei *Euplotes* entstehen für den vordern Spössling unmittelbar ausserhalb der linken Kante des alten Peristoms dicht bei einander 2 Wimperanlagen und für den hintern ebenfalls 2 ähnliche links von dem neu angelegten Peristom.

Bei *Uronychia* finden sich ventral auf der rechten Seite, nahe der Körperkante, 2 schwächere und dorsal auf einem tief concaven Felde 3 mächtige, stark nach links knieförmig gebogene Randcirren. Diese kleinern entstehen auf der Bauchseite ein wenig vor den Anlagen der grossen Cirren, welche schon bei ihrem ersten Sichtbarwerden ein wenig dorsalwärts in einer Vertiefung gelegen sind (Fig. F r. Rc, S. 12, und Fig. N). Auf der linken

Seite, wo bei *Uronychia* 4 Randcirren in einem vertieften Felde sitzen (Fig. C l. Rc. a, S. 3), von welchen die beiden hintern sehr kräftig sind, entstehen die neuen Anlagen in einer ähnlichen Vertiefung, die für den vordern Spössling

dicht vor der Theilungsebene, für den hintern etwas vor den alten Randcirren und ein wenig ausserhalb derselben liegt (Fig. F l. *Re*, S. 12). Schon bei ihrem ersten Hervortreten sind sie hinsichtlich der Grösse sehr verschieden.

### Die Verschiebung der neuen und die Resorption der alten Randcirren.

Aus der hier gegebenen Darstellung der Neubildung der Randwimpern geht also hervor, dass auch diese Cirren bei den Hypotrichen auf bestimmten, von ihren definitiven Plätzen mehr oder weniger entfernten Stellen angelegt werden. Bei *Stylonychia* z. B. erstrecken sich, wie aus der Fig. H, S. 18, erhellt, die neuen Reihen mit ihren einander sehr nahe sitzenden Wimpern bei jedem Sprössling nur einen kleinen Theil des Körperrandes entlang. Dasselbe gilt auch von *Gastrostyla sterkii* (Fig. M, S. 26). Da ferner die neuen Reihen schon bei ihrer ersten Entstehung sämtliche Wimpern enthalten und nicht nach vorn oder hinten dadurch auswachsen, dass neue Wimperanlagen sich an den beiden Enden entwickeln, muss selbstverständlich eine ziemlich umfassende Verschiebung stattfinden. In demselben Maasse, wie die neuen Wimpern bei *Stylonychia* wachsen, rücken sie auch aus einander nach hinten, so dass die neuen Randwimperreihen der beiden Sprösslinge, wie frühere Autoren erwähnt haben, auf der rechten Seite ausserhalb, auf der linken aber innerhalb der alten Cirren zu sitzen kommen (Fig. J, S. 18). Während dieser Verschiebung fängt auch eine Resorption der alten Randcirren an. Dieser Process findet indessen nicht in allen Cirren der ganzen alten Reihe gleichzeitig statt, sondern in den auf dem vordern Sprössling vorhandenen Theilen der alten Randwimperreihen nur in dem hintern Ende. Sobald also eine Cirre hier resorbirt ist, rücken die vordern etwas nach hinten und aus einander, und eine neue Cirre, die jetzt die hinterste ist, wird resorbirt. Bei dem hintern Sprössling vollzieht sich die Resorption in dem vordern Ende der alten Wimperreihen, und auch hier rücken die Cirren aus einander und ein wenig nach vorn. Bei diesem Sprössling aber bleiben die hintersten Wimpern jeder Reihe, welche auf dem Schwanztheil des ursprünglichen Individuums sitzen, unberührt von diesem Resorptionsprocess, zurück und werden erst, wie später gezeigt wird, mit dem Schwanzsegment resorbirt.

Es leuchtet ein, dass die Abweichungen bezüglich des Anlegens der Randwimpern, welche zwischen *Gastrostyla* und *Stylonychia* vorhanden waren, auch einige Verschiedenheiten in der spätern Entwick-

lung der Reihen bei der ersterwähnten Gattung hervorrufen müssen. Die Wimpern der neuen rechten Reihe des vordern Sprösslings werden also hauptsächlich nach vorn geschoben, so dass die neue Randwimperreihe innerhalb der alten oder links von derselben zu liegen kommt, während auf dem hintern Sprössling die vordern Wimpern der neuen Reihe nach vorn innerhalb der mittelsten Partie der alten Reihe und die hintern Cirren dagegen nach hinten ausserhalb des hintern Theils der alten Reihe rücken (Fig. M, S. 26, und Fig. O). Somit kommt bei *Gastrostyla* im Gegensatz zu *Stylonychia* der grösste Theil der alten Reihe rechts von der neuen zu liegen, während bei dieser letztern Gattung, wie schon erwähnt, die ganze alte Reihe immer links von der neu gebildeten gelegen ist.

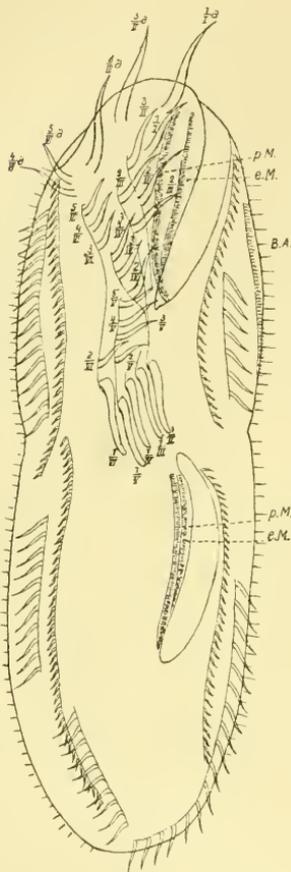


Fig. O. *Gastrostyla sterkii*, ein älteres Theilungsstadium. LEITZ, Obj. 7, Oc. 2.

Bei *Euplotes harpa* werden auf dem vordern Sprössling die neuen Randcirren der beiden Seiten nach hinten verschoben, in demselben Maasse, wie die Einschnürung zwischen den beiden Sprösslingen tiefer wird (Fig. G, S. 14, und Fig. 3, Taf. 1). Wenn sie auf jeder Seite nach derjenigen Stelle gekommen sind, wo die vorderste ihren Platz erhalten hat, bleibt letztere sitzen, die hintere rückt aber weiter rückwärts. Auf dem hintern Sprössling stossen sie indessen auf die alten Randcirren, welche, sobald die neuen an sie heran gekommen sind, resorbirt werden (Fig. 3, Taf. 1). Es wird somit zunächst die vorderste von den alten Randcirren auf jeder Seite, dann die hinterste zurückgebildet.

MAUPAS<sup>1)</sup> giebt von *Euplotes patella* an, dass bei der Neubildung des Wimperkleides, welche während der Conjugation und nach derselben stattfindet, die beiden rechten Randcirren zwar zurückgebildet werden, jedoch nicht von neuen, sondern von den beiden alten der

1) l. c. p. 352.

andern Seite ersetzt werden, welche nach ihrem Platz hinübrücken. Anstatt dieser beiden alten linken Randcirren werden 2 neue entwickelt und nach dem Platz der vorigen verschoben. Es scheint mir indessen sehr unwahrscheinlich, dass die rechten Randcirren bei der Conjugation auf diese Weise von den alten linken ersetzt werden, und die Ergebnisse meiner oben mitgetheilten Untersuchungen über die Cirrenbildung bei der Theilung lassen mich daran zweifeln, ob die Angabe dieses ausgezeichneten Beobachters richtig ist.

Bei *Diophrys* nimmt STEIN <sup>1)</sup> an, dass die rechten grossen Randcirren nicht erneuert werden, sondern auf den hintern Sprössling direct übergehen. Es scheint mir kaum nöthig, hervorzuheben, dass dies nicht der Fall ist. Wie schon erwähnt, sind hier wie für den vordern Theil sprössling neue Cirren auch angelegt, und wenn sie nach hinten rücken und dicht bei den alten angekommen sind, werden diese, die vordere zuerst, dann die beiden hintern, resorbirt.

Die 3 grössern hintern neuen Randcirren der rechten Seite bei *Uronychia* rücken in demselben Maasse, wie sie an Grösse zunehmen, auch mehr und mehr dorsalwärts und nach hinten. Gleichzeitig hiermit wird auch das concave Feld, in welchem sie bei dem vordern Sprössling sitzen, tiefer und weiter. Auf dem hintern Sprössling rücken sie nach hinten und bleiben vor den alten entsprechenden Cirren sitzen, welche, wenn die neuen ihre definitive Grösse beinahe erreicht haben, resorbirt werden (Fig. N, S. 28).

### Die Anlage und Entwicklung der Rand- und Rückenborsten.

Bei den hypotrichen Infusorien finden sich im Allgemeinen an der Körperseite und in Längsfurchen am Rücken Reihen von feinen, längern oder kürzern Borsten. Ueber die Anlage und die Entwicklung derselben bei der Theilung liegen keine Angaben in der Literatur vor. STERKI <sup>2)</sup> sagt davon: „Ob oder vielmehr in welcher Weise die Dorsalwimpern neu gebildet werden, darüber fehlen mir genaue Beobachtungen. Denn, dass mindestens ein Theil neu angelegt wird, ist a priori klar, da die Sprösslinge nachmals ebenso viele derartige Wimpern besitzen wie die alten Thiere.“ Schon in einer frühern Abhandlung habe ich erwähnt <sup>3)</sup>, dass diese Borsten bei *Stylonychia mytilus* neu gebildet

1) l. c. p. 131. 2) l. c. p. 53.

3) Studier öfver Ciliata Infusorier, III, in: Fysiogr. Sällskap. Handl. V. 8, p. 43.

werden. Hier werde ich indessen auf diese Frage etwas näher eingehen.

Etwas ausserhalb der neu gebildeten Randwimpern auf der rechten Seite, links von der alten Randborstenreihe entsteht eine neue Reihe von sehr nahe bei einander sitzenden feinen, aber sehr kurzen cilienähnlichen Gebilden, welche schon bei ihrem ersten Hervortreten in einer lebhaften schwingenden Bewegung sind. Diese cilienähnlichen Wimpern sind die Anlagen der neuen Randborsten. Bei *Gastrostyla sterkii* habe ich einen ähnlichen Neubildungsprocess auch auf der linken Seite beobachtet, dort aber scheinen sie rechts von den alten Borsten angelegt zu werden (Fig. O, S. 30). Das Anlegen der Rückenborsten habe ich am besten bei *Uronychia* verfolgt. Auf demjenigen Stadium, wo die sämtlichen Bauch- und Randcirren angelegt sind und sich etwas ausgebildet haben, findet man auf der Rückenseite, unmittelbar links von den deutlich markirten Längsrippen, bei welchen die alten Borsten gelegen sind, eine hellere Linie, und bald danach treten in dieser dicht bei einander kleine, cilienähnliche, sich lebhaft bewegende Wimpergebilde, die Anlagen der neuen Borsten, hervor (Fig. N, S. 28). Ob die Borstenreihen der beiden Sprösslinge wie die Randwimperreihen ursprünglich getrennt angelegt werden oder in einer zusammenhängenden Reihe, welche erst durch die Einschnürung zwischen den beiden Sprösslingen in zwei Hälften getheilt wird, habe ich nicht entscheiden können. Bei der Untersuchung von *Uronychia* schien es mir, als ob letzteres der Fall sei, und ich habe deshalb auch die Fig. N, S. 28, auf diese Weise gezeichnet. Das Verschwinden der alten Borsten habe ich nicht verfolgen können, aber es ist kaum zweifelhaft, dass sie auch resorbirt werden. Dass sämtliche Borsten modificirte Cilien sind, unterliegt somit gar keinem Zweifel, denn erst während ihrer spätern Entwicklung, wenn sie ihre definitive Länge beinahe erreicht haben und aus einander rücken, werden sie steif und starr.

Als stark entwickelte Rückenborsten sehe ich die Schwanzborsten bei *Stylonychia* an und werde daher in diesem Zusammenhang ihre Anlage näher behandeln. Schon früh, wenn noch keine stärker markirte Einschnürung zwischen den beiden Sprösslingen entstanden ist, treten auf der Rückenseite des vordern Sprösslings vor der Theilungsebene 3 kräftige, cilienähnliche Gebilde, eins bei der Mittellinie und eins an jeder Seite, hervor. Für den hintern Sprössling werden die Schwanzwimpern ebenfalls auf der Dorsalseite vor der Basis des Schwanzsegments angelegt. Die neu gebildeten Schwanz-

wimpern sind wie die jungen Rücken- und Randborsten in einer ziemlich lebhaften Bewegung. Letztere nimmt indessen in demselben Maasse, wie die Wimpern an Länge und Stärke wachsen, ab, und zuletzt werden sie, wie die alten Schwanzborsten, starr. Eine erwähnenswerthe Verschiebung der neu gebildeten Caudalborsten findet indessen nicht statt. Zwar waren die neuen Schwanzwimpern bei dem hintern Sprössling ein wenig vor den alten angelegt, dieser Platz bleibt jedoch ihr definitiver, weil der alte, keilförmige Schwanz mit allen seinen Wimpern während der letzten Periode der Quertheilung, und nachdem die Durchschnürung beendet ist, völlig resorbirt wird. Hierdurch erhalten diese neuen Wimpern ihren Platz am hintern Rande des Körpers.

Dass die neuen Schwanzwimpern dorsal sitzen, hat schon STEIN<sup>1)</sup> erwähnt, aber er hat, wie es scheint, ihre Anlage nicht beobachtet. Er sagt nämlich, dass sie „erst kurz vor dem Abschluss der Theilung in sehr kurzer Zeit aus der Rückseite jedes Theilungssprösslings hervorwachsen“. STERKI<sup>2)</sup> hebt hervor, dass die neu gebildeten Schwanzwimpern „immer stark rechts stehen, die vordern meist sogar auf der rechten Hälfte des Rückens“. Ich habe indessen wenigstens bei *Stylonychia mytilus* nicht finden können, dass dies der Fall ist.

### Die Neubildung des Peristoms.

#### Die Neuanlage des Peristoms bei dem hintern Sprössling.

Da bei den hypotrichen Infusorien die Theilungsebene in der Regel hinter dem Peristom des ursprünglichen Thiers liegt, so kommt dieses dem vordern Sprössling zu. Es muss somit für den hintern Sprössling ein neues Peristom gebildet werden. Die Bildung und Entwicklung des neu entstehenden Peristoms ist indessen schwer zu verfolgen. Auf die Entstehung dieses Organs habe ich viele Infusorienarten untersucht, aber nur bei *Euplotes harpa* diesen Vorgang genau verfolgen können. Deshalb kann ich eine ausführliche Darstellung dieses Processes nur bei der erwähnten Art geben, aber werde hoffentlich in meinen „Studien über die ciliaten Infusorien“ in nächster Zeit diese Frage wieder aufnehmen und vollständiger behandeln können.

Schon vor der Entstehung des neuen Wimperkleides und als die erste Veränderung im Aeussern des Thiers, welche eine eintretende

1) l. c. p. 153. 2) l. c. p. 52.

Theilung kennzeichnet, wird bei dem hintern Theil des alten Peristoms von der linken Kante der Peristomrinne, gerade wo diese sich nach innen krümmt, eine Falte gebildet, die sich schräg nach hinten und innen gegen die erste Hauptrippe erstreckt (Fig. 4, Taf. 1). Von dieser Falte und dem hintern Rande des Peristoms und der Hauptrippe wird also ein dreieckiges Feld begrenzt, welches etwas heller als das umgebende Plasma ist. Dasselbst bildet sich das neue Peristom. Vom äussern und vordern Theile dieses Feldes findet jetzt eine kleine Einstülpung statt, welche sich unter die oben erwähnte Falte erstreckt (Fig. 5, Taf. 1). Diese Einbuchtung ist die erste Anlage der peristomalen Höhle, wo sich, wie später gezeigt wird, die zonalen Membranellen bilden. Bald wird sie indessen tiefer und gleichzeitig damit auch ihre ventrale Wand dünner. Die Falte verschwindet, und die Peristomanlage erscheint jetzt als ein kleiner Anhang an der hintern Kante des alten Peristoms.

An der äussern Seite dieser peristomalen Einbuchtung differenzirt sich hiernach das Plasma und entsteht eine ziemlich breite, homogene Zone. Im innern Theil dieser Zone treten scheinbar eine Menge feiner Körnchen auf (Fig. 6, Taf. 1), welche bei näherer Untersuchung sich als kleine, feine, von oben gesehene Wimpergebilde erweisen. Diese stellen die Anlage der neuen zonalen Membranellen dar. Sie befinden sich schon in einer lebhaften Bewegung. Bezüglich der Bildungsweise der peristomalen Membranellen dürfte dasselbe wie für die schon erwähnten Cirren gelten. Da die Membranellen aus dem differenzirten, homogenen Plasma an der äussern Seite der peristomalen Einstülpung entstehen, sind sie also ohne Zweifel ektoplasmatischen und nicht, wie H. JOHNSON<sup>1)</sup> bezüglich derselben von *Stentor* angeht, entoplasmatischen Ursprungs.

Die adorale Zone ist also jetzt angelegt. Sie streckt sich in die Länge und krümmt sich in ihrem vordern Theil ein wenig nach innen, im hintern schwach nach aussen (Fig. 7, Taf. 1). Die Membranellen rücken aus einander und treten jetzt deutlicher hervor (Fig. 7, Taf. 1). Inzwischen hat sich natürlich die Peristomhöhle in gleicher Weise erweitert und ihre Mündung nach aussen vergrössert. Die Membranellenzone nimmt an Länge noch zu und kommt zuletzt mit ihrem vordern Theil unter das alte Peristom oder dorsalwärts von demselben zu liegen (Fig. 8, Taf. 1). Sie reicht somit weit nach vorn, sogar

---

1) A contribution to the morphology and biology of the Stentors, in: Journ. Morph., V. 8, p. 467—562.

über die Mitte des Peristoms (Fig. E, S. 7, und Fig. 9, Taf. 1). Die adorale Zone liegt aber nicht in ein und derselben Ebene. Der vordere Theil befindet sich tiefer, d. h. mehr dorsal, während der hintere näher an der ventralen Fläche liegt. An derjenigen Stelle, wo die Anlagen der beiden hintern linken Randcirren sich befinden, krümmt sich die adorale Zone stark einwärts, und daselbst ist ein steiler Absatz vorhanden, welcher die vordere und hintere Hälfte dieser Zone trennt. Nach hinten wird sie schmaler und biegt sich kreisförmig nach innen. Während die Zone auswächst, verengt sich das ausserhalb derselben gelegene homogene Plasma. Dasselbe erscheint nun als ein schmales Band (Fig. 8 u. 9, Taf. 1). Die Membranellen wachsen dagegen stark in die Länge und reichen weit aus der grossen Mündung der Peristomhöhle heraus (Fig. 9, Taf. 1).

In diesem Stadium entstehen noch andere Theile des Peristoms. An der rechten Wand des hintern Theils der Peristomhöhle bildet sich eine Längsfurche. Diese theilt die Wand in zwei Hälften, von denen die eine nahe der ventralen, die andere näher der dorsalen Fläche liegt. Jene ist die Anlage der rechten Peristomkante und der Unterlippe (*U* Fig. 9, Taf. 1), diese aber die des Peristomfeldes und des Peristombodens (*Pf* Fig. 9, Taf. 1). Kurz darauf treten im hintern Theil dieser Furche kleine Wimpern, die präoralen Cilien, auf. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen bildet sich am hintern Ende des Peristoms auch die Mundöffnung (Fig. 10, Taf. 1).

Sobald das neu entstandene Peristom diese Entwicklungsstufe erreicht hat, tritt eine Lageveränderung der adoralen Zone ein. Ihr vorderer Theil, welcher sich nach vorn unter das alte Peristom erstreckt, fängt an sich nach innen mehr und mehr zu krümmen und erscheint zuletzt stark halbkreisförmig gebogen (Fig. 10, Taf. 1). Die Zone ist jetzt also in ihrem vordern Theil quer gestellt und liegt, wie schon gesagt, unter oder dorsal von dem hintern Ende des alten Peristoms. Während dessen erweitert sich auch die Peristomhöhle nach vorn stark. Die rechte Wand der Peristomhöhle differenzirt sich weiter, und aus ihrem vordern Theil kommt die dünne Unterlippe jetzt zum Vorschein (*U* Fig. 10, Taf. 1). Die ventrale Wand der Höhle wird zum grössten Theil resorbirt. Der vordere und hintere Abschnitt der Decke ist zunächst noch erhalten. Bald darauf schwindet auch der vordere Theil, während der hintere selbst bei dem voll entwickelten Thier zurückbleibt. Er bildet die sog. äussere Peristomlamelle. In Folge dieser Resorption der ventralen Wand treten durch die grosse Öffnung des neu gebildeten Peristoms die Membranellen zum grössten

Theil frei hervor. Jetzt schnürt sich der Körper seitlich ein. Hierdurch wird die Grenze zwischen den beiden Sprösslingen markirt. Mit der Vertiefung der Einschnürung wird das neu gebildete Peristom nach hinten verschoben, so dass die Theilungsebene zuletzt unmittelbar vor den vordern, nach rechts gekrümmten Theil der adoralen Zone zu liegen kommt (Fig. 3, Taf. 1). Das neu entstandene Peristom ist somit vollkommen auf den hintern Sprössling verlegt worden. Die weitere Entwicklung des Peristoms bietet nichts Bemerkenswerthes dar. Während des Durchschnürungsprocesses liegt der vordere Theil der adoralen Zone noch unter der Ventrallippe versteckt (Fig. 3, Taf. 1). Dieser Theil dreht sich nun ein halbes Mal um seine Längsaxe, so dass der ursprüngliche hintere Rand ventral und der vordere dorsal zu liegen kommt. Die Lageveränderung der adoralen Zone und des ganzen Peristoms beruht indessen nicht allein auf einer Verschiebung der vordern zonalen Membranellen, sondern auch auf einem stärkern Wachstum der Körpermitte.

In diesem Zusammenhang will ich bezüglich des Verhaltens der Hauptrippen während des Durchschnürungsprocesses nur erwähnen, dass sie in ihren Theilen, welche in der Theilungsebene liegen, auch zurückgebildet werden. Diesen Resorptionsprocess kann man in der ersten Hauptrippe am deutlichsten verfolgen. Schon in dem Stadium, welches Fig. 4, Taf. 1 wiedergibt, ist am Rande dieser Rippe ein kleines, helleres, körnchenfreies und durchscheinendes Feld zu sehen. Der protoplasmatische Theil der Rippe zieht sich mehr und mehr zurück, das hellere Feld vergrössert sich gleichzeitig damit und greift tiefer ein (Fig. 5–10, Taf. 1). Zuletzt erstreckt es sich bis an die Basis der Rippen (Fig. 9 u. 10, Taf. 1). Dann verschwindet es allmählich von aussen nach innen in demselben Maasse, wie die Durchschnürung zwischen den beiden Sprösslingen vorschreitet.

Nach dieser Darlegung meiner Untersuchungsbefunde über die Entstehung des neuen Peristoms bei *Euplotes harpa* gehe ich zu einer kritischen Besprechung früherer Mittheilungen anderer Autoren über.

Schon STEIN<sup>1)</sup> berichtet von *Eupl. charon*, dass dicht hinter dem Peristom „eine schiefe, dem Aussenrand des Peristoms fast parallele, tiefe Spalte zu beobachten ist, welche die erste Anlage des neu zu bildenden Peristoms darstellt“. Nach seiner Figur zu urtheilen, welche ein etwas späteres Theilungsstadium wiedergibt, scheint es, als ob er die erste Anlage, die Einstülpung der Peristomböhle, nicht

1) l. c. p. 138, tab. 4, fig. 17.

gesehen hat, sondern sein erstes Stadium scheint die schon entwickelte adorale Zone zu sein. Er hat jedoch nicht die kleinen Membranellen beobachtet. Auch von *Eupl. patella* erwähnt STEIN eine „Längsspalte neben dem Anfange zu dem neuen adoralen Wimperbogen“.

K. MÖBIUS<sup>1)</sup> hat ebenfalls die Zweitheilung bei *Eupl. harpa* beobachtet und beschreibt dabei auch die Entwicklung des Peristoms, aber in einer sehr unvollständigen und fehlerhaften Weise. Nach diesem Autor soll nämlich für den hintern Sprössling die adorale Zone innerhalb des alten Peristoms oder rechts von demselben angelegt werden (tab. 4, fig. 23). Die am Anfang sehr kleine Anlage wächst in die Länge und bildet „eine sigmaförmige Reihe“. Indem die Einschnürung zwischen den beiden Sprösslingen tiefer geht, wird die neue Zone nach hinten verschoben. Es ist indessen einleuchtend, dass MÖBIUS die präoralen Cilien in dem alten Peristom mit der Anlage der neuen peristomalen Zone verwechselt hat. Dies geht deutlich aus seinen Abbildungen und ferner daraus hervor, dass er hervorhebt, STEIN habe den Anfang des Mundwimperbogens des Hintersprösslings abgebildet (tab. 4, fig. 12), ohne dessen Bedeutung für die Fortpflanzung zu kennen. Diese von STEIN erwähnten und abgebildeten Wimpern im Peristom sind jedoch wirkliche präorale Cilien und haben gar nichts mit der neuen adoralen Zone gemein.

Bei conjugirenden Individuen von *Eupl. patella* hat MAUPAS<sup>2)</sup> die Neuanlage des Peristoms beschrieben, welche, wenigstens in einem wichtigen Punkte, von dem hier oben dargestellten Vorgang bei der Theilung abzuweichen scheint. MAUPAS hat beobachtet, dass die neue adorale Zone auch bei den Conjuganten auf dem Boden einer Peristomhöhle entsteht. Diese Höhle, welche unter der Pellicula gebildet wird, communicirt nach aussen nur durch eine lange, enge Oeffnung. Wenn die beiden Conjuganten sich von einander getrennt haben, beginnt die Resorption des Daches dieser Höhle, und die Membranellen treten frei hervor. Die zuerst angelegte Zone wird vorwärts geschoben und ersetzt den frontalen Theil der alten Peristomzone, welche zurückgebildet wird. Darauf wird eine kleine, neue, von dieser erst erwähnten Anlage getrennte Membranellenzone angelegt, welche nach ihrer Entwicklung vorrückt, sich mit dem neuen frontalen Theil verbindet und den oralen Theil der neuen peristomalen Zone bildet. Bei

1) l. c. p. 83.

2) l. c. — Sur la conjugaison des Infus. ciliés, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 102, 1886, p. 1571. — Sur la conjugaison des Paramécies, ibid. V. 103, 1886, p. 484.

dem hintern Ende dieser letzten Zonenanlage ist auch die Mundöffnung gebildet. Bei der Neubildung des Peristoms der Conjuganten entsteht also die orale Zone in zwei getrennten Anlagen und zu verschiedener Zeit.

SCHUBERG hat in einer kleinen Abhandlung kürzlich die Neubildung des Peristoms bei *Eupl. patella* behandelt. Er hat indessen weder frühere Theilungsstadien untersucht, noch den Theilungsvorgang bis ans Ende verfolgt. Auf dem jüngsten von ihm beobachteten Stadium (fig. 1) ist die neue Peristomzone bereits angelegt und erstreckt sich mit ihrem vordersten Theil ein wenig dorsalwärts von dem alten Peristom. Dieses Stadium steht also wahrscheinlich zwischen den hier in Fig. 8 und 9, Taf. 1, abgebildeten. Das andere, ältere von seinen Stadien ist ebenfalls etwas jünger als dieses hier in Fig. 9, Taf. 1, wiedergegebene, denn die linken Randcirren sind noch nicht hervorgetreten, obgleich ihre beiden Anlagestellen schon sichtbar sind. SCHUBERG ist also, wie erwähnt, nicht in der Lage gewesen, die erste Anlage des Peristoms oder die spätere Entwicklung desselben zu beobachten. Es dürfte indessen keinem Zweifel unterliegen, dass die *Euplotes*-Arten bezüglich dieser Verhältnisse mit einander übereinstimmen. SCHUBERG verlegt aber bei *Eupl. patella* die Mündung der Peristomhöhle weiter nach hinten, als sie nach meinen Beobachtungen bei *Eupl. harpa* liegt. Zwar ist es möglich, dass zwischen diesen Arten eine Verschiedenheit in dieser Hinsicht vorliegt, doch kann ich die Vermuthung nicht unterdrücken, dass vielleicht dieser Verf. den hintern Rand der protoplasmatischen Partie, welche unmittelbar hinter dem alten Peristom liegt und die Anlage der Unterlippe des neuen Peristoms bildet, als die vordere Grenze der Mündung dieser Peristomhöhle gedeutet hat. Eine ähnliche Verwechslung, welche ich selbst Anfangs begangen habe, liegt sehr nahe. Dem sei, wie ihm wolle, SCHUBERG hat deutlich die innere Peristomhöhle und die darin gelegenen Membranellen beobachtet.

Was dagegen die Meinung dieses Autors über den Theilungsvorgang bei *Euplotes* (dass die Theilungsebene des mütterlichen Thiers von vorn dorsal nach hinten ventral durchschneiden muss, um überhaupt die eingesenkte neue Zone in ihrer ganzen Ausdehnung frei zu legen) anbelangt, so ist zu erwähnen, dass er die spätern Lageveränderungen und Verschiebungen des neuen Peristoms nicht beobachtet hat, welche vor der definitiven Durchschnürung zwischen den beiden Theilungssprosslingen stattfinden. Dass die Quertheilung bei den höhern Infusorien mit ausgedehnten Wachsthumsvorgängen und complicirten

Verschiebungen gewisser Bildungen verbunden ist, zeigen viele That-  
sachen. Schon in zwei frühern Abhandlungen habe ich<sup>1)</sup> auf die  
durchgreifende Lageveränderung der Peristomzone während der Thei-  
lung bei *Licnophora* und *Urceolaria* hingewiesen. Aber ich bezweifle  
sehr, dass der Durchschnürungsvorgang selbst, wie SCHUBERG hervor-  
hebt, so besonders complicirt sei. Denn dieser Process fängt im All-  
gemeinen wohl kaum früher an, oder wird wenigstens nicht eher  
durchgeführt, als bis die Verschiebungen und Wachsthumsvorgänge  
beendet sind. In allen denjenigen Fällen, wo es mir möglich ge-  
wesen ist, den Theilungsvorgang näher zu verfolgen, vollzog sich die  
Durchschnürung in einer beinahe geraden Ebene. SCHUBERG aber  
hebt hervor, dass man wahrscheinlich von einer Theilungsebene über-  
haupt nicht sprechen könne. Es ist richtig, wie dieser Verf. erwähnt,  
dass die vordersten Cirren des hintern Theilsprösslings in der Höhe  
des alten Peristoms gelegen sind und dass, wenn die Theilung sich  
in demjenigen Stadium, welches die fig. 2 SCHUBERG's wiedergiebt, in  
einer zur Längsaxe des Thiers rechtwinklig gelegenen Querebene voll-  
zöge, diese Cirren nicht dem hintern Sprössling zukommen könnten.  
Die definitive Durchschnürung findet jedoch, wie oben gezeigt ist,  
nicht eher statt, als bis die Cirren und das ganze neu gebildete  
Peristom hinter die Mitte des mütterlichen Thiers gerückt sind.

Wie erwähnt, erscheint die Peristomanlage als ein kleiner An-  
hang des alten Peristoms (Fig. 6, Taf. 1). Die Annahme liegt nahe,  
dass diese kleine Anlage als eine Ausbuchtung aus dem hintern Rande  
des alten Peristoms entstanden ist, ganz besonders wenn man die von  
R. HERTWIG<sup>2)</sup> nach Beobachtungen bei *Paramaecium aurelia* aufge-  
stellte These berücksichtigt, dass die neue Mundöffnung bei der Quer-  
theilung der Infusorien durch eine Ausbuchtung von der alten gebildet  
würde. Ferner hat er<sup>3)</sup> bei *Spirochona gemmipara* beobachtet, dass  
bei der Knospung das ganze Peristom des Tochterthiers aus einer  
Ausstülpung von demjenigen des Mutterthiers entsteht. Dass diese  
Auffassung HERTWIG's bezüglich des Bildungsvorgangs der Mund-  
öffnung indessen nicht allgemein gültig sein kann, haben schon SCHU-

1) Studier öfver ciliata Infusorier I und III, in: Lunds Universitets  
Årsskrift, V. 30, 1894, N. F. V. 8, 1897.

2) Ueber die Conjugation der Infusorien, in: Abh. bayer. Akad.  
Wiss., 2. Cl., V. 17, Abth. 1, 1889, p. 206.

3) in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 2, 1877, p. 296.

BERG<sup>1)</sup> und BALBIANI<sup>2)</sup> hervorgehoben, und was *Spirochona* betrifft, so habe ich<sup>3)</sup> in einer frühern Abhandlung gezeigt, dass bei einer der erwähnten Form so nahe stehenden Gattung wie *Heliochona* kein Theil des Peristoms des mütterlichen Thiers auf den Sprössling übergeht. Was *Euplotes* betrifft, so ist es natürlich sehr schwierig, zu entscheiden, wovon die peristomale Einbuchtung ursprünglich herkommt. Sie ist nämlich zuerst sehr klein und ihre Grenzen schwer zu verfolgen. Doch scheint es mir, als ob sie auf dem hintern Theil des vorher erwähnten dreieckigen Feldes zuerst zum Vorschein komme (Fig. 5, Taf. 1). Die dieselbe begrenzenden Seitenfalten scheinen nicht ursprünglich mit dem Rande des alten Peristoms im Zusammenhang zu stehen, sondern sie erstrecken sich erst später dahin, wenn sie mehr hervorgetreten sind. Wie schon SCHUBERG erwähnt hat, stützt die Anlage des Peristoms bei *Euplotes* die Ansicht HERTWIG's nicht. Die Mundöffnung des hintern Sprösslings wird nämlich erst in einem ziemlich späten Stadium gebildet, wenn die Zone zum grössten Theil ihre Entwicklung erreicht hat. Sie wird also in einer beträchtlichen Entfernung von der alten angelegt.

Ausser bei der erwähnten Gattung hat man noch bei einigen andern Infusorienarten gefunden, dass das Peristom bei seiner Neubildung in einer innern Höhle gelegen ist. So erwähnt SCHUBERG<sup>4)</sup> bei den *Ophryoscolecidae*, dass die peristomale Zone im Innern des Körpers angelegt wird, hier besitzt aber die Peristomböhle keine Communication nach aussen. BÜTSCHLI und R. HERTWIG heben indessen hervor, dass es sich wahrscheinlich nur um eine frühzeitige Einsenkung, nicht aber um eine wirkliche innere Anlage der Peristomböhle handeln dürfte, eine Annahme, welche übrigens auch SCHUBERG<sup>5)</sup> als nahe liegend erachtet, aber er hält doch die Richtigkeit seiner Beobachtung in einer später erschienenen Abhandlung fest, und dies wird auch von R. EBERLEIN<sup>6)</sup> bestätigt. Dieser Autor giebt auch eine ausführlichere Darstellung der Entstehung der peristomalen Höhle. Das reticuläre

1) Zur Kenntniss des *Stentor coeruleus*, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat., 1890, p. 227.

2) Étude sur le *Loxode*, in: Ann. Micrograph. V. 2, 1890, p. 430.

3) Studier öfver ciliata Infusorier, II, in: Lunds Univ. Årskrift, V. 6, 1895.

4) Die Protozoen des Wiederkäuermagens, I, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat.

5) in: SB. physik.-med. Ges. Würzburg, Jg. 1891, No. 8, p. 134—135.

6) Ueber die im Wiederkäuermagen vorkommenden ciliaten Infusorien, Dissert., Berlin 1894.

Stroma des Ektoplasmas gruppirt sich zu einer Alveolarschicht und scheidet gegen das Innere des Canals eine homogene, membranähnliche Schicht ab, welche sich gegen Farbstoffe ähnlich wie die Cuticula verhält. Man kann also, wie mir scheint, kaum daran zweifeln, dass die Peristomhöhle bei diesen Arten unter der alten Pellicula im Ektoplasma angelegt wird. Um dieselbe wird eine neue Pellicula gebildet, ein zwar sonderbares Verhältniss, das aber dadurch bedingt sein dürfte, dass bei diesen Gattungen der Körper mit einer sehr festen und kieselsäurereichen Pellicula bekleidet ist. In Folge ihrer Festigkeit und Sprödigkeit kann dieselbe wahrscheinlich nicht eingebuchtet werden, sondern sie muss allmählich resorbirt werden. Um diesen Process bei den *Ophryoscolecidae* recht verstehen zu können, wäre es sehr wichtig, näher zu erfahren, wie sich die Pellicula des übrigen Körpers während der Theilung verhält.

Bezüglich der Anlage des Peristoms sind also diese Gattungen von den *Euplotes*-Arten verschieden, bei welchen der peristomale Hohlraum nicht innerlich im Körperplasma, sondern durch eine Einstülpung von der Aussenfläche des Körpers entsteht und somit von Anfang an eine Communication nach aussen darbietet. Bei einigen andern Infusorien, *Heliochona scheuteni* ST. und *sessilis* PLATE, habe ich in einer frühern Abhandlung<sup>1)</sup> gezeigt, dass das Peristom des Tochterthiers gleich wie hier bei *Eupl. harpa* durch eine Einbuchtung von aussen ursprünglich angelegt wird und dass die peristomalen Cilien hier auch in einer Peristomhöhle entstehen.

Im Zusammenhang mit dieser Darstellung der Anlage und Entwicklung des neuen Peristoms bei *Euplotes* kann ich nicht umhin, in Kürze ein eigenthümliches Verhältniss der Entwicklung des Peristoms bei *Uronychia transfuga* zu erwähnen. In einer bald erscheinenden Abhandlung<sup>2)</sup> habe ich die Organisation dieser Art näher erörtert, weshalb ich hier auf das, was da gesagt ist, verweisen kann. Einige Hauptzüge im Bau des Peristoms möchte ich jedoch kurz hier hervorheben. Am grössten Theil der linken Seite ist die Peristomrinne zurückgebildet, und da finden sich auch keine peristomalen Membranellen. Die adorale Zone ist also nur in ihrem vordern, frontalen und hintern, oralen Theile entwickelt. Andere Bildungen, die prä- und endorale Membranen, haben dagegen eine sehr mächtige Entwicklung erreicht. Die endorale Membran sitzt ferner hier bei *Uronychia* weit

1) Studier öfver ciliata Infusorier, II, l. c.

2) Studier öfver ciliata Infusorier IV, in: Fysiograf. Sällskap. Handl.; Lunds Univ. Åskr., 1900.

nach links bis längs der linken membranellenfreien Peristomkante (Fig. C, S. 3).

Während des Theilungsprocesses bei *Uronychia* kann man die Entwicklung dieser interessanten Verhältnisse verfolgen. Auf dem neuen Peristom werden die adoralen Membranellen ursprünglich als eine zusammenhängende Reihe angelegt (Fig. C, S. 3). Während der spätern Entwicklung rücken die meisten nach vorn, die hintern Membranellen aber bleiben an dem oralen Ende des Peristoms zurück (Fig. F, S. 12). Schon vor dem Anfang dieser Verschiebung ist auf dem Peristomfeld die prä- und endorale Membran angelegt worden, und in demselben Maasse, wie der vordere Theil der peristomalen Zone vorwärts geschoben wird, rückt die endorale Membran links nach aussen gegen den Zwischenraum zwischen dem vordern und hintern Theil der Zone. Die Lücke in der peristomalen Zone ist folglich nicht durch eine Zurückbildung der Membranellen entstanden.

#### Der Neubildungs- und Resorptionsprocess des alten Peristoms.

Dass das alte Peristom nicht ohne weiteres direct auf den vordern Sprössling übergeht, ist schon durch die Untersuchungen von STERKI<sup>1)</sup> bekannt. Die verschiedenen Theile des alten Peristoms sind nämlich mehr oder weniger einem Erneuerungsprocess unterworfen. Nach diesem Autor wird das Peristom im Verlauf der Theilung schmaler und flacher, ähnlich dem hintern, neu gebildeten. Neue präorale Wimpern und eine neue präorale, undulirende Membran sprossen hervor, während die alten resorbirt werden. „Dass die adoralen Wimpern nicht einfach tales quales stehen bleiben, ist vollkommen sicher. Nach allem — diese Untersuchungen sind sehr schwierig und mühsam — ist es aber wahrscheinlich, dass nicht zwischen oder neben den alten neue adorale Membranellen gebildet werden, vielmehr dass jede einzelne neu gebildet, gleichsam umgeprägt werde, ähnlich wie das ganze Peristom.“ Von diesen Verhältnissen erwähnt STEIN nichts, und BALBIANI hebt ausdrücklich hervor, dass die adorale Zone nicht erneuert wird.

Bevor ich zu einer nähern Darstellung meiner Untersuchungen über diesen Umbildungsprocess übergehe, scheint es mir nöthig, in Kürze einige Organisationsverhältnisse des Peristoms bei einigen Infusorien zu erwähnen, welche unten näher behandelt werden.

1) l. c. p. 52—53.

Bei *Stylonychia* hat schon STEIN eine nach vorn concave Bogenlinie, die vom vordern Ende des Peristominnenrandes quer nach links zum Aussenrand hinübergeht, abgebildet. STERKI hat diese als eine Grenzlinie „zwischen zwei auf verschiedenem Niveau gelegenen Partien des Bodens des Peristomausschnitts erwähnt, in dem Sinne, dass der vordere Theil desselben tiefer liegt als der hintere, vom Innen- und Aussenrand begrenzte“. Eine ähnliche Linie habe auch ich oftmals beobachtet (Fig. L, S. 20). Im Gegensatz aber zu dem letzt erwähnten Verf. scheint es mir, als ob der hinter dieser gelegene Theil des Peristomfeldes tiefer, concaver sei als der vor derselben liegende Theil des Stirnfeldes, welcher die Ventrallippe bildet. Diese Linie trennt also das eigentliche Peristomfeld von der Ventrallippe. Ein ähnlicher Absatz zwischen diesen Partien findet sich auch bei andern hypotrichen Infusorien, z. B. *Holosticha*, *Gastrostyla*, *Diophrys*, *Urorychia* u. a. Bei *Euplotes harpa* ist das Peristom in einer charakteristischen Weise ausgebildet, was frühern Autoren entgangen zu sein scheint. Das ziemlich weite und tief concave Peristomfeld endet hier nicht an der hintern Grenze der Ventrallippe, sondern erstreckt sich unter diese, das ist dorsalwärts von derselben nach vorn längs der innern Kante der adoralen Zone nach derjenigen Stelle, wo die 2. Stirncirre ( $\frac{3}{II}$ ) sitzt (Fig. 1, Taf. 1). Die Ventrallippe, welche in ihrem hintern Rande halbkreisförmig ausgerandet ist, tritt also bei dieser Form ganz frei nach vorn über den vordern Theil des Peristomfeldes und die Basis der frontalen peristomalen Membranellen hervor. Sie ist sehr dünn und durchleuchtend und besitzt keine Körnchen oder Granulationen, welche sich in dem übrigen Körperplasma finden (Fig. 1, Taf. 1). Nach hinten setzt sie sich unmittelbar in den sehr hohen rechten Peristomrand fort, welcher gleich hinter der Mitte stark auswärts gekrümmt ist. Derselbe erstreckt sich nach links über die erste Hauptrippe hinaus und bildet eine deutliche, sog. äussere Peristomlamelle. Bemerkenswerth ist es, dass STEIN<sup>1)</sup> sagt, bei dieser Form sei keine deutliche „Oberlippe“ (Ventrallippe) zu finden. Das Peristom entbehrt der Prä- und Endoralmembran, nur präorale Cilien sind vorhanden.

Bei einem mehr vorgeschrittenem Theilungsstadium, wo eine ziemlich tiefe Einschnürung die Grenze zwischen den beiden Theilsprösslingen markirt, zeigen sich auch in dem vordern alten Peristom einige Veränderungen, welche zu einer mehr oder weniger durchgreifenden Erneuerung desselben führen. Zuerst wird die Mundöffnung zurück-

1) l. c. p. 137.

gebildet (*Stylonychia*, *Gastrostyla* und *Euplotes* u. a.), so dass weder Nahrung noch Wasser während dieses Stadiums aufgenommen werden kann. Dass auch bei verschiedenen andern Infusorienarten eine ähnliche Atrophie des Mundes während der Theilung eintritt, zeigen mehrere in der Literatur vorliegende Angaben. So erwähnt STEIN<sup>1)</sup> von den Vorticelliden, dass das Vestibulum zurückgebildet wird, und auch bei *Climacostomum virens* hat er<sup>2)</sup> einen „Verschluss des Peristoms“ wahrgenommen. Eine ähnliche Zurückbildung der „Mundgrube“ beschreibt FABRE-DOMERGUE<sup>3)</sup> von *Philaster digitiformis*, und in einer frühern Abhandlung<sup>4)</sup> habe ich bei der Theilung der Urceolarinen gezeigt, dass Oesophagus, Pharynx und das ganze Vestibulum verschwinden.

Nachdem also die Mundöffnung zurückgebildet ist, wird der rechte Peristomrand mehr und mehr undeutlich, um zuletzt ganz zu verschwinden. Das Peristomfeld wird ferner mehr gewölbt, und in Folge dessen scheint, wie STERKI erwähnt, auch oft das ganze Peristom schmaler. Die Grenze zwischen der Ventrallippe und dem Peristomfeld verschwindet auch bei *Stylonychia* ganz. Die am Peristomboden und am rechte Rande sitzenden Wimpern und membranösen Bildungen werden resorbirt, gleichzeitig hiermit aber treten neue für die verschwundenen hervor. Bei *Stylonychia*, *Gastrostyla*, *Diophrys* u. a. werden also die präorale und endorale Membran und die präoralen Cilien neu gebildet. Bei *Uronychia transfuga*, bei welcher die präorale und endorale Membran, wie erwähnt, sehr stark entwickelt waren und die letztere längs der linken membranellenfreien Kante sitzt, wird das alte Peristom während des Neubildungsprocesses viel schmaler, als es sonst ist. Die neuen undulirenden Membranen werden nämlich weiter in der Mitte des Feldes angelegt, und dies gilt besonders für die endorale Membran, welche erst durch eine spätere Verschiebung ihre definitive Lage bekommt (Fig. F, S. 12).

Wie bereits gesagt, verschwand die Grenze zwischen der Ventrallippe und dem Peristomfeld. Dieses rührt ohne Zweifel daher, dass das ganze Peristomfeld substantiell erneuert wird. Dass dieser Erneuerungsprocess nicht ausschliesslich auf das Peristom und seine

1) Die Infusionsthierc auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht etc., 1854, p. 27.

2) Der Organismus der Infusionsthierc, Abth. 2, 1867, p. 213.

3) Matériaux pour servir à l'histoire des Infus. ciliés, in: Ann. Micrograph. Paris, V. 3, 1890.

4) l. c.

Bildungen beschränkt bleibt, sondern sich auch auf die Ventrallippe erstreckt, geht aus den Verhältnissen bei *Euplotes harpa* besonders deutlich hervor. In der dünnen und durchscheinenden Ventrallippe dieser Art kommen nämlich auf einem Stadium, wo die beiden Sprösslinge im Begriff sind sich von einander zu trennen, eine grosse Menge runder Körperchen oder Körnchen zum Vorschein, welche von dem innern protoplasmatischen Theil des Stirnfeldes sich radiär nach dem Rande der Ventrallippe hinaus verbreiten (Fig. 3, Taf. 1). Es ist einleuchtend, dass hier in dieser Lippe ein Neubildungsprocess stattfindet, welcher viel energischer als der gewöhnliche Stoffwechsel des Körpers ist und binnen kurzem zu einer völligen substantiellen Erneuerung der Ventrallippe führt, ohne ihre äussere Form zu ändern.

Bezüglich der zonalen Membranellen bei *Stylonychia*, *Gastrostyla*, *Euplotes*, *Diophrys* u. a. habe ich nicht ganz entscheiden können, ob oder wie sie erneuert werden. Dass bei diesen Infusorien indessen keine solche während der Theilung oder unmittelbar nach derselben neu angelegt werden, darf ich mit Bestimmtheit behaupten, aber ob auch in den Membranellen selbst ein ähnlicher Erneuerungsprocess wie der in der Ventrallippe bei *Euplotes* beschriebene stattfindet, ob also, wie STERKI angiebt, „jede einzelne neu gebildet, gleichsam umgeprägt werde“, ist schwer zu entscheiden. Doch habe ich niemals gefunden, dass diese Membranellen während der Reorganisationsperiode des Peristoms ein von ihrem gewöhnlichen Bau verschiedenes Aussehen gezeigt haben. Sie sind ebenso beweglich und durchleuchtend wie gewöhnlich. Indessen ist es doch nicht unmöglich, dass diese Membranellen durch einen innern Process erneuert werden, obschon es mir ebenso wenig wie STERKI gelungen ist, denselben zu verfolgen. Wenn man die Thatsache berücksichtigt, dass das ganze übrige Peristom erneuert wird, scheint es mir sogar wahrscheinlich, dass auch die zonalen Membranellen einem ähnlichen Process unterworfen sind.

Während also bei den meisten hypotrichen Infusorien die alten peristomalen Membranellen nicht neu angelegt werden, entstehen bei *Uronychia* in einem weiter fortgeschrittenen Theilungsstadium, in welchem die alte prä- und endorale Membran zurückgebildet und hierfür neue entwickelt sind, in einer Vertiefung links von der membranellenfreien linken Peristomkante eine Reihe neuer Membranellen (Fig. F, S. 12). Diese werden nach vorn verschoben und ersetzen die alten an der vordern Kante des Körpers sitzenden Membranellen, welche in demselben Maasse, wie die neuen vorrücken, zurückgebildet werden. Während des Vorrückens dieser neuen Membranellen wird,

wie bereits bei dem hintern Sprössling erwähnt, die neu gebildete, endorale Membran nach links hinaus geschoben. Ob auch die am oralen Ende der Peristomrinne sitzenden Membranellen von neuem ersetzt werden, habe ich nicht entscheiden können, jeden Falls werden solche nicht im Zusammenhang oder gleichzeitig mit den hier oben erwähnten neuen Membranellen gebildet. Vielleicht aber wird hier, wie MAUPAS bei conjugirenden *Euplotes* beobachtet hat, die peristomale Zone in zwei Portionen, einer vordern und einer hintern, zu verschiedenen Zeiten angelegt.

Dem sei, wie ihm wolle, mit Sicherheit wird aber ein Theil der alten Zone von neu gebildeten ersetzt. Dieses Verhalten bildet, wenn ich so sagen kann, eine Vorstufe zu dem, was uns bei *Holosticha rubra* begegnet. Bei dieser Art wird auch für den vordern Sprössling ein ganz neues Peristom unabhängig von dem alten neu gebildet, während dieses resorbiert wird. Gleichzeitig mit der Anlage des Peristoms für den hintern Sprössling wird also auch für den vordern ein solches unmittelbar hinter dem alten Peristom angelegt, in welchem die Mundöffnung und der Oesophagus schon zurückgebildet sind (Fig. P). Rechts von der adoralen Zone in den beiden Anlagen kommen bald die prä- und endorale Membran und rechts von diesen die neuen Ventralwimperreihen zum Vorschein. Ausserhalb dieser Reihen und rechts von denselben erstreckt sich vom vordern zum hintern Ende der Zone die schon erwähnte, bogenförmig gekrümmte Falte, welche das vertiefte Feld begrenzt, woselbst die neuen Bauchcirren entstehen. Die vordere Peristomanlage wird nach vorn

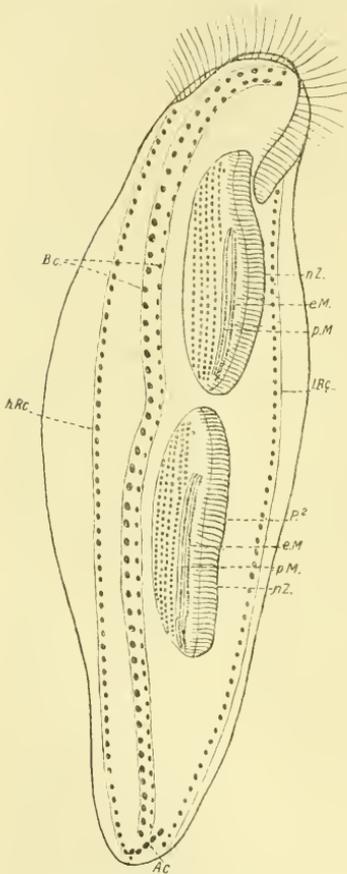


Fig. P. *Holosticha rubra*, ein junges Theilstadium. LEITZ Wasserimmers., Oc. 2.

verschoben. Während dessen erweitert sich das Anlagefeld, seine rechte und vordere Grenze wird mehr markirt, nachdem die neuen Wimperreihen hinausgerückt sind. Gleichzeitig schwindet das alte

Peristom in seinem oralen Theil (Fig. Q). Das neue rückt immer weiter vor. Wenn es nahe an das vordere Ende des Körpers gekommen ist, krümmt sich die peristomale Zone nach rechts ventralwärts von der entsprechenden Zone des alten Peristoms, welche in ihrem frontalen Theil noch vorhanden ist. Die vordere Partie des Anlagefeldes erhöht sich und wächst über den frontalen Theil der neuen adoralen Zone hinaus und entwickelt sich zur Ventrallippe (Fig. R). Bei einem noch ältern Theilungsstadium ist der vorhandene Theil der alten Peristom-

Fig. Q.

Fig. R.

Fig. S.

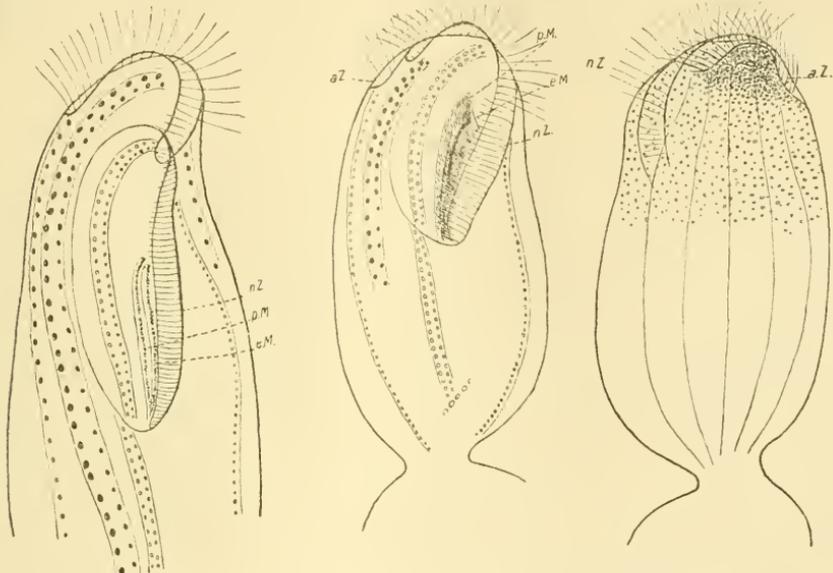


Fig. Q. *Holosticha rubra*, ein älteres Theilungsstadium. LEITZ Wasserimmers., Oc. 2.

Fig. R. *Holosticha rubra*, ein Theilungsstadium, älter als das in der vorigen Fig. wiedergegebene. LEITZ Wasserimmers., Oc. 2.

Fig. S. *Holosticha rubra*, ein Theilungsstadium, in welchem die beiden Sprösslinge im Begriff sind, sich von einander zu trennen. LEITZ Wasserimmers., Oc. 2.

zone vorwärts auf den Rücken geschoben und sitzt jetzt als eine kleine, schwach gebogene Reihe Membranellen vor dem stark reducirten, beinahe warzenförmigen, ursprünglichen vordern Körperende (Fig. S). Dieses ist nun näher der rechten Körperseite verschoben. In demselben Maasse, wie das neue Peristom vorrückt, der vordere Theil des Anlagefeldes sich erhöht und zur Unterlippe entwickelt und das alte Peristom resorbirt wird, wird auch das vordere Körperende zurückgebildet oder eingezogen. Zuletzt verschwindet auch dieses Ueberbleibsel der alten Peristomzone und des ursprünglichen Vorderendes

des Körpers. Hiermit hat auch das neue Peristom seine endliche Ausbildung erreicht. Eine Mundöffnung und ein Oesophagus sind angelegt worden.

Wir finden also unter den hypotrichen Infusorien bezüglich der Neubildung des Peristoms bei dem vordern Sprössling verschiedene Verhältnisse bei verschiedenen Formen. Bei den meisten Gattungen geht das alte Peristom nach einer mehr oder weniger durchgreifenden Erneuerung auf den vordern Sprössling über, dagegen wird bei *Holosticha*, und dasselbe dürfte vielleicht auch für einige andere Gattungen gelten, obwohl man es noch nicht beobachtet hat, auch für den vordern Sprössling ein ganz neues Peristom angelegt, und das alte wird zusammen mit dem ganzen vordern Körperende resorbirt.

### Die Neubildung des hintern Körperendes.

Dass das hintere Körperende für den vordern Sprössling neu gebildet werden muss, ist ohne weiteres klar. Nachdem die Quertheilung durchgeführt ist und die beiden Tochterthiere von einander getrennt sind, entwickelt sich die hintere Körperpartie bei dem vordern Sprössling nach und nach und erhält zuletzt ihre definitive Form. Bei denjenigen Arten, wo der Körper in einen längern Schwanz nach hinten ausgezogen ist, z. B. *Epiclintes*, entwickelt sich dieser an dem jungen vordern Theilungsindividuum erst nach einer ziemlich langen Zeit. Aber auch bei dem hintern Sprössling, welcher das hintere Körperende von dem Mutterthier direct erbt, findet dennoch ein Neubildungsprocess statt. Dieser vollzieht sich auf verschiedene Weise bei verschiedenen Gattungen. Entweder ist es nur eine substantielle Erneuerung, ohne dass das alte Körperende in toto zurückgebildet wird, oder es ist ein Neubildungsvorgang, bei welchem die ganze hintere Körperpartie resorbirt wird. Also finden wir hier dieselben Verhältnisse wie bei der Erneuerung des vordern Körperendes.

Auf einem spätern Stadium der Quertheilung, wenn die beiden Sprösslinge im Begriff sind sich von einander zu trennen, sieht man bei *Onychodromus grandis*, dass die aborale Körperpartie ein stark körniges Aussehen erhält und in ihrer hintern Kante uneben, wie zerrissen, wird. Es ist einleuchtend, dass hier ein ähnlicher Erneuerungsprocess wie in der Ventrallippe bei *Euplotes* stattfindet: das alte Protoplasma wird allmählich von neuem ersetzt, und eine totale Resorption dieser Körperpartie ist hier also nicht nothwendig.

Bei andern Hypotrichen dagegen wird das ganze hintere Körperende neu angelegt und das alte völlig resorbirt. Am Ende der Theilung, wenn die neuen Aftercirren nach hinten gerückt sind und ein wenig vor den alten sitzen und die beiden neuen Randcirrenreihen ebenfalls ihre definitive Grösse erreicht haben, bildet sich bei *Holosticha* an der Bauchseite eine Falte zwischen den neuen Wimpergebilden und den am hintern Ende noch vorhandenen alten Aftercirren und Randcirren (Fig. T). Die hinter dieser Falte gelegene Körperpartie, das alte Körperende, wird vom übrigen Theil des Körpers späterhin durch eine Einschnürung der Seiten abgegrenzt und wird zusammen mit ihren Anhangsgebilden resorbirt. Während dieses Processes wird das alte Körperende in demselben Maasse, wie es kleiner wird, auch mehr und mehr dorsalwärts und nach links verschoben, gleichzeitig wächst das neu angelegte aborale Ende aus und nimmt seine definitive Form an (Fig. U). Zuletzt sitzt das ursprüngliche Hinterende des mütterlichen Thiers als ein warzenförmiger Anhang mit einigen alten Cirren dorsalwärts von dem neuen Ende und wird bald nach der Trennung der beiden Sprösslinge zurückgebildet. In diesem zum Theil resorbirten Körperende sind die rothbraunen Pigmentkörnchen stark zusammengedrängt, wie die Figg. T und U zeigen.

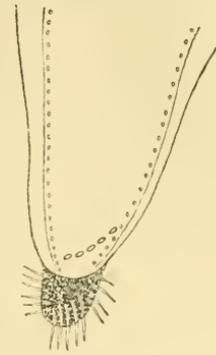


Fig. T. *Holosticha rubra*, das hintere Körperende eines ältern Theilungsstadiums. LEITZ Wasserimmers., Oc. 2.

Bei *Uroleptus musculus*, wo der Körper in einen kleinen, sich nach hinten ein wenig verjüngenden Schwanz ausgezogen ist, ist letzterer während der Theilung stark contrahirt oder eingezogen. Für den hintern Sprössling wird der neue Schwanz hinter dem alten angelegt. Die rechte neue Randcirrenreihe wächst nach hinten aus und krümmt sich nach links um das alte eingezogene Körperende, und in demselben Maasse, wie dieses resorbirt wird, wird das neue ausgebildet. Hier wird also das ursprünglich aborale Körperende auf der Bauchseite zurückgebildet.

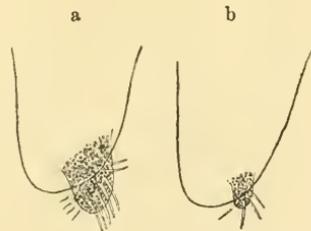


Fig. Ua, b. *Holosticha rubra*, das hintere Körperende des hintern Sprösslings. LEITZ Wasserimmers. Oc. 2.

Auch bei *Stylonychia pustulata* habe ich den Rückbildungsprocess des hintern Körperendes verfolgen können. Während eines spätern

Theilungsstadiums wird beiderseits von dem aboralen Körperpol, gleich vor den lateralen Schwanzborsten, eine schwache Einschnürung gebildet, welche also ein „Schwanzsegment“ (STEIN) abgrenzt und einen in dem hintern Körperende ablaufenden Resorptionsprocess ankündigt. Während des ganzen Processes behält bei dieser Art das alte Körperende eine polare Lage und wird dadurch zurückgebildet, dass es in demselben Maasse, wie es an der Basis eingeschnürt wird, zusammen mit den noch vorhandenen alten Cirren in den Körper eingezogen wird (Fig. V). Beiderseits von diesem stark verkleinerten Schwanzsegment bildet sich hierbei eine tiefe, kreisförmige Rinne, und wie ein

Fig. V.

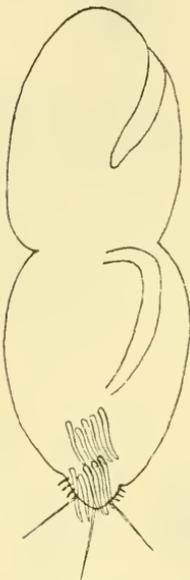


Fig. Wa.



Fig. Wb.



Fig. Wc.



Fig. V. *Stylonychia pustulata*, ein Theilungsstadium. LEITZ Obj. 7, Oc. 2.

Fig. W a, b, c. *Stylonychia pustulata*, der hintere Sprössling, a unmittelbar, b 15 Min. und c 30 Min. nach der Theilung. LEITZ Obj. 7, Oc. 2

kleines Knöpfchen sitzt zuletzt das alte Körperende des mütterlichen Thiers auf dem aboralen Pole des hintern Sprösslings (Fig. W a, b, c). Ziemlich lange nach der definitiven Durchschnürung kann man dieses kleine Knöpfchen sehen, aber zuletzt verschwindet es ganz, und auch die Einbuchtung, in welcher die Resorption stattgefunden hat, wird ausgeglichen. Der Sprössling hat also jetzt seine definitive Form erhalten.

Ueber diesen Vorgang bei *Stylonychia mytilus* liegen Beobachtungen von STEIN<sup>1)</sup> vor, welcher auch eine in ihren Hauptzügen richtige Dar-

1) l. c.

stellung dieses Resorptionsprocesses gegeben hat. Zwischen den beiden alten Bauchwimpern und den alten Afterwimpern bildet sich nach diesem Verf. eine gerade oder schiefe Furche und gegenüber auf dem Rücken eine quere Kante, wodurch sich ein besonderes Schwanzsegment absetzt, welches bald sämmtliche, bald nur die beiden rechten mütterlichen Afterwimpern und einige alte Randwimpern trägt. Dieses Schwanzsegment schrumpft zu einem unscheinbaren, warzenförmigen Anhang zusammen, der nur noch Reste der ehemaligen Rand- und Schwanzwimpern erkennen lässt und ganz nach links über das hintere Ende des linken Seitenrandes hinausgeschoben liegt. Dieser Rest des ehemaligen Schwanzsegments wird zuletzt völlig resorbirt. Dass eine solche Resorption des hintern Körperendes bei *Styl. mytilus* stattfindet, giebt auch BALBIANI<sup>1)</sup> an, und STERKI<sup>2)</sup> hält es für wahrscheinlich. Im Folgenden werde ich indessen diesen Vorgang etwas näher zu erörtern versuchen.

Am Ende der Quertheilung wird, wie STEIN schon erwähnt hat, die hintere Körperpartie, das Schwanzsegment, von dem übrigen Theil des Körpers abgegrenzt, indem gleich vor dem Platz der lateralen Schwanzborsten auf dem Rücken eine quere Furche entsteht, und gleichzeitig hiermit bildet sich ebenfalls auf der Bauchseite eine ähnliche, welche lateralwärts in die dorsale übergeht (Fig. X). Die ventrale Furche aber liegt nicht quer, wie STEIN annimmt, sondern bildet einen nach vorn zugespitzten Winkel, hinter dessen rechter Seite die sämmtlichen alten Aftercirren sitzen. Auf dem also nach vorn begrenzten Schwanzsegment finden sich ausser den schon erwähnten alten Aftercirren noch einige zurückgebliebene Randcirren, auf der rechten Seite gewöhnlich 6 oder 7, auf der linken 4 oder 5 und ferner die 3 alten Schwanzborsten. An den beiden Seiten, wo die dorsale und

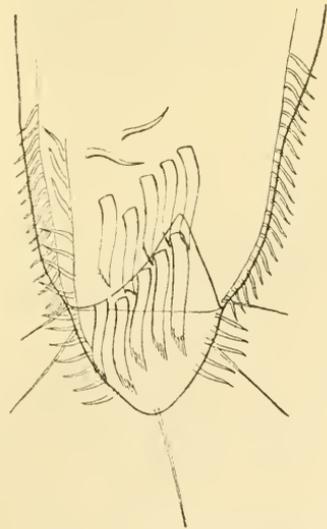


Fig. X. *Stylonychia mytilus*, das Hinterende des hintern Sprösslings im letzten Stadium der Quertheilung. LETZ Wasserimmers., Oc. 1.

1) in: BRONN'S Class. Ordng., p. 1569.

2) l. c.

ventrale Furche in einander übergehen, tritt bald eine tiefere Einschnürung hervor unter Resorption des hintern Endes des mütterlichen Thiers (Fig. Y). Dieser Process vollzieht sich aber hier in einer eigenthümlichen und von der Darstellung STEIN's etwas verschiedenen Weise. Das alte Körperende wird mit seinen alten Wimpergebilden nach und nach in den Körper eingezogen. Gleichzeitig hiermit wächst das neue aus und nimmt seine definitive Form an. Dies vollzieht sich jedoch nicht ganz wie bei der schon erwähnten Art. An der Spitze der winklig gebogenen ventralen Furche fängt die Resorption an, und zuerst

Fig. Y.

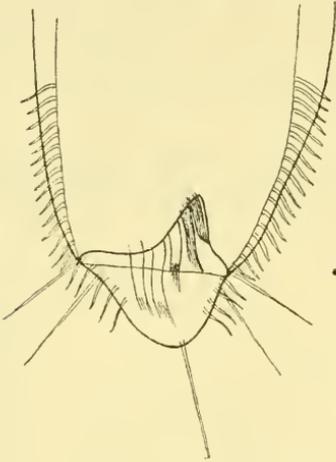


Fig. Z.

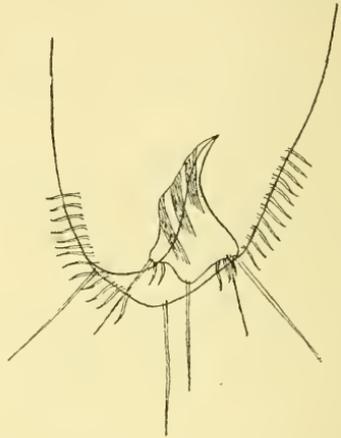


Fig. Y. *Stylonychia mytilus*, ein späteres Stadium als das in der vorigen Figur wiedergegebene. LEITZ Wasserimmers., Oc. 1.

Fig. Z. *Stylonychia mytilus*, das Hinterende des hintern Sprösslings nach durchgeführter Quertheilung. LEITZ Wasserimmers., Oc. 1.

wird die linke Aftercirre zurückgebildet (Fig. Y). Im nächsten Stadium, wo die Quertheilung durchgeführt ist und die beiden Sprösslinge von einander getrennt sind (Fig. Z), ist schon das alte Schwanzsegment zu seinem vordern und grössten Theil eingezogen, und hiermit sind auch die 2 ersten linken Aftercirren und die vordern Randcirren verschwunden, aber noch sind die hintern Randcirren und die 3 Schwanzborsten vorhanden. Die 3 zurückgebliebenen Aftercirren ragen mit ihren Spitzen aus dem eingezogenen Theil des Schwanzsegments heraus, welcher schon von den ziemlich ausgewachsenen Kanten der Furche bedeckt ist. In einem spätern Stadium ist das ganze alte Körperende eingezogen, sämtliche Randcirren und Schwanzborsten

sind ebenfalls verschwunden (Fig. AA). Die beiden am weitesten nach rechts gelegenen Aftercirren sind jedoch zum Theil noch vorhanden. Die Kanten der ventralen Furche liegen jetzt hinter den beiden hervorragenden Aftercirren dicht bei einander und fangen an, mit einander zu verschmelzen. Zuletzt werden auch diese Aftercirren zurückgebildet, und die Oeffnung, durch welche das alte Körperende eingezogen ist, schliesst sich völlig von hinten nach vorn, aber noch ziemlich lange danach, und nachdem die neuen Aftercirren ihre

Fig. AA.

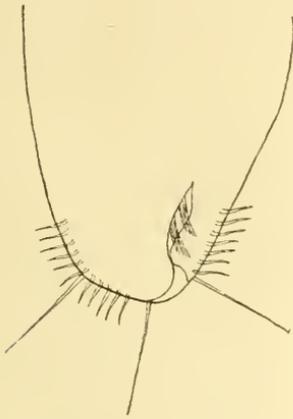


Fig. BB.

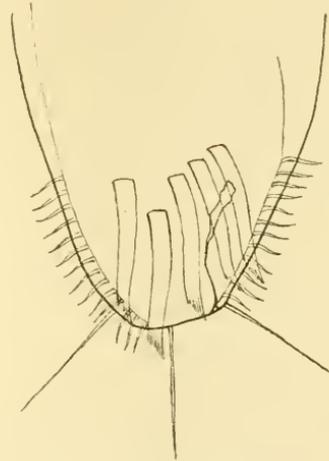


Fig. AA. *Stylonychia mytilus*, das Hinterende des hintern Sprösslings nach durchgeführter Quertheilung, 10 Min. später als das in Fig. Z wiedergegebene Stadium. LEITZ Wasserimmers., Oc. 1.

Fig. BB. *Stylonychia mytilus*, das Hinterende des hintern Sprösslings nach durchgeführter Quertheilung, 30 Min. später als das in Fig. AA wiedergegebene Stadium. LEITZ Wasserimmers., Oc. 1.

definitiven Plätze erreicht haben, bleibt im hintern Körpertheil des Sprösslings eine unregelmässige Höhle zurück, welche sich nach hinten verengert und in einen feinen Canal oder Saum übergeht (Fig. BB). Es ist das letzte Ueberbleibsel von dem Resorptionsprocess des alten Körperendes. Während der Resorption ist, wie aus den Figg. X—AA hervorgeht, das Schwanzsegment in demselben Maasse, wie es zurückgebildet und das neue Körperende entwickelt wird, ventralwärts und nach links geschoben. Darum kann man auch, wie STEIN geschrieben und abgebildet hat, nicht selten sehen, wie das zu einem unscheinbaren, warzenförmigen Anhang zusammengeschrumpfte Schwanzsegment ganz nach links, über

das hintere Ende des linken Seitenrandes hinausgeschoben, zu sitzen kommt.

### Zusammenfassung.

Aus meinen Untersuchungen geht also hervor, dass bei der Querteilung der hypotrichen Infusorien das ganze Wimperkleid der beiden Sprösslinge, sowohl die kleinen, starren Rücken- und Randborsten als auch die grossen Stirn- und Aftercirren, erneuert werden. Ein genetischer Unterschied zwischen den Cilien und den Borsten ist nicht vorhanden. Auch diese werden als bewegliche Wimpern angelegt. Die neuen Wimpern wachsen aus dem Ektoplasma hervor durch die Pellicula, welche an der Anlagestelle resorbirt wird. Hand in Hand mit der Neubildung des Wimperkleides und dem Auseinanderrücken der neuen Wimpern werden auch grosse Theile der alten Pellicula oder vielleicht sogar die des ganzen Körpers erneuert.

Das Peristom des hintern Theilungssprösslings wird ganz neu angelegt. Bei *Euplotes* entsteht durch eine Einstülpung eine Peristomhöhle, in welcher die zonalen Membranellen wahrscheinlich in derselben Weise wie die übrigen Wimpern des Körpers gebildet werden. Erst später tritt die peristomale Zone auf die Bauchseite durch eine Resorption der ventralen Wand hervor. Das Peristom wird weit nach hinten verschoben und kommt zuletzt hinter die Theilungsebene zu liegen. Die neue Mundöffnung wird unabhängig von der des alten Peristoms neu angelegt. Auf dem vordern Sprössling bleibt das Peristom des mütterlichen Thiers gewöhnlich erhalten. Bei den meisten Hypotrichen wird es jedoch mehr oder weniger erneuert. Die Mundöffnung, der Oesophagus, die prä- und endorale Membran und die präoralen Cilien werden immer neu angelegt, nachdem die entsprechenden alten zurückgebildet worden sind. Die zonalen Membranellen werden dagegen gewöhnlich beibehalten, aber, wie das Peristomfeld und die Unterlippe, wahrscheinlich substantiell erneuert. Bei *Uronychia* wird jedoch die peristomale Zone wenigstens theilweise von einer neuen ersetzt. Das ganze Peristom wird dagegen bei *Holosticha rubra* auch für den vordern Sprössling vollkommen neu gebildet und das alte zusammen mit dem vordern Körperende resorbirt.

Das aborale Körperende, welches auf den hintern Sprössling übergeht, ist ebenfalls einem mehr oder weniger durchgreifenden Erneuerungsprocess unterworfen. Entweder gehen die Neubildung und die Resorption mit einander Hand in Hand, so dass das alte Körperende allmählich umgebildet wird, ohne in toto resorbirt zu werden,

oder es wird ein ganz neues Körperende vor dem alten angelegt. Dieses wird im letztern Falle, so bei *Holosticha*, *Uroleptus* und *Stylo-nychia*, resorbirt.

Die alten Organe oder Körpertheile, welche durch diese Neubildungen überflüssig geworden sind, werden also resorbirt und unter normalen Verhältnissen niemals abgeschnürt oder abgeworfen.

Die Bedeutung einer solchen Erneuerung der Wimpern bei beiden Sprösslingen ist ohne weiteres klar. Anstatt der alten, mehr oder weniger abgenutzten Wimpergebilde des mütterlichen Thiers bekommen die Tochterthiere ganz neue. Uebrigens sind wahrscheinlich die alten Cirren, welche bei der Theilung auf den einen oder andern Sprössling übergehen, nicht der Körpergrösse der neuen Individuen angepasst. Das mütterliche Individuum war ja viel grösser als jeder Sprössling, und ihre Cirren sind in Folge dessen auch kräftiger. Wenn nun z. B. bei dem vordern Sprössling die alten Stirncirren oder bei dem hintern die alten Aftercirren zurückgeblieben wären und nur diejenigen Cirren, deren das betreffende Theilungsindividuum entbehrt, neu gebildet worden wären, so entstände ja natürlich ein Missverhältniss zwischen den verschiedenen Cirren desselben Thiers. Die alten sind grösser als die neuen, und dies muss ohne Zweifel ziemlich beträchtliche Störungen in der Bewegung des Thiers verursachen. Die totale Erneuerung des ganzen Wimperkleides des Theilungsindividuum scheint mir also auch für die Erhaltung der normalen Bewegung der jungen Thiere nothwendig zu sein. Was hier von dieser Neubildung der Wimpern gesagt ist, gilt natürlich auch für die Erneuerung des Peristoms bei dem vordern Sprössling.

Warum das vordere und hintere Körperende bei einigen Infusorien mit weicherem Körper in einer mehr durchgreifenden Weise neu gebildet wird, findet vielleicht seine Erklärung darin, dass diese Körperpartien mehr als andere beschädigt werden und also auch eine gründlichere Erneuerung nöthig haben.

Ein solcher Neubildungsprocess tritt ausser bei der Quertheilung, wie BÜTSCHLI<sup>1)</sup> erwähnt, auch bei der Conjugation und Encystirung auf. In einer Untersuchung über *Stentor* theilt BALBIANI<sup>2)</sup> einige sehr interessante Beobachtungen mit, welche später auch von JOHNSON<sup>3)</sup> bestätigt werden. BALBIANI erwähnt, dass eine Neubildung von

1) l. c. p. 1569.

2) Sur les régénérations successives du péristome etc., in: Zool. Anz., Jg. 14, 1891, p. 312—316 u. 323—327.

3) l. c.

der Mundöffnung, dem Oesophagus und dem oralen Theil der peristomalen Zone und des Peristomfeldes periodisch, also vollkommen unabhängig von der Theilung stattfindet. Bei *Holosticha rubra* habe ich auch mehrmals an Individuen, welche scheinbar unbeschädigt waren, einen ähnlichen, aber doch umfassendern Neubildungsprocess

beobachtet. Bei dieser Art wird hinter dem alten Peristom ein neues und rechts von diesem neue Bauchwimperreihen in derselben Weise wie bei der Quertheilung angelegt (Fig. CC). Dass im vorliegenden Falle nicht eine Quertheilung sich vollzieht, ist ohne weiteres klar. Es wird nämlich nur ein neues Peristom angelegt, und ferner ist dieses viel länger als diejenigen, welche bei der Theilung entstehen. Verfolgt man die weitere Entwicklung dieses Peristoms, so findet man auch, dass es nach vorn verschoben wird, während das alte mit dem vordern Körperende wie bei dem vordern Sprössling zurückgebildet wird. Die neuen Bauchwimperreihen rücken auf ihre definitiven Plätze, und das ganze Thier wird in gleicher Weise, wie oben bei der Quertheilung erwähnt ist, erneuert. Bei diesen hypotrichen Infusorien findet also periodisch ein durchgreifender Neubildungsprocess statt, und wahrscheinlich ist auch bei andern Hypotrichen ein solcher vorhanden. Aus diesem Verhältniss geht also hervor, dass die Erneuerung des Wimperkleides,

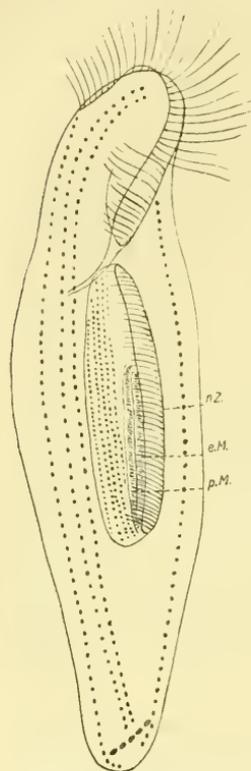


Fig. CC. *Holosticha rubra*.  
LEITZ Wasserimmers., Oc. 1.

des Peristoms und anderer Körpertheile bei den Hypotrichen nicht nur in Folge der Theilung, der Conjugation oder der Encystirung hervorgerufen wird, sondern auch bei andern Gelegenheiten im Leben der Infusorien eintreten kann.

### Nachtrag.

In meinem oben (S. 40—41) gegebenen kurzen Berichte über die Neuanlage des Peristoms bei den Ophryoscoleciden habe ich leider die Untersuchungen von A. GÜNTHER zu erwähnen vergessen. Zwar hatte ich diese interessante Abhandlung GÜNTHER's

(in: Zeitschr. wiss. Zool., V. 65) schon, als sie erschien, gelesen, aber es war mir völlig entgangen, dass er da ein Theilungsstadium von einer *Diplodinium*-Art und eines von *Ophryoscolex caudatus* erwähnt, welche darauf hindeuten, dass auch bei diesen Infusorien die neue adorale Zone durch eine frühzeitige Einsenkung von aussen gebildet wird. GÜNTHER drückt sich jedoch sehr vorsichtig aus, aber, nachdem ich jetzt wieder seine Abhandlung durchgesehen habe, scheint es mir, soweit man nach seinen figg. 4 u. 7, tab. 18 u. 19 urtheilen kann, sehr wahrscheinlich, dass das Peristom bei den *Ophryoscoleciden* auf dieselbe Weise wie bei *Euplotes* und einigen andern Infusorien angelegt wird. Jeden Falls sind aber neue Untersuchungen an frühzeitigen Theilungsstadien nöthig, um diesen Vorgang vollkommen festzustellen, da ja die Angaben SCHUBERG's und EBERLEIN's übereinstimmend in einer ganz andern Richtung gehen.

### Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen der sämtlichen Figuren.

<i>a. Z</i> die alte peristomale Zone	<i>r. Rc</i> die rechten Randcirren
<i>n. Z</i> die neue peristomale Zone	<i>l. Rc</i> die linken Randcirren
<i>Pf</i> die Anlage des Peristomfeldes	<i>r. Rc. a</i> und <i>l. Rc. a</i> die alten rechten und linken Randcirren auf einem Theilungsstadium.
<i>U</i> die Anlage der Unterlippe und des rechten Peristomrandes	<i>BA</i> die neuen Anlagen der Randborsten
<i>e. M</i> die endorale Membran	<i>Ac</i> die Aftercirren
<i>p. M</i> die präorale Membran	
<i>Bc</i> die Bauchcirrenreihen	

Die Stirn-, Bauch- und Aftercirren sind mit Ziffern bezeichnet. Die römischen Ziffern bezeichnen die ursprünglichen Reihen und die arabischen die Cirren jeder Reihe in ihrer ursprünglichen Lage. Mit *a* hinter ihrer Nummer sind die alten Cirren auf den Theilungsstadien bezeichnet.

### Tafel 1.

Fig. 1. *Euplotes harpa*, von der Bauchseite gesehen. LEITZ Wasserimmers., Oc. 1.

Fig. 2. *a* die spaltförmige Oeffnung der Pellicula bei der Anlage der neuen Cirren. *b* und *c* die jungen Cirrenanlagen. LEITZ Oelimmers.  $\frac{1}{2}_0$ , Comp.-Oc. 6.

Fig. 3. *Euplotes harpa*, ein Theilungsstadium unmittelbar vor der Trennung der beiden Sprösslinge. LEITZ Wasserimmers., Oc. 2.

Fig. 4. *Euplotes harpa*, der hintere Theil des alten und das Anlagefeld des neuen Peristoms. LEITZ Oelimmers.  $\frac{1}{20}$ , Oc. 2.

Fig. 5. *Euplotes harpa*, der hintere Theil des alten und die junge Anlage des neuen Peristoms für den hintern Sprössling. Vergr. wie bei der vorigen Figur.

Fig. 6. *Euplotes harpa*, ein etwas älteres Stadium als das in Fig. 5 wiedergegebene.

Fig. 7. *Euplotes harpa*, ein etwas älteres Stadium als das in Fig. 6 wiedergegebene.

Fig. 8. *Euplotes harpa*, ein etwas älteres Stadium als das in Fig. 7 wiedergegebene.

Fig. 9. *Euplotes harpa*, ein weiter entwickeltes Stadium als das in Fig. 8 wiedergegebene.

Fig. 10. *Euplotes harpa*, ein weiter entwickeltes Stadium als das in Fig. 9 wiedergegebene.

---

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# The Brain of *Acipenser*.

A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Brain<sup>1)</sup>.

By

**J. B. Johnston,**

Professor of Zoology, West Virginia University.

(From the Zoological Laboratory of the University of Michigan.)

---

With plates 2—13 and 22 figures in text.

## Contents.

	page
I. Introduction . . . . .	61
Material and Methods . . . . .	61
II. Gross Anatomy . . . . .	64
III. Minute Anatomy . . . . .	70
1. Description . . . . .	
A. Hind Brain . . . . .	
a) Medulla oblongata . . . . .	
1. Base of medulla . . . . .	71, 155
Lower olive . . . . .	72
Ventral roots of the cranial nerves . . . . .	73
2. Dorso-lateral portion of medulla . . . . .	74, 156
α) General cutaneous, lateral line and auditory centers . . . . .	75, 156
Spinal V . . . . .	165
Ascending and deep portions of V . . . . .	76
Tuberculum acusticum . . . . .	77, 168
Lobus lineae lateralis . . . . .	81
β) Visceral and end-bud center. Lobus vagi . . . . .	83, 177
b) Cerebellum. . . . .	89, 186
1. Body of cerebellum. . . . .	91
2. Valvula. . . . .	93
3. Lateral lobes of cerebellum . . . . .	95

---

1) Studies on Ganoid Fishes. No. III. Edited by JACOB REIGHARD.

	page
B. The Mid Brain . . . . .	99. 195
a) Tectum opticum . . . . .	100
Torus longitudinalis Halleri . . . . .	103
Torus semicircularis Halleri . . . . .	105
Nucleus magnocellularis . . . . .	105
b) Side wall and base of mid brain . . . . .	106
End-nucleus of MEYNERT'S bundle . . . . .	106
Corpus interpedunculare . . . . .	108
Nuclei of the III and IV nerves . . . . .	108
C. The 'Tween Brain . . . . .	108
a) Epithalamus . . . . .	108. 206
1. The epiphysis and pineal gland . . . . .	108. 206
2. The ganglia habenulae . . . . .	110
b) Thalamus . . . . .	112. 213
1. Dorso-cephalic part of thalamus . . . . .	112
2. Central grey of thalamus. Nucleus diffusus . . . . .	114
3. Nucleus ruber tegmenti . . . . .	115
c) Hypothalamus . . . . .	116. 215
1. Lobi inferiores . . . . .	116
2. Corpus geniculatum . . . . .	117
3. Corpus mammillare . . . . .	118
4. The pituitary body . . . . .	119. 222
D. Fibre tracts of mid and 'tween brain . . . . .	124
a) Tracts of tectum . . . . .	124. 202
1. Tractus opticus . . . . .	124
2. Tractus thalamo-tectalis . . . . .	125
3. Tractus tecto-bulbaris . . . . .	125
4. Tractus tecto-lobaris . . . . .	127
5. Tractus bulbo-tectalis . . . . .	127
6. Tractus strio-tectalis . . . . .	128
7. Tractus tecto-cerebellaris . . . . .	128
8. Tractus tecto-thalamicus . . . . .	129
b) Tracts of the thalamus . . . . .	129
1. Tractus thalamo-mammillaris . . . . .	129
2. Tracts of the central grey . . . . .	129
3. Fasciculus longitudinalis posterior . . . . .	129
4. Saccus tracts . . . . .	130
c) Tracts of the epithalamus . . . . .	130
Bundles of MEYNERT . . . . .	130. 206
d) Tracts of the hypothalamus . . . . .	133. 215
1. Tractus lobo-cerebellaris et bulbaris . . . . .	134
2. Tractus mammillo-bulbaris . . . . .	135
e) Summary of tracts to the cerebellum . . . . .	135
f) Commissura ansulata . . . . .	137. 205
g) Decussations in the hypothalamus . . . . .	138
h) Decussations in the dorsal wall of the mid and 'tween brain . . . . .	138

	page
E. The Fore Brain . . . . .	139. 225
a) Nuclei . . . . .	139
1. Corpus striatum . . . . .	139
2. Secondary olfactory nuclei . . . . .	140. 234
3. Cortex . . . . .	143. 235
b) Fibre tracts . . . . .	144
1. Tractus strio-thalamicus . . . . .	144
2. Tractus olfacto-habenularis . . . . .	145
F. Olfactory Lobes . . . . .	145. 228
a) Cells of the olfactory lobe . . . . .	146
b) Olfactory fibres . . . . .	151
c) Glomeruli . . . . .	151
d) Tractus olfactorius. . . . .	152. 234
2. Interpretation. Review of Literature . . . . .	155
The arrangement of matter in this part follows that in the descriptive part so closely that I have given the references to pages for both parts in the above outline. The higher numerals refer to the theoretical part.	
IV. Summary of results . . . . .	239

## I. Introduction.

The present research, begun in the fall of 1895, is an attempt at a complete study by modern methods of the brain of a lower vertebrate (*Acipenser rubicundus* LE SEUR). It was hoped that the full study of a single somewhat generalized brain would be of service in the solution of problems in the morphology of the higher vertebrate brain.

## Material and Methods.

The greater part of the work was done on the brains of young fish 25 to 40 cm in length. Of such brains I have two series of frontal (transverse) sections stained with DELAFIELD'S haematoxylin, and seventeen series by the GOLGI method in various planes. In addition, I hardened a large number of brains of adult fish (one to two meters in length). Of these I have one series of sagittal sections stained with methylene blue and acid fuchsin, and nine partial series by the method of GOLGI which were useful for the study of the fore brain and olfactory lobes. Several of the large brains were used for dissections, and the photographs of the entire brain were made from two of these.

The seventeen series of GOLGI sections of the small brains constitute the chief material on which the study has been made. In making

these preparations I have sought to improve upon the usual procedure of cutting the brain into small pieces for impregnation. This method gives very incomplete and broken series which are chiefly useful for the study of nerve elements in restricted regions, and are not well adapted to the study of fibre tracts and the relation of various parts to one another. All of the GOLGI preparations were made in the following manner. From the head of the living or recently dead fish there was cut out a block of cartilage about 10 mm square and 50 mm or more in length, containing the brain and the roots and part of the ganglia of the cranial nerves. The entire block was treated by the rapid — osmium-bichromate — method. Sections were cut 60, 75 or 90 microns in thickness according to the character of the impregnation and were carefully seriated and covered with dammar. The surrounding cartilage was of distinct service in handling the brain, and perhaps also in preventing the formation of precipitates in the brain tissue. These series when mounted were as complete as series prepared by ordinary histological methods. Such GOLGI series are distinctly adapted to the study of fibre tracts and have to a large extent served the purpose of WEIGERT sections (which could not be prepared for want of material). In tracing fibre tracts the individual fibres constituting each tract have been studied at the origin and ending of the tract; and in all regions where the course of the tract was in doubt, final judgement has rested solely on the course of individual fibres whose character was certainly known. In offering the opportunity to apply this rigid test to the tracing of fibre tracts, complete GOLGI series have a peculiar value.

To the technique of GOLGI impregnation I have little to contribute. STRONG's method has been followed in the main, the osmium-bichromate solution being varied by the addition of new fluid or of crystals of potassium bichromate as seemed to be necessary during the course of each staining process. Silver nitrate of one per cent strength was used, and large quantities of both fluids were employed. After the sections are arranged on the slide they are washed with one change of 96% alcohol, and one of absolute alcohol. They are then covered with very dilute collodion which is allowed to evaporate until it begins to appear dry and wrinkled. The treatment with absolute alcohol allows the dilute collodion to fuse completely with the collodion surrounding the sections, so that they are cemented together with a continuous film of collodion,

which not only fixes them to the slide but also prevents them from tearing when the dammar is spread over them. They are then dehydrated by two baths of the carbol-xylol mixture, and the carbolic acid is completely removed by (at least three) changes of xylol. In covering with dammar, slow drying over a water bath or paraffin oven may be very injurious, while rapid drying at high temperature is perfectly safe. The temperature of red-hot iron is entirely harmless when only dammar or xylol-dammar is present, but the presence of the smallest quantity of carbolic acid is fatal. I therefore use hard or nearly hard dammar, heating both the slide and the dammar over the flame and spreading the dammar with a glass rod until a uniform smooth layer as thin as consistent with covering the sections is obtained. As soon as cold the dammar is hard and the slide is ready for storing permanently. Sections now nearly four years old are absolutely unchanged. The method is much more rapid and convenient than that by slow drying, and much safer.

The GOLGI preparations comprise series of sections in the three conventional planes and some oblique, as follows: two frontal (transverse), three frontal inclined backward in the plane of the optic tracts, one frontal inclined forward in the plane of the bundles of MEYNERT, five horizontal, and six sagittal.

The photographs accompanying the paper are reproduced from the negatives, the micro-photographs without any retouching. Photographs 3, 5, and 6 have been slightly retouched to reduce the extreme blackness of the deep cavities. This does not affect the details in any degree whatever.

The manuscript of that part of the paper dealing with the hind brain, both descriptive and theoretical parts, was in its present form in May, 1899, except for references to papers which have been published or have come into my hands since that time. I have inserted full discussions of such parts of C. J. HERRICK's paper on the cranial nerves of *Menidia* as bear upon my subject. To the large paper of HALLER on the brain of *Salmo* and *Scyllium*, however, I have made only a few brief references. This is for two reasons. First, as has been said by EDINGER (in: Bericht 1897—98, p. 64), HALLER's nomenclature is so peculiar as to make his paper very difficult to understand. Second, I have found so many statements in his descriptions which seem to me utterly at variance with all the results of modern investigations of the lower vertebrate brain that I have thought it

better to await their confirmation before entering into an extended discussion of HALLER's results. I wish to acknowledge my indebtedness to the officers of the Michigan Fish Commission for the greater part of the material upon which this work has been done. Valuable suggestions in the use of the GOLGI stain were received from Dr. STRONG at the Wood's Holl Biological Laboratory in the summer of 1896. I owe an especial debt to Professor REIGHARD for his careful oversight and criticism of my work, for which I wish to express my hearty thanks.

## II. Gross Anatomy.

The following description is brief and is intended merely to make the description of the minute structure clear. It differs from the description and figures of GORONOWITSCH only in minor points, due chiefly to the difference in species used, but adds to that description some details regarding surface characters which are related to internal structures.

### A. Hind Brain.

#### a) Medulla.

Photograph 1 shows the entire brain from the left side, the left half of the choroid roof of the IV ventricle having been removed. The length of the several divisions of the brain is about as follows: hind brain (measuring from the commissura infima Halleri) 30 mm, mid brain and 'tween brain 10 mm, fore brain and olfactory lobe 15 mm. The nearly straight ventral contour of the medulla shows a gentle curve upward at its cephalic end. The dorsal border of its lateral wall rises gradually from behind forward and presents an abrupt elevation at its cephalic end, the lobus lineae lateralis, separated by a depression from the lateral lobe of the cerebellum. In dorsal view (Phots. 5, 6, 7) the medulla is seen to widen very slowly in front of the calamus being laterally compressed by the enormous vagus nerves. Farther forward it widens more rapidly and then more slowly up to the cerebellum. This widening is due in part to the increase in volume of the lateral and dorso-lateral zones and in part to the enlarging of the cavity of the fourth ventricle.

In the lateral view (Phot. 1), the first root of the XII nerve is seen to be a little caudal to the middle of the region occupied by the roots of the X. The right vagus nerve is photographed in position. It rises slightly dorsad as it passes backward, and grows

larger, so that before it leaves the cranium it becomes nearly twice as thick as the medulla at its caudal end. On the left side only the root of the nerve is in position and two of the most caudal rootlets have been pulled out, leaving two distinct holes ventrocephalad from the calamus. In front of X, and slightly more ventral in position, is IX, which stands next to X in point of size. Farther cephalad and dorsad is the N. lineae lateralis X which in the photograph appears in its natural position along the dorsal surface of IX and X, except that it has been loosened and raised slightly for the sake of making it more distinct. Farther forward, and more ventral than the nerves already described, is the VIII nerve. In Phot. 4 it appears to be divided into cephalic and caudal halves. In front of VIII are four nerve roots in a dorso-ventral row, the most dorsal being somewhat more caudal. The dorsal two are the two roots of the N. lineae lateralis VII, the dorsal one of which enters the lobus lineae lateralis, while the ventral one enters the acusticum proper. The ventral two are the sensory and motor roots of VII, the motor root being small and indistinctly visible ventrocaudal to the sensory root. It is more clearly seen in Phot. 4. The VI. nerve arises from the ventral surface of the medulla opposite VII and VIII by four or five extremely slender rootlets in cephalo-caudal succession. It was removed in making this dissection. Cephalad from VII is V, whose large sensory and small motor roots are distinctly seen in Photos. 1 and 4.

The internal surface of the medulla is shown in several photographs of the choroid roof in Phot. 1, and of the nervous wall in Photos. 3, 5, 6 and 7. Upon the floor at either side of the median groove is seen a large ridge caused chiefly by the fasciculus longitudinalis posterior, which continues on forward to the ansulate commissure. These ridges are bounded laterally by the grooves of the ventral horns. The ridges are large in the middle part of the medulla. Opposite the middle of the lobus lineae lateralis they are greatly diminished by the loss of the fibres of the ventral VII, which go off to either side as large bundles which completely obliterate the grooves and form transverse ridges projecting into the ventricle. These are described by GORONOWITSCH, but seem to be not so large in *A. ruthenus* as in *A. rubicundus*. Farther cephalad the grooves grow rapidly smaller to near the level of the cephalic end of the lobus lineae lateralis, and again grow slowly larger until the commissura ansulata is reached. This enlargement and the

partial obliteration of the groove of the ventral horn are due to the end nucleus of the bundles of MEYNERT. About opposite the caudal border of the cerebellum there is at either side of the fasciculus longitudinalis posterior, lateral to the grooves of the ventral horns, a low elevation of considerable cephalo-caudal extent formed by the motor nucleus of the V nerve. It is clearly seen in Phot. 7.

In dorsal view the lobi vagi appear to bound the IV ventricle dorso-laterally. These lobes are long fusiform ridges marked by numerous small thickenings which are largest in the middle part of the lobes and are entirely absent in their cephalic one-third. The small thickenings mark the points of entrance of the principal rootlets of the X nerve, while the entrance of the IX causes a much larger thickening which is clearly seen in Phot. 3, a short distance caudal to the lobus lineae lateralis. Cephalad from the IX nerve the lobes consist chiefly of the root fibres of the dorsal VII, and the lobes terminate abruptly cephalad at the point of entrance of that nerve root. In median view (Phot. 3) a small ridge continues forward from the cephalic end of the lobus vagi and ends in a slight enlargement in the lateral wall beneath the cerebellum. This is not, as GORONOWITSCH ('89) stated, a cerebellar component of the dorsal VII, but is formed of VIII and V fibres, and the enlargement is part of the median V nucleus to be described below (page 77).

Dorso-lateral to the lobus vagi there appears, a short distance cephalad from the calamus, a small ridge which rapidly enlarges as it passes forward, partly covers the lobus vagi dorsally, and at the cephalic end of the medulla is surmounted by a large body which forms the whole thickness of the lateral wall at its dorsal border. These are the tuberculum acusticum and the lobus lineae lateralis respectively. The lobus lineae lateralis is marked by conspicuous irregular transverse ridges and furrows. In median view (Photos. 2 and 3) the acusticum seems to emerge from behind the lobus vagi as the latter decreases in size, and does not rise higher dorsad than the highest point of the lobus vagi. The lobus lineae lateralis is wholly dorsal to the acusticum and is separated from it by a well-marked groove, which indicates the position of the cerebellar crest. On the internal face of the acusticum are seen a number of small vertical ridges or striations. These are formed by root fibres of the lateral line nerves and by arcuate fibres to the base of the medulla as described in a later section (page 82). They are most prominent at

the cephalic end of the *L. lineae lateralis*, in the region of the ventral root of the *N. lineae lateralis VII*. In Photos. 3 and 7 there is to be seen a sharp vertical ridge beneath the *valvula cerebelli*, projecting inward from the lateral wall and descending to the mid-ventral groove. This ridge marks the position of the *commissura ansulata*, and may be taken as the cephalic border of the medulla.

#### b) Cerebellum.

The cerebellum is shown in lateral view in Photos. 1 and 4, in dorsal view in Photos. 5 and 6, in median section in Photos. 2 and 3, and in ventral (internal) view in Phot. 7. The lateral lobe of the cerebellum rises from the lateral wall of the medulla at its cephalic end (Phot. 4), and from the side appears bowl-shaped with its convexity cephalad. The dorsal and cephalic surface is marked by a deep sagittal groove which joins in Y-shape with the transverse groove between the cerebellum and tectum (Phot. 5). Beneath the sagittal groove lies the great median molecular mass of the body (Phot. 14), and at the bottom of the transverse groove is a deep transverse fissure dipping into the cerebellum (Phot. 3, compare Phot. 17). Of the large median mass, all that part caudal to the transverse groove I shall call the body; the part cephalad from this groove is the *valvula*. In dorsal view (Photos. 5 and 6) the caudo-lateral angles of the body are to be seen projecting slightly beyond the caudal border of the lateral lobes. In lateral view (Phot. 4) a large part of the body is visible. Seen from the lateral, and especially from the ventral surface (Phot. 7), the body and *valvula* present a prominent median ridge, the keel of *GORONOWITSCH*. This consists of molecular substance with scattered *PURKINJE* cells. About opposite the lateral groove between the cerebellum and the tectum, a transverse ridge is seen (Phot. 7) extending between the keel and the lateral wall, which probably marks the place of entrance to the cerebellum of the commissure of the secondary *vagus nucleus* (page 87), and part of the *tractus lobo-cerebellaris* (page 98, 134). A comparison of Photos. 3 and 4 shows a great difference in the height of the cerebellum with reference to the tectum and corresponding differences in form between the two brains. The cerebellum of the brain in Phot. 3 is greatly depressed and extends farther caudad. The same was true of the brain from which the series of sections used for Photos. 8—28 were made. The depressed form appears to be due to artificial pressure, but as the brains were hardened

within the cartilage this can scarcely be the case, unless the mass of packing tissue weighed down the cerebellum after the death of the fish and before the hardening fluid had taken effect. I am inclined to regard these differences, which occur in various degrees in different brains, as having no especial significance.

### B. The Mid Brain.

The great height of the cerebellum and tectum as compared with other parts of the brain is sharply brought out in Phot. 4. The dorsal longitudinal groove is seen in Phot. 5, but is somewhat deeper than there appears (compare Phots. 17 and 20), since the membranes are not wholly removed. The lateral border of the tectum is marked by a slight groove (Phots. 4, 18, 22). Phot. 3 shows the thin tectum and the form of the cavity of the mid brain. Running obliquely in the lateral wall are seen two ridges. The smaller and more distinct one is formed by the right bundle of MEYNERT. The larger, more dorsal one is the right limb of the commissura posterior, which is seen cut across. This commissure is also seen in Phot. 7, where it appears as a U-shaped ridge across the median line. The base of the mid brain bends downward as it goes forward, to pass gradually into the caudal wall of the lobi inferiores and the thin-walled corpus mammillare.

### C. The 'Tween Brain.

The great size of the hypothalamus as compared with the thalamus is especially well shown by Phots. 3 and 4. The tectum falls abruptly cephalad to reach the level of the epiphysis and commissura superior which mark the caudal limit of the thalamus. In Phots. 1 and 2 the distal part of the pineal stalk is seen extending through a narrow canal nearly to the dorsal surface of the cartilage, a considerable distance beyond the cephalic end of the lobi olfactorii. The basal part of the stalk can not be seen because it runs close over the roof of the "dorsal sac" (compare Phots. 23—27). Phots. 1, 2, 3, and 5 show the form and relations of this sac. In Phot. 1 it is intact. In Phot. 5 its roof is removed, showing the tela choroidea which forms its floor and separates it from the cavity of the fore brain, and showing the opening by which the "dorsal sac" communicates with the cavity of the 'tween brain. In Phots. 2 and 3 the sac is seen in median section and its relations to the fore brain and 'tween brain are very clear. The roof of the sac is

attached to the wall of the thalamus between the base of the epiphysis and the superior commissure. GORONOWITSCH was of course in error in considering this as a dorsal diverticulum of the fore brain. It is the paraphysis or Zirbelpolster of later authors.

The commissura superior and the ganglia habenulae may be seen in Phot. 5 in deep shadow just in front of the adhering ragged edge of the paraphysis, while in Phot. 6 they appear wholly isolated by the removal of all choroid parts of the 'tween brain roof. In the latter photograph the larger size of the right ganglion is evident. The ridge running forward from the ganglion on either side along the dorsal border of the thalamus is due in part to the tractus olfacto-habenularis. Beneath it lies the nucleus anterior. In Phot. 3 the ganglion habenulae occupies the caudal part of the cavity of the paraphysis and the nucleus anterior makes up a large part of the low triangular elevation seen directly ventrad to this ganglion. The relatively wide cavity of the thalamus leads down into the much more spacious cavity of the lobi inferiores, in front of which the floor of the 'tween brain is formed by the optic chiasma (Phot. 3).

The large inferior lobes are seen (on the left side only) in Photos. 5, 6, and 7, projecting far out laterally beyond the thalamus. In Phot. 4 the lobe appears as an olive-shaped body as large as the tectum. In front of it is the optic nerve, and its caudal wall is continuous with the less expanded, but still large, corpus mammillare. Ventral to the inferior lobes is the hypophysis and caudal to both the saccus vasculosus. In median section the cavity of the inferior lobe appears nearly circular (Phot. 3). It is bounded by a prominent rounded ridge which projects inward. At its caudal border this ridge is notched to give communication with the cavity of the corpus mammillare. From the point at which this communication is effected the cavity of the C. mammillare extends dorsad and ventro-cephalad in the form of a crescent. Caudad the C. mammillare communicates by a wide passage with the saccus vasculosus. Several of the lateral subdivisions of the saccus are visible in Phot. 3, as is also the close relation of the caudal end of the hypophysis to the saccus and the C. mammillare.

#### D. The Fore Brain.

The choroid roof of the fore brain fuses completely with the ventral wall of the paraphysis, so that they appear on gross examination as a simple membrane. After this membrane is removed

(Phot. 4) the lateral surface of the fore brain presents one fact of interest, namely that the corpus striatum rises much higher at the cephalic than at the caudal end. From the dorsal aspect (Photos. 6 and 7) the cavity appears narrower than that of the 'tween brain, but at about its middle there goes off to either side on the surface of the epistriatum, a groove which deeply marks the epistriatum and ends in a Y-division. In the young fish which were used for the greater part of the microscopic study, the epistriatum is relatively much smaller and the groove just mentioned is not present. The minute structure shows that we have here nothing to do with cerebral hemispheres, and these grooves can not be regarded as lateral ventricles as some recent writers would probably regard them. (Compare discussion of origin of cortex, page 235 and following.) They are due merely to unequal growth of parts of the epistriata in their later development. At the caudal end of the fore brain the floor is abruptly depressed near the middle line just in front of the chiasma (Phot. 3), forming the preoptic recess, the walls of which constitute the nucleus taeniae. At the cephalic end the dorsal membranous wall extends downward between the lobi olfactorii to the ventral surface. At either side of this membrane the cavity communicates with the cavity of one of the olfactory lobes (Photos. 3, 6, and 7). These lobes extend forward, diverging, as two bluntly spindle-shaped bodies whose surfaces are rough and longitudinally striated by the olfactory nerve fibres.

### III. Minute Anatomy.

#### 1. Description.

##### A. The Hind Brain.

###### a) Medulla oblongata.

On the basis of its minute structure the medulla may be divided into two parts, a basal portion and a dorso-lateral portion (Photos. 8—11). The basal portion is bounded laterally and dorsally by the spinal V tract, and corresponds to that part of the spinal cord lying lateral and ventral to the dorsal horns. The dorso-lateral portion lies dorsal to the spinal V tract and corresponds to the dorsal horns and tracts of the cord together with structures mesial to the dorsal horns. (Compare sections on the lobus vagi below, page 83 and 177—186.)

### I. Base of Medulla.

This includes the following structures which are continuous with structures of the same name in the cord: posterior longitudinal fasciculus, ventral horn or motor cells, ventral and lateral tracts with their tract and commissural cells. In this part there are situated also: the olive, the secondary vagus tract and nucleus, arcuate fibres, ascending and descending tracts connecting the medulla with higher parts of the brain.

Cells of the base of the medulla. — The motor cells surround the groove of the ventral horn but are not sharply separated from the tract and commissural cells. They measure 10–26 by 28–128  $\mu$ . The cell body is irregular, usually long and curved, sometimes pyramidal or cubical, The dendrites are large and numerous, and are directed toward the periphery, ending in numerous branches among the cells and fibres of the ventral and lateral tracts. The neurites arise either from the cell body or from the base of one of the dendrites, and usually or always enter the fasciculus longitudinalis posterior, to become the root-fibres of motor nerves at some other level. Only the cells of the nuclei of the III, IV, and V motor nerves send their neurites directly into the nerve roots. These will be referred to again in describing the origin of the several nerves.

Among the cells of the ventral horn are two large cells which give rise to MAUTHNER'S fibres. As noted above, the root fibres of the ventral VII form a strong and compact bundle which crosses the groove of the ventral horn. MAUTHNER'S cells lie immediately behind this bundle and partly enveloped by it. They measure about 60 by 375  $\mu$ , and have a form similar to that of the motor cells. Owing to their size and position these cells materially aid the ventral VII fibres in obliterating the groove. The neurite arises from the mesial end of the cell body and makes a convex bend cephalad as it passes toward the median raphe. The fibres pass caudad gradually approaching one another and decussate beneath the median groove (in one case about 260  $\mu$  caudad from the cells). The neurites are about 11 or 12  $\mu$  in thickness.

The tract cells are distributed throughout the entire area of the base of the medulla, except the external one-third or one-half of the thickness of the wall. They measure 10 to 16 by 16 to 60  $\mu$ . They are provided with from two to several dendrites, and vary greatly in the shape of the cell body and in the manner of branching

of the dendrites. The tract cells are smaller than the motor cells, the limit between the cell body and the dendrites is more sharply marked, and the dendrites have not so great an expansion or so profuse a branching as those of the motor cells. The neurites arise most often from one of the dendrites, sometimes at a considerable distance from the cell-body, pass ventrad or laterad and turn to become fibres of the longitudinal tracts. In most cases the neurites can be traced for only a very short distance in either frontal or longitudinal sections but I have no doubt that their fate is the same as that of neurites of tract cells in the cord, as described by LENHOSSEK ('92), MARTIN ('95), Van GEHUCHTEN ('95), AICHEL ('95), and RETZIUS ('95) in embryos of Selachians and Teleosts.

The commissural cells are in every way like the tract cells, except that their neurites cross the ventral raphe to enter the tracts of the opposite side.

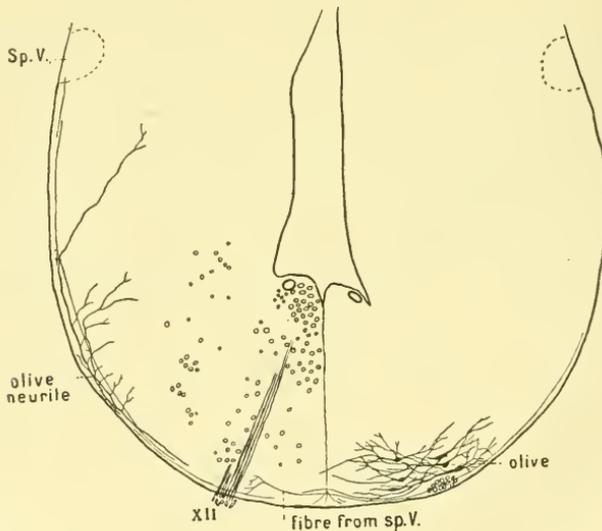


Fig. A<sup>1</sup>).

The lower olive (Fig. A). Immediately surrounding the cephalic two rootlets of the XII. nerve is a small group of fusiform cells arranged with their long axes parallel with the surface. The cells measure 8—16 by 16—32  $\mu$ . They have two or three dendrites, usually disposed transversely. The neurites arise either from the cell bodies or from the dendrites, cross the ventral raphe, course around the lateral surface, send collaterals into and finally break up among the lateral tracts.

1) For explanation of textfigures see page 251.

The neurites are coarse and somewhat rough and irregular, becoming thicker and rougher toward their terminations. Fine fibres which end among the cells of the lower olive come down around the lateral surface of the medulla from the spinal V tract. They have about the same calibre as the fibres of the cerebellar crest. They mostly or wholly cross the ventral raphe to end among the olive cells of the opposite side. Some of these may be collaterals of spinal V fibres, but it is probable that at least a part of them are neurites of cells in the acusticum or the cerebellum (compare page 191).

Fibre tracts in base of medulla. — The fasciculus longitudinalis posterior (Phots. 8—20) is made up of coarse medullated fibres, the smaller number of which come from the central diffuse nucleus in the thalamus (page 114), and the greater number of which come from the motor cells along the course of the fasciculus in the medulla. It gives immediate origin to the VI, to the ventral roots of the IX and XII nerves. The III and IV nerves arise from special nuclei. The ventral V and VII are intermediate in character. The motor nucleus of the V is elongated so that many fibres run parallel with the fasciculus, but separate from it, to reach their point of exit. The motor nucleus of the VII is chiefly caudal to the root and the fibres form a distinct group in the lateral part of the fasciculus as they run forward to their point of exit. It is probable that the fibres of the other nerves do not run any great distance in the fasciculus before passing out in the nerve roots.

The ventral and lateral columns are made up of short and long tracts. The short tracts consist of the neurites of commissural and tract cells. The long tracts include the tractus bulbo-tectalis, tractus tecto-bulbaris, tractus lobo-bulbaris, and others to be described below (page 124 ff).

Ventral roots of cranial nerves. — The XII or hypoglossus leaves the ventral surface of the medulla as four small rootlets. The fibres come from the fasciculus longitudinalis posterior, and are thick and heavily medullated.

The X or vagus has numerous ventral rootlets (in one case nineteen), which arise from the fasciculus, curve close around the groove of the ventral horn, and pass in a dorso-lateral direction to their points of exit immediately dorsal to the descending tract of the trigeminus (spinal V). The ventral vagus roots are composed of coarse medullated fibres which are never impregnated in my pre-

parations. The roots stand out very distinctly, however, by reason of the osmic acid staining of the medullary sheaths. I believe that all of the fibres of these roots come from other levels by way of the fasciculus. If any motor cells sent their neurites directly into these roots, they would probably be visible in my preparations, since the neurites of motor cells are usually impregnated for some distance from the cell.

The IX or glossopharyngeus has one ventral root which is in every way like the roots of the vagus just described.

The ventral root of the VII or facialis arises chiefly from cells situated some distance caudal to the root, the fibres forming a distinct bundle in the lateral part of the fasciculus (Phot. 12). A small number of fibres come from cells in the immediate vicinity of the root. The relation of the root fibres to MAUTHNER'S cells and the groove of the ventral horn has been described. The further course of the root is like that of the IX and X roots, except that the VII makes its exit ventral to the spinal V tract instead of dorsal to it.

The VI or abducens is a small nerve which arises from the base of the medulla at a level about mid-way between the VII and the N. lineae lateralis X. It has five or six very small rootlets placed in cephalo-caudal succession. Its fibres are heavily medullated and are never impregnated in my preparations. I have traced a few of them from the fasciculus long. post. in haematoxylin sections and by means of osmic acid blackening in GOLGI preparations. Many of them take an isolated and sinuous course within the medulla so that it is impossible to trace them by this means.

The ventral root of the V or trigeminus arises by several bundles (seven in one case), which vary in size and arrangement in different individuals. The bundles leave the brain close together within the space of 0,8 mm. The fibres forming these bundles come for the most part from groups of cells situated close to the central cavity just lateral to the ventral horn (Phot. 14, cf. page 66). The caudal bundle receives a few fibres from the caudal direction lateral to the fasciculus long. post. which I have not been able to trace to their cells of origin.

## 2. Dorso-lateral Portion of Medulla.

The dorso-lateral portion of the medulla is made up of the end-nuclei of the sensory roots of the V, VII, VIII, IX, X, and lateral line nerves. These centers are divided into two groups which are

distinct as to structure, central and peripheral relations, and function. The one group consists of the centers for the V, VIII, and N. lineae lateralis, viz., the nucleus of the spinal V tract, the tuberculum acusticum, and the lobus lineae lateralis. The other group is the center for the VII, IX and X nerves, viz., the lobus vagi, with the secondary vagus tract and its nucleus. The latter tract and nucleus lie within the limits of the basal portion of the medulla, but their description has been postponed until they could be taken up in connection with the lobus vagi.

α) General cutaneous, lateral line and auditory Centers.

The descending root of the trigeminus, or spinal V. — In *Acipenser* the dorsal tracts of the cord which correspond to the funiculi of GOLL and of BURDACH have their cephalic ending in a nucleus which is situated at the junction of the cord and medulla. This nucleus is an enlargement of the dorsal horn which stretches for some distance cephalad and caudad from the calamus and appears in well impregnated transverse sections as a dense mass of interwoven fibres. Sagittal sections are better suited for studying the cells and the endings of fibres in the nucleus. The cells measure 8—20 by 12—48  $\mu$ . They are ovoid, pyramidal, or irregular and have two or more dendrites which present characteristic angular bends. The neurites usually pass ventrad, but sometimes cephalad or caudad. There are present a very few larger cells, measuring 16—24 by 52—120  $\mu$ .

The fibres of the dorsal funiculi of the cord end by free arborizations in all parts of this nucleus. Other fibres, which descend from the medulla, are found ending by very profuse branches in the same nucleus. In transverse sections these fibres together with those of the funiculi are seen to cover the nucleus dorsally and partly surround it, like a cap. As both structures are traced forward the nucleus gradually diminishes and, a little cephalad from the calamus, gives way to the bundle of medullated fibres which continues forward as the spinal V tract, to be described below. The descending fibres of the trigeminus and the ascending fibres of the funiculi mingle and end alike in all parts of the nucleus, the spinal V being, however, the more important. In addition to this common nucleus there are a number of cells situated nearer the median dorsal raphe, forming an indistinct nucleus which receives fibres coming from the VIII and lateral line nerve roots which run

parallel with the spinal V tract and mesial to it. This bundle will be referred to below as the spinal VIII (page 80).

The spinal V tract (Phots. 8—14) forms a compact bundle at the very surface of the medulla and immediately ventral to the motor roots of the IX and X nerves. As it runs forward small bundles leave this tract to go out with several of the dorsal roots of the X nerve, and a large bundle goes out with the dorsal root of the IX nerve. In the region of the IX and X nerves the spinal V tract is separated from the acusticum by both dorsal and ventral roots of those nerves, while cephalad from the IX it comes in contact with the bundles of the VIII and lateral line fibres in the acusticum. It is still easily traced, however, as a very compact bundle, forward to the root of the trigeminus (Trig. I dors. of GORONOWITSCH), with which the entire bundle passes out of the brain (Phot. 14). The spinal V tract is, therefore, a tract of descending fibres, which take their origin in greater part from the cells of the Gasserian ganglion and in lesser part from some of the cells of the vagal and glossopharyngeal ganglia, enter the medulla and take a course caudad to end in a nucleus common to them and the dorsal funiculi of the cord. The fibres of the descending tract are seldom impregnated in my preparations except as they approach their nucleus of ending. For this reason it is difficult to determine whether any fibres leave the tract to find other endings. Many medullated fibres of fine calibre which seem to come from this bundle course around the lateral surface of the medulla, cross the median raphe and presumably enter the lateral columns of the other side. Arcuate fibres from the acusticum, as will be seen later, take the same course in some cases, and it is probable that all these fibres are of the latter character. Fine fibres running from among the spinal V fibres to the lower olive have been mentioned in describing that nucleus.

The spinal V tract represents only the smaller part of the root of the trigeminus from which it is derived. The remainder plunges deeper into the medulla and divides into ascending and descending portions. The transverse section of each of these portions is much greater than that of the superficial descending tract, but they are not so compact. The deep descending tract runs parallel with the superficial one, but near the central cavity. It is diffuse and mingles somewhat with the bundles of VIII and lateral line fibres by which it is separated from the superficial tract. In my preliminary com-

munication ('98b, p. 586) I stated that the fibres of the deep descending tract became arcuate fibres to the opposite side of the medulla. Further study has convinced me that this statement was founded on insufficient evidence. Although some of these fibres may cross the median line, I have no positive evidence that any of them do so. I now believe that the root fibres end in the internal part of the acusticum and that the arcuate fibres which I have found are all neurites of cells in the acusticum.

The ascending tract runs cephalad near the central cavity and enters a group of cells which I have called in my previous paper the nucleus of the median trigeminus. This nucleus is situated at the junction of the acusticum with the cerebellum, is directly continuous mesially with the granular layer of the body of the cerebellum and laterally with the acusticum and the granular layer of the lateral lobe. A large part of the trigeminus fibres pass through this nucleus into the body of the cerebellum. The nucleus has the same structure as the acusticum, except that it contains no PURKINJE cells.

*Tuberculum acusticum.* — This is the center for a part of the V, VIII, and lateral line nerves. A short distance cephalad from the calamus there appears in transverse sections dorsal to the X roots an area consisting of coarse medullated fibres and cells. Following it forward, it soon comes to be surmounted by a cap of very fine non-medullated fibres. The coarse structure is the tuberculum, the cap of fine fibres is the cerebellar crest of GORONOWITSCH. The general relations of these structures are shown in Phots. 8—15. In the region of the vagus and glossopharyngeus the acusticum is separated from the spinal V tract by the roots of those nerves. Between the several roots, however, there are to be seen in both frontal and sagittal sections, neurites and dendrites of cells in the acusticum extending ventrad to the spinal V tract. The neurites do not join the spinal V but form a bundle of fine fibres closely overlying that tract. These probably constitute at least a part of the fibres which end in the lower olive. The acusticum steadily grows larger as it continues cephalad. About 0,5 mm cephalad from the glossopharyngeus a large nerve of coarse medullated fibres enters the acusticum immediately beneath the cerebellar crest (Phot. 11). This is the N. lineae lateralis X. Farther forward the VIII and the ventral portion of the N. lineae lateralis VII enter the acusticum near together (Phot. 12). Cephalad from this point the acusticum

contains fewer cells, and consists chiefly of fibres of the VIII and lateral line roots on their way to the cerebellum (Phots. 12—15). At the cephalic end of the medulla the acusticum becomes continuous with the body and lateral lobes of the cerebellum. I shall now describe in detail the elements entering into the structure of the tuberculum acusticum.

Cells of the acusticum. — The most conspicuous of these are the large cells described and figured by GORONOWITSCH as PURKINJE cells. These are true PURKINJE cells which lie close beneath the cerebellar crest, in which their dendrites ramify (Phots. 37, 38, and 45). They measure 8—32 by 32—336  $\mu$ . In some cases there is a distinct cell body measuring 24 to 56  $\mu$  in length, but usually the cells are so much elongated as to have no distinct cell body. In many cases it is impossible to give measurements of the cells because there is no limit between the cell body and the dendrites. One such cell with an extremely elongated and irregular form is shown in Phot. 38. Frequently the greatest mass of protoplasm is at the base of the large dendrites (Phot. 37). These usually arise by a common thick stem from one end of the cell and divide and subdivide in the cerebellar crest. Each branch bears innumerable small spines which give to the dendrites their characteristic appearance. These spines are merely small pointed projections on the side of the dendrites and are of unequal length. The spines on the dendrites of cells in the tectum, inferior lobes, and epistriatum differ from these in being longer and bearing small rounded knobs at their ends. Compare Phots. 38, 41, 59, 75, and 79, which all have the same magnification. The end of the cell opposite the dendrites and hence away from the cerebellar crest, is often very slender and pointed. This end of the cell body always gives rise to the neurite. These cells regularly bear one or more small dendrites which do not enter the cerebellar crest and do not possess the small spines (Phot. 45).

In the case of some cells occupying the same position and having the general character of those just described, the dendrites which do not enter the cerebellar crest are more numerous and important. These cells measure 8—48 by 16—288  $\mu$ , and are as irregular and various in form as can be imagined. The smaller ones which show the least resemblance to PURKINJE cells are comparatively compact and regular in form and have numerous small dendrites ramifying in the acusticum. The larger cells which approach the PURKINJE type are elongated, crooked, and irregular in the extreme. These

are similar to the PURKINJE cell in Phot. 38; two are imperfectly shown in the upper part of Phot. 36. These cells are thus provided with two sets of well developed dendrites which must have different functions, since one set is in relation with the fine fibres of the cerebellar crest while the other ramifies in the substance of the acusticum. The neurite arises from the side of the cell or from the base of one of the dendrites.

There is a gradual transition from the cells last described to cells whose dendrites do not reach the cerebellar crest and which do not present any of the characters of PURKINJE cells. These are found in all parts of the acusticum and are smaller than the PURKINJE cells, measuring 6-22 by 16-112  $\mu$ . They may be considered as typical or primitive cells of this nucleus. They have ovoid, pyramidal, or irregular cell bodies with two or more dendrites. Their neurites become arcuate fibres to the opposite side of the medulla.

In the median portion of the acusticum are a considerable number of fusiform cells with relatively small bodies, measuring 12-16 by 32-80  $\mu$ . From either end of the cell arises a single thick and very long dendrite, the long axis of the dendrites and cell being usually parallel with the internal surface.

Finally, there are present at least in the cephalic portion of the acusticum a few cells with short neurites. The cells measure 12-16 by 20-28  $\mu$ , they are provided with two or three somewhat profusely and irregularly branched dendrites, and their neurites break up in end-branches within the acusticum.

I have mentioned above that the neurites of certain cells in the acusticum form a small bundle accompanying the spinal V tract. The neurites of all other cells in the acusticum, except those of the II type, take one of two courses. The great majority of neurites of the three classes of cells described — PURKINJE, transitional, and primitive acusticum cells — run to the base of the medulla. These fibres are only occasionally impregnated. They are gathered in small bundles or run singly and can be traced with some certainty by means of the darkened medullary sheaths. Some impregnated fibres I have traced across the ventral raphe, where they turn cephalad, but I believe that a considerable number turn forward without crossing. The fibres do not at once form a distinct bundle, but forward from the VIII nerve a bundle can be recognized which grows in size and compactness, gives off a bundle which

crosses with a fellow of the opposite side in the commissura ansulata, and continues up into the tectum, where the fibres are distributed in the middle zone. See description of tractus bulbo-tectalis below, page 127. The remainder of the neurites from the acusticum run laterad and bend ventrad, coursing around the lateral surface of the medulla and crossing the middle line in a superficial position. These fibres are medullated and are present through the whole extent of the acusticum. They are perhaps to be homologized with the external arcuate fibres of mammals, while those just described are internal arcuate fibres.

Afferent fibres. — The fibres of the lateral line X nerve enter the dorsal part of the acusticum as already stated. Few, if any, of these fibres end in immediate proximity to their place of entrance, but regularly run forward or backward in the acusticum. I have been unable to determine whether these fibres branch as they enter the brain, owing to faulty impregnation near the point of entrance. A considerable number of these fibres run caudad parallel with the spinal V tract and end in part in the nucleus funiculi and in part in the nucleus mesial to it (Nuc. acustici spinalis). The bundle here described receives additional fibres from the lateral line VII and from the VIII. The bundle was described in my preliminary paper and homologized with the spinal VIII in man ('98b, p. 585). In the same paper I stated that a part of the lateral line fibres became arcuate fibres to the opposite side of the medulla. I now wish, upon further study, to make the same correction with regard to these as I made above concerning the descending fibres of the trigeminus (page 77). The most of the lateral line fibres which turn forward in the acusticum run to the cerebellum. The paucity of cells in the cephalic part of the acusticum is correlated with the small number of fibres which end there.

The ventral root of the lateral line VII nerve enters the dorsal part of the acusticum just in front of the VIII. The fibres of this root have the same central disposition as do those of the lateral line X, except that a considerable number of fibres from this root reach the lobus lineae lateralis as will be described below (page 82).

The single large root of the VIII nerve enters the ventral part of the acusticum just caudal to the lateral line VII. Superficially its root lies immediately caudal and slightly ventral to the sensory root of the VII proper. As the root enters the medulla immediately dorsal to the spinal V tract some fibres divide into two unequal

branches. The smaller branch enters the spinal V tract while the larger goes on into the acusticum. Some relatively fine fibres seem to enter the spinal V tract without branching. The total number of fibres entering this tract is small. I have traced a few fibres to terminal branches around certain cells lying near the ventricle in the plane of the root, which I take to be the same as the Acusticuszellen of GORONOWITSCH. These cells measure 8—24 by 28—144  $\mu$ . They send their neurites ventro-cephalad to the other side of the medulla through the caudal part of the ansulate commissure. Some of the acusticus fibres form a small compact bundle which takes an ascending course on the internal surface of the acusticum and is closely invested by small cells whose dendrites wrap around the bundle and penetrate between its fibres. The bundle grows smaller owing to the fibres breaking up in relation with these cells. All the fibres thus far mentioned represent much the smaller part of the VIII root. The destination of the remaining greater number of fibres is difficult to determine owing to their becoming indistinguishably mingled with the lateral line fibres. The larger part, however, take an ascending course and enter the cerebellum, as will be described below (page 97). A considerable number of VIII fibres seem to take a descending course. Of these part join the spinal VIII tract described above and the remainder end in the acusticum. The same correction regarding arcuate sensory fibres is to be made here as in the case of the trigeminus and lateral line nerves.

*Lobus lineae lateralis* (*Lobus trigemini* of GORONOWITSCH). — For the sake of simplicity and clearness I have thus far not mentioned this structure in connection with the description of the acusticum. It is a prominent ridge overlying the cerebellar crest and extending from about the lateral line X nerve to a point a little caudal to the V nerve. It was called by GORONOWITSCH the “*Lobus trigemini*” and the nerve root arising from it he called the dorsal root of the second trigeminus (*T. II d*). The nerve elements in this body correspond in every particular to those in the acusticum as described above, and in my previous communication I have described it as a part of the tuberculum acusticum ('98 b, p. 586), and suggested the name *lobus lineae lateralis*. In the ventral portion of the lobus, bordering on the cerebellar crest, are found true PURKINJE cells. These measure 6—32 by 40—256  $\mu$ , and have the same characteristics as those in the acusticum. There are also

cells of transitional forms exactly similar to those described in the acusticum, measuring 16—20 by 160—240  $\mu$ . The cells with smooth dendrites which were described as typical for the acusticum are present here also, and measure 12—32 by 32—144  $\mu$ . Cells of GOLGI's II type are present in rather greater numbers than in the acusticum. Finally there are very small cells, measuring 8—10 by 10—16  $\mu$ , which resemble the granule cells of the granular layer of the cerebellum. In the lateral part of the lobus lineae lateralis these granule cells become more numerous, and on the lateral surface of the lobus there is a dense collection of such cells which may be traced forward into continuity with the granular layer of the cerebellum. This layer of granule cells is seen overlying the cerebellar crest in Phot. 14, which is a section just touching the cephalic end of the lobus lineae lateralis. I shall consider this special group of granule cells apart from the lobus lineae lateralis and describe it in connection with the cerebellum (page 96).

The neurites of the PURKINJE and other large cells in this lobe run ventrad around the cerebellar crest. Through the greater part of the length of the lobe these fibres pass around the internal (mesial) surface of the cerebellar crest, run through the acusticum to the base of the medulla and seem to comport themselves exactly as do the arcuate fibres from the acusticum. At the cephalic end of the lobe the cells send their neurites ventrad around the external (lateral) surface of the cerebellar crest which here begins to turn mesad to course around the border of the lateral lobe of the cerebellum. These neurites run cephalo-ventrad so that they reach the base of the medulla in the region of the commissura ansulata. I think that they pass to the opposite side in this commissure, although the relations in this region are so extremely complicated as to make the determination of the course of specific fibres exceedingly difficult. (Compare the analysis of the commissura ansulata below, page 205.)

The fibres which find endings in the lobus lineae lateralis are chiefly those of the lateral line VII nerve. This nerve is divided into two nearly equal portions, the ventral one of which has been described above as entering the dorsal part of the acusticum, while the dorsal one enters this lobe. The fibres of the dorsal root break up in all parts of the lobus in relation with its cells. Besides the fibres of this root a considerable part of the fibres of the ventral root pass through the dorsal part of the acusticum, course around

the internal surface of the cerebellar crest and enter the ventromesial angle of this lobe, breaking up in it as do the fibres of the dorsal root. It is possible that some fibres of the lateral line X enter this lobe in the same way. The neurites of cells in the lobus which run ventrad around the internal surface of the cerebellar crest run with these lateral line fibres, and together they constitute the conspicuous bundle of fibres connecting the lobus lineae lateralis with the acusticum, shown in GORONOWITSCH's fig. 53 and in my Phot. 3. Near the cephalic end of the lobus there is in the same situation a large bundle of fine fibres which come from the dorsal surface of the cerebellar crest and pass to the base of the medulla. I shall discuss the significance of these fibres in a later section (page 190 ff.).

β) Visceral and end-bud center.

The sensory roots of the VII, IX and X cranial nerves, exclusive of spinal V components and of the lateral line nerves which have often been assigned to the VII and X nerves, enter one common center in the medulla which in Ganoids and Selachians has been known as the lobus vagi, and in Teleosts has been described as two structures under the names of lobus vagi and lobus trigemini or lobus impar. I shall describe it under the name of lobus vagi, pending the discussion of its homologies in other Vertebrates.

In frontal sections of the cephalic part of the spinal cord of *Acipenser*, stained with haematoxylin, there is seen in the dorsal raphe a bundle of fine non-medullated fibres which is laterally compressed between the dorsal tracts. Close examination brings to light two or three very small bundles at either side of the dorsal raphe and imbedded in the dorsal part of the reticular substance surrounding the central canal (Fig. B, E). Following these forward, both lateral and median bundles are found to increase in size and to come together into a common bundle above and at the sides of the central canal as it rises toward the dorsal surface to open out in the IV ventricle (Fig. B, B). Farther forward (Fig. B, A) the bundle grows larger and commissural fibres appear, crossing above the central canal. Meantime the medullated fibres of the dorsal tracts have been pushed outward at either side, and are very sharply distinct from the bundle of fine fibres. Among the fibres of the median bundle and the commissure are a number of cells which appear to be nervous in character. In front of the commissure the

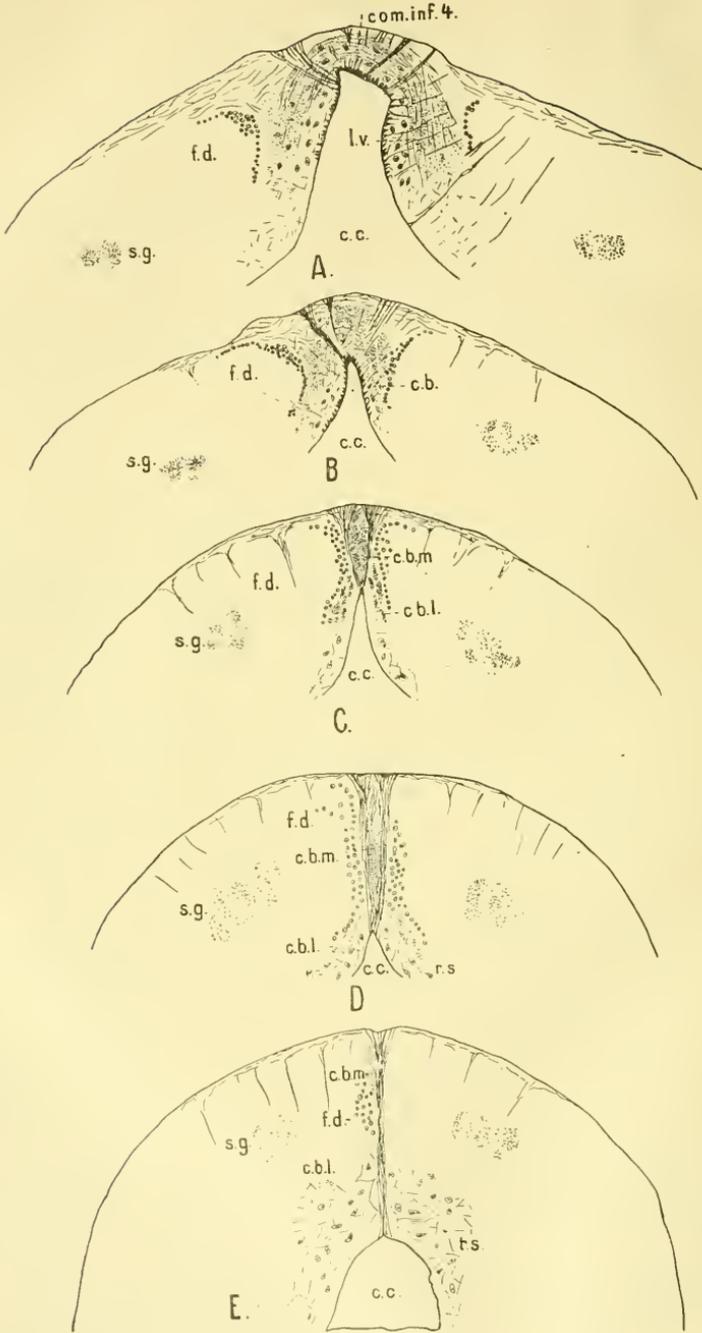


Fig. B.

central canal becomes the IV ventricle and the bundles of fine fibres at either side are easily traced forward into continuity with the structure which is recognized as the lobus vagi of GORONOWITSCH and others. The commissure, which bounds the IV ventricle caudally is the commissura infima Halleri, the cells in this commissure and at the sides of it constitute the nucleus of the commissure of CAJAL, and the bundle continuing caudally from the commissure is the cervical bundle of CAJAL ('96). These structures are all recognizable in sagittal sections, the cells of the nucleus and the cervical bundle being especially distinct in a series of sagittal sections stained by methylene blue and acid fuchsin. I have studied the same structures in two series of GOLGI sections, one frontal and one sagittal, the only series in which they were impregnated. From the sagittal sections I have taken three photographs (Phots. 29, 30, 31) which show the lobus vagi connected with the commissure by a considerable number of impregnated fibres, and show also one or two cells of the nucleus and a few fibres of the cervical bundle. Following the lobus vagi forward it increases gradually in size and forms a large projection into the IV ventricle. It is largest at about the level of the glossopharyngeus. In front of this point there appear an increasing number of medullated fibres arranged in bundles and cut across in frontal sections. The number of cells decreases and at the level of the VIII the lobe consists almost entirely of medullated fibres. Finally these bundles turn laterad and, piercing the wall of the medulla, form the sensory root of the facialis proper (Phots. 8—13). At the caudal end of the medulla the lobus vagi is the most dorsal structure, but farther cephalad it is overtopped and pushed mesad by the greatly developed acusticum.

Ending of sensory roots in lobus vagi. — The dorsal roots of the vagus are numerous and as they enter the medulla each rootlet divides into several bundles. These enter the dorso-lateral angle of the lobe and their fibres break up into end-branches chiefly in the dorsal and mesial portions (Phot. 8). The fibres usually divide by an equal Y-branching, and sometimes the branches diverge, one running cephalad, the other caudad. More often the two branches continue in a nearly parallel course and end not far apart. Although the end-branching of the individual fibres is not especially profuse, they enter in large bundles and their branches form a dense mass of nerve twigs.

The glossopharyngeus enters as a single large root which has the same disposition in every respect as the vagus roots (Phot. 9).

The root of the facialis, together with a few cells scattered among its fibres, forms the whole of the vagus lobe at its cephalic end. The fibres are coarser than those of the IX and X and they retain their medullary sheaths for a long distance as they run backward through the vagus lobe. Sooner or later the fibres lose their medullation, divide in Y-shape, and end as do the fibres of the vagus and glossopharyngeus chiefly in the median part of the lobe. Some of the VII fibres extend caudally beyond the IX. Occasional fibres, on the other hand, divide repeatedly soon after entering the lobe.

Cells in lobus vagi. — Scattered throughout the lobe, but more numerous in the dorso-median portion among the end-branches of the sensory fibres, are cells of GOLGI's II type (Phot. 22, Fig. C).



Fig. C.

These cells measure 10–26 by 32–40  $\mu$ . They have pyramidal or fusiform bodies usually with one large and several small dendrites. The neurite arises usually from the largest dendrite and often at a considerable distance from the cell body. It is in most cases directed toward the central or lateral part of the lobe and, after a longer or shorter course, breaks up into slender branches which end among the cells next to be described.

Situated chiefly in the lateral and ventral part of the lobe are cells whose neurites leave the lobe and find endings in other parts of the medulla or cord (Figs. accompanying Photos. 8, 9, 10). These cells which measure 8–16 by 20–32  $\mu$ , are distinctly pyramidal with the chief dendrites directed ventro-laterad. The neurites arise from the chief dendrites, are coarser than those of the preceding cells, and run ventro-laterad into the lateral tracts of the medulla. Here the fibres either turn forward or backward without dividing, or they divide and send one branch forward and the other backward. The ascending and descending fibres form a diffuse bundle ventral to the spinal V tract, and somewhat deeper in the medulla. The fibres are non-medullated

and take a strong impregnation which serves to distinguish them sharply from the medullated fibres with which they are mingled. Following this bundle caudally from the middle of the vagus lobe, it is found to grow constantly and gradually smaller until near the caudal end of the medulla, then it continues of about the same size down into the cord, and at the end of the series of sections it again decreases in size and is apparently about to disappear. Its decrease caudally is due to the fact that a much smaller number of fibres turn backward than forward and also to the fact that the fibres end in relation with the tract and commissural cells of the lateral columns. The neurites in the caudal end of the vagus lobe run into various parts of the lateral columns without joining this tract. The fibres which turn forward form a conspicuous but diffuse tract which continues to the cephalic end of the medulla and ends by profuse branching in a large nucleus described by MAYSER under the name of "Rindenknoten". For this tract and nucleus I shall use the names secondary vagus tract and nucleus. The position of the tract and nucleus is shown in the trace drawings accompanying (Phots. 8—16).

The nucleus lies in close contact with the ventral and cephalic surface of the acusticum and the nucleus of the ascending V tract, at the junction of those structures with the cerebellum. The fine fibres of the tract as they subdivide and enter the nucleus form a compact layer around the lateral and cephalic surfaces of the nucleus, somewhat in the form of the bowl of a spoon, the handle of which is represented by the tract itself. The end-branching is so profuse and the fibres are so heavily impregnated in all my preparations that the study of the cells and their neurites has not been wholly satisfactory. As shown by both haematoxylin and GOLGI sections, the nuclei of the two sides are connected by three commissures (sometimes four) of non-medullated fibres passing through the ventral part of the body of the cerebellum (Phots. 16, 17). These will be further described directly.

The most of the cells of the nucleus are small, measuring 12—18 by 12—32  $\mu$ . Their dendrites ramify among the end-branches of the fibres of the secondary vagus tract and their neurites are usually lost among these fibres, it being impossible to trace them far from their cells owing to their sinuous course and the density of the fibre mass. In the dorsal part of the nucleus the most of the neurites are directed toward the commissures. Other cells send their

neurites in various directions, but they can not be traced far enough to show what is their destination. It is only in the ventral part of the nucleus that I have found neurites which could be traced beyond the limits of the nucleus itself. These run mesad or ventro-mesad among the coarse medullated fibres of the tractus lobo-bulbaris cruciatus (Phot. 16 and Pl. 12), and are lost before the ventral raphe is reached. Whether these fibres end in motor nuclei in the medulla or pass forward to the lobi inferiores or elsewhere is a matter of speculation. It is possible that they cross to the opposite side and have the same destination as those which cross in the commissures through the cerebellum.

In addition to the cells just described there are fusiform cells measuring 10—16 by 16—24  $\mu$ , with two long thick, dendrites. They are disposed, for the most part, in the transverse plane and some are so placed that one dendrite extends (with the neurites of other cells) into the commissure half way through the cerebellum. It seems probable that the neurites of these cells go off from the ends of the dendrites in the commissures as is the case in certain cells in the nucleus taeniae in the fore brain (page 142).

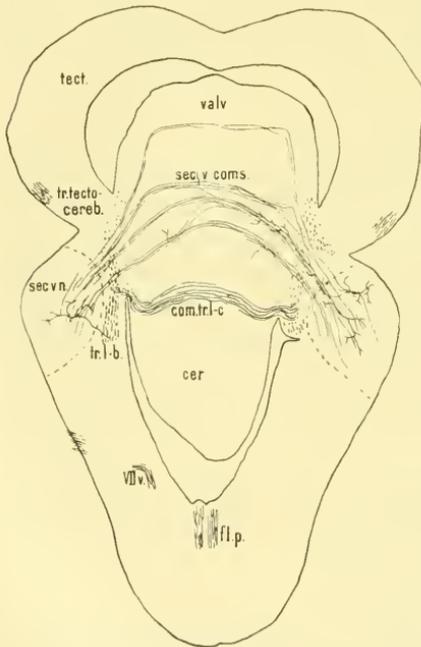


Fig. D.

The three commissures of the secondary vagus nuclei lie in nearly the same horizontal plane in the ventral part of the valvula. They are small and are sometimes interconnected by small bundles. As they pass through the cerebellum the fibres give off numerous collaterals. In Plate 12 I have represented the commissures as consisting of fibres of the secondary tracts as well as neurites from the nucleus.

I am not sure that any fibres of the secondary tract enter the commissures, since I have been unable to trace any such fibres into it individually. That fibres arising from the cells of the nucleus enter the commissures there can be no doubt.

Along the course of the secondary vagus tract, especially near its cephalic end it is pierced by the dendrites of numerous tract and commissural cells which may receive impulses from those fibres. In one series these cells are arranged in three somewhat definite groups, which may perhaps be regarded as supplementary nuclei. These would correspond to the cells of the lateral columns which serve as diffuse end-nuclei for those secondary vagus fibres which run caudally.

The cells in the cephalic part of the lobus vagi, among the incoming VII fibres, require a separate description. They are large irregular cells crowded among the bundles of the VII root, their dendrites twisting about in zig-zag manner. The cells and their large dendrites are surrounded by a network of extremely fine fibres whose origin and character are somewhat uncertain. They have the form of fine end-branches of nerve fibres and resemble the extremely fine end-branchings of the fibres of the bundles of MEYNERT which I have determined with certainty. I therefore believe these to arise from collaterals of the VII fibres. The neurites of the cells arise from the cell bodies or from some of the dendrites and pass backward along with the VII root fibres. Their destination I have not determined. I suppose them to be short neurites which break up in the vagus lobe in relation with the cells of the I. type.

b) Cerebellum. (Phots. 3, 4, 6, 7, 13—16.)

At the cephalic end of the medulla the acusticum with the nucleus of the ascending V bundle forms the entire thickness of the dorso-lateral wall. The acusticum is not, however, the most dorsal structure, since it is covered by the cerebellar crest and this again has above it a thin band of tissue which connects the lobus lineae lateralis with the granular layer of the cerebellum, as described above (page 82). Following these structures forward, the cerebellar crest makes a sweeping curve upward and forward and then inward, becoming continuous with the molecular layer of the lateral lobe of the cerebellum. The ridge of granule cells on the dorso-lateral surface of the cerebellar crest grows larger and spreads out on the cephalo-lateral surface of the lateral lobes of the cerebellum. Here the granular substance is superficial and this part of the cerebellum is without any molecular layer. Within the concavity of the curve formed by the cerebellar crest, the acusticum continues forward, upward and inward to become continuous with the granular

layer of the lateral lobe. Regarding the lateral lobes as the two pillars of an arch and following them mesially, we find that the granular layer becomes enormously thickened dorso-ventrally and hangs down into the cavity of the arch, while the molecular layer dips down between the granular layer of the two sides after the manner of the keystone of an arch. This great mass I shall call the body of the cerebellum. The mesial part of the acusticum and the nucleus of the ascending V tract become continuous with the lateral part of the body. The cerebellar crest, when it joins the molecular layer is not lost as a distinct bundle, but continues mesially and then caudo-mesially along the border of the lateral lobes at their junction with the plexus choroideus, and finally forms the most caudal and dorsal portion of the molecular layer in the middle line. Here these bundles do not enter what I have termed the keystone of the arch, but pass across the middle line, the fibres of the two sides decussating, and enter the lateral portion of the body of the cerebellum. The fibres of the cerebellar crest have their cells of origin here, as will be described below. The body of the cerebellum is continuous cephalad with the valvula, but the median molecular and lateral granular layers of the body become much less distinct in the valvula. The valvula is penetrated from the dorsal surface by a deep but narrow transverse cleft or fissure filled with connective tissue. This cleft marks externally the caudal boundary of the tectum. Its cephalic limb is the velum medullare anterius. The connection of the body of the cerebellum with the lateral walls of the mid brain is short in cephalo-caudal extent. The cephalic part of this connecting bridge may be considered as lying within the limits of the mid brain, and is occupied by bundles of fibres entering the cerebellum from the tectum and the lobi inferiores. The foregoing description of the cerebellum is based upon the study of its minute structure and is prefaced here in order to make the description of the minute structure more clear.

Although the lateral lobes of the cerebellum present the more "typical" arrangement of the layers and PURKINJE cells, the body and valvula are better impregnated in my preparations and I shall begin with a detailed description of the nerve elements in those parts. To describe the body first will be more convenient also because most of the fibre tracts coming to the cerebellum enter by way of the body.

### 1. Body of Cerebellum.

The granular layer. — The lateral portion of the body gives the appearance in haematoxylin preparations of a coarsely reticulated mass of medullated fibres among which are an enormous number of very small cells closely packed together. These cells are more numerous here than elsewhere, except a restricted part of the lateral lobe, so that this is one of the most deeply staining parts of the brain (Phots. 14, 15). These granule cells are the most minute cells in the brain of *Acipenser*, measuring 8—12 by 8—16  $\mu$ . They have rounded or ovoid bodies and are usually provided with two dendrites arising from the opposite poles of the cell. The dendrites are very short and have only a few hook-shaped or claw-like branches. In this respect they resemble very closely the granule cells of the Selachian brain (SCHAPER, '98). The neurite arises from some part of one of the dendrites. In the caudal part of the body the course of the neurites is very different from that of the neurites in the cephalic part. In the caudal part the neurites run dorsally and turn mesad to enter the "fimbria" in which they cross to the other side. Here they turn forward along the dorso-lateral surface of the body to reach the dorsal border of the lateral lobes, around which they continue as a distinct and compact bundle to form the greater part of the cerebellar crest. There is a gradual transition between the caudal and cephalic parts of the body with regard to the course of the granule cell neurites. In the cephalic part the neurites run at first ventro-mesad (Phot. 14), enter the median or molecular portion, turn dorsad and at the dorsal surface of the cerebellum run laterad in the molecular layer of the lateral lobe of the same side. The neurites of the granule cells do not bifurcate in the regular manner which is typical in the higher Vertebrates and which has been described by SCHAPER for Teleosts ('93) and Sharks ('98). In *Acipenser* when the neurites reach the molecular layer they bend toward the lateral lobes (or in those lobes turn caudad) without dividing. In the body of the cerebellum, however, these neurites frequently give off two or more collaterals in the granular layer. I have never been able to trace these collaterals into the molecular layer.

Besides the granule cells there are present a small number of larger cells which are most numerous in the near vicinity of the tractus tecto-cerebellares I and II (see page 128) and in the ventral

part of the body near the nucleus of the ascending V. These cells vary from a compact ovoid form measuring about 16 by 24  $\mu$ , to very elongated fusiform cells of which it is difficult to give measurements. All the cells are characterized by rather profusely branched dendrites which have moniliform thickenings on the small branches. The cells in the neighborhood of the tracts from the tectum have two dendrites, the larger of which runs forward among the fibres of those tracts, while the smaller is directed caudad and gives rise to the neurite at some distance from the cell, usually from the end of the dendrite which ends abruptly in a few small branches. The cells in the ventral part of the body are more irregular and have three or more dendrites which are long, much curved, and profusely branched only at their ends. The neurites arise from one of the dendrites at a distance from the cell body. All these cells are in relation with fibres coming into the cerebellum from the tectum or the acusticum (sensory root fibres of V and VIII). The neurites remain within the granular layer and in some cases seem destined to leave the cerebellum by way of the ascending V nucleus and the acusticum. I believe that such is, in fact, their course and that they may join the internal arcuate fibres from the acusticum (see above, page 79).

In the same region of the body in which the cells last described are found, there are a few cells of the II type. They are in every way like the first variety of II type cells in the valvula (see below, page 94).

The molecular layer. — In this layer, which forms a wedge or keystone between the lateral granular masses, there are found granule and PURKINJE cells. The granule cells, which are few in number, are in every way like those of the granular layer and send their neurites dorsally with those from that layer. These are to be regarded as granules which have become displaced by mechanical or other cause during development. A much greater mingling of the elements of the two layers is found in the valvula.

The PURKINJE cells are very conspicuous elements which lie in the molecular layer without regular arrangement. These cells vary greatly in the size of the cell bodies, measuring 16–32 by 24–224  $\mu$ , and in form they differ as widely as possible. In fact, the difference in measurement is due perhaps more to difference in form than to differences in volume. In some cases the cell body is somewhat sharply limited, and these cells measure 16–32 by 24–64  $\mu$ . The greater number of cells measure 16–24 by 112–224  $\mu$ , and I shall

describe these in more detail. The long slender body usually bears an enlargement at one end from which the large dendrites diverge. The nucleus may be in this enlargement or in another nearer the middle of the cell. The end of the cell body opposite the dendrites is drawn out to a slender point and becomes continuous with the neurite, which is thus always thick at its base and grows more slender as it leaves the cell. The cell body is frequently very irregular and crooked. One or more smaller dendrites usually arise from the side of the cell body. In measuring these cells I have taken the greatest thickness, which is often twice the average thickness. Consequently the PURKINJE cells differ much less in volume than the measurements above given would indicate. The dendrites are very large, spread widely in the molecular layer and are provided with the small spines which give them their characteristic appearance. The neurites of the PURKINJE cells are difficult to trace to any distance from the cells. In the body of the cerebellum I have always found them running in the molecular layer in the same direction as the neurites from the granule cells. The PURKINJE neurites rapidly decrease in calibre until they are with difficulty distinguished from the neurites of the granules. I have not found any going into the granular layer.

The ground substance of the molecular layer consists of fine fibres chiefly from the granular layer which are passing toward the dorsal surface to run in the molecular layer of the lateral lobe of that side to which their cells of origin belong. Toward the cephalic end of the body, where the structure resembles more and more that of the valvula, there are a few of the second variety of the cells of the II type described below.

## 2. The Valvula.

In the valvula the molecular and granular layers are so poorly defined that I shall describe the several elements in succession without reference to distinct layers.

The granule cells of the valvula measure 8—12 by 9—14  $\mu$ , and have the same appearance as those of the body. They send their neurites at first cephalo-mesad or ventro-mesad toward the keel of the valvula, where they turn to run dorso-caudad into the molecular layer of the lateral lobes. These neurites give off one or two, and in some cases several collaterals in the granular layer

at a short distance from the cells. I have not seen anything that I could interpret as T-branching of these fibres.

The PURKINJE cells offer variations in form and relations similar to those which have been noted in the acusticum. In the central portion of the valvula are cells corresponding in every way to the PURKINJE cells of the body. In the cephalic and dorsal portions of the valvula are numerous cells of a peculiar type which are connected by many transitional forms with the typical PURKINJE cells. Some of these cells have dendrites which present the characteristic appearance of PURKINJE dendrites, and have also dendrites which are devoid of the minute spines and present varicosities like those of ordinary dendrites or have larger moniliform thickenings. In the dorsal part of the valvula, near the velum medullare anterius, there are a number of these cells whose dendrites are all of the varicose or moniliform type. The cells shown in Phots. 42—44 are all of this extreme form. The cells which have these varicose dendrites lie in a part of the valvula which is filled with coarse fibres belonging to tracts from the tectum and other parts of the brain, and containing few of the fine fibres characteristic of the molecular layer.

In a single case I have found in the lateral part of the valvula a large cell with wide-spreading dendrites, which is shown in Phot. 35. It is to be classed with the large cells in the granular layer of the body. The neurite was not impregnated.

There are two varieties of cells of the II type in the valvula, distinguished by the character of their neurites. The cells of the first variety measure 10—16 by 16—20  $\mu$ , are numerous in both layers of the valvula and present no peculiar characteristics as compared with II type cells elsewhere (Fig. E). The smaller of these cells seem constantly to lie in the molecular layer and to send their neurites into the granular layer while the larger ones have no such regular arrangement. The cell body is ovoid or stellate, there are two or more dendrites, and the neurite is slender and divides into several long simple branches which have a wide expansion in the valvula. In a few cases I have found these cells sending their neurites into the lateral lobes. It may be that these neurites break up in the lateral lobes, but I have been unable to determine this point. The wide expansion of these neurites and the fact that some of them enter the lateral lobes suggest that they may be neurites of granule cells with T-branching which I have not found other-

wise. That such is not the case is shown by the great difference in the size and character of dendrites of these cells as compared with the granule cells, and by the fact that the neurites run in the granular and not in the molecular layer. If these are not cells of the II type, they must be considered as cells which send their neurites downward to the medulla through the granular layer and the acousticum.

The second variety of cells of the II type have very peculiar neurites (Phot. 39). The cells measure 10—22 by 20—80  $\mu$ , are ovoid or stellate in form, and possess several dendrites which present in greater or less degree the roughness characteristic of PURKINJE cell dendrites. The neurite is medium sized and presents at intervals club-like thickenings. The neurite divides at the thickenings but is not richly branched. The smaller branches have numerous moniliform varicosities instead of the club-like thickenings, and often are very profusely branched at their terminations or present in a very vague way the appearance of baskets. The neurites vary in thickness in proportion to the size of the cell. Although these cells vary greatly in size and in the degree of development of the spines peculiar to the dendrites of these and the PURKINJE cells, the character of the neurites seems sufficient basis for classing them together as a special variety of II type cells. They are most numerous in the part of the valvula and body near their junction with the tectum and lateral lobes (cf. page 190).

### 3. The lateral Lobes.

In the lateral lobes the granular layer is much greater in volume than the molecular layer, and the former is only in part covered externally by the latter. Upon the latero-cephalic free surface, as noted above, no molecular layer is present. The molecular layer, composed as it is of fine fibres which reach the dorsal surface from the median keystone portion of the body, is narrower in cephalocaudal direction than the surface of the lateral lobe. It thence continues laterad along the dorsal surface of the lobe and, growing narrower as it proceeds, it turns caudad to become the cerebellar crest on the dorsal surface of the acousticum. The number of fibres in the molecular layer when it leaves the body is many times greater than the number in the cerebellar crest. What becomes of the fibres between these two points is not easy to determine by direct observation. One large bundle leaves the cerebellar crest just in front of the

lobus lineae lateralis and runs through the acusticum probably to the base of the medulla. This bundle has been described above (page 83). Farther forward another large bundle takes a similar course toward the base of the medulla, passing on the external surface of the cerebellar crest (Pl. 13, bundle marked?). But these bundles account for only a small part of the decrease which takes place in the molecular layer. No considerable number of fibres leave the molecular layer to join the granular layer, but instead the molecular layer continually receives large numbers of fibres from the granular layer. All these considerations make it seem almost certain that the greater number of the fibres of the molecular layer end in relation with the rough dendrites of the PURKINJE cells which lie imbedded in the molecular layer. I turn now to the description of the nerve elements of the lateral lobes.

The granular layer. — The granule cells of the lateral lobes measure 8—12 by 12—18  $\mu$ , and are in every way like those of the body. They send their neurites into the molecular layer, where they turn caudad. These cells are extremely numerous and closely packed around the free caudal border of the lateral lobe and in the thin band which connects it with the lobus lineae lateralis. The cells which form this connecting band send their neurites, at least in part, forward along the dorsal surface of the cerebellar crest. It is probable that they turn into the crest and bend backward to run in the same direction as the other fibres of granule cells. I have found a few cells which send their neurites caudad among the ascending fibres of the VIII. These are to be classed with the cells in the body whose neurites run in the granular layer. Cells of the II type are much more numerous near the junction with the body than elsewhere in the lateral lobes, and those whose neurites present the club-like thickenings I have found only in this region,

The PURKINJE cells present the same appearance and the same variations in form and size as do those of the body (Phots. 40, 41). The differences in form affect the measurements of these cells in the same manner as in the body, and they may be assigned to two groups measuring 16—20 by 32—48  $\mu$  and 8—12 by 96—288  $\mu$ . The cells are arranged with some regularity at or near the periphery of the granular layer and the dendrites ramify in the molecular layer. The parts of the lateral lobe in which the molecular layer is wanting is without PURKINJE cells also. There seems to be no constant relation between the disposition of the dendrites and the planes of

the body. Although the dendrites of a given cell show a tendency to expansion in one plane this plane may be variously placed. Owing to the extraordinary irregularity of form of the PURKINJE cells it almost never happens that the neurite can be traced away from the cell. In one or two cases I have found the neurite turning outward as if to enter the molecular layer.

The molecular layer. — This layer contains occasional granule cells whose neurites pass in the common direction with the fine fibres of the layer. There are present also a few cells of the II type, which measure 10—12 by 20—28  $\mu$ . These are situated superficially in the molecular layer and are of two forms. One form is pyramidal with dendrites directed inward, the other is stellate with dendrites and neurite disposed parallel with the surface. In a few cases I have found these cells possessed of two short neurites. These cells seem to constitute a simple cerebellar cortex. Some cells among them are probably of the I type. In the cerebellar crest I have found one cell whose short neurite presented the club-like thickenings characteristic of the second variety of II type cells in the valvula. This cell measured 16—20  $\mu$ .

The fibres entering the cerebellum end almost exclusively in the granular layer. The ascending fibres of the VIII and lateral line nerves mostly spread out in the lateral lobes. Although they are not well impregnated they constantly present one or two simple varicose branches in the granular layer. In sections taken in favorable planes it is readily seen that these fibres do not enter the molecular layer, except that their tips may in some cases reach that layer. The more mesially situated of these fibres enter the body of the cerebellum together with a great part of the ascending V tract. Many of the V fibres end in the group of cells which I have called the nucleus of the ascending V, but at it is impossible to draw a limiting line between this structure and the body of the cerebellum, it may be disregarded for purposes of histological description. The V fibres penetrate deeply into the lateral or granular portion of the body and may reach the valvula. At the caudal end of the tectum the tractus tecto-cerebellaris I (Pl. 13) enters the cerebellum at the junction of the body and valvula (Fig. E). The bundle is not large but is very conspicuous because of its coarse varicose fibres which are beautifully impregnated. As they enter the cerebellum these fibres thicken and present almost the appearance of protoplasmic processes. They divide, with few exceptions, in

T-shape. One branch of each fibre passes together with its fellows in a compact bundle caudally along the lateral surface of the body of the cerebellum and breaks up in somewhat profuse end-branches in the granular layer and especially in relation with the large cells.

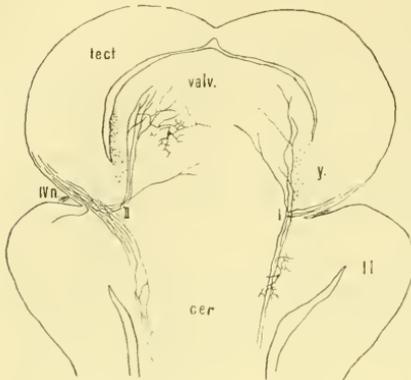


Fig. E.

Only a few of the tips of these end-branches enter the molecular layer in the keel at the caudal end of the body. The other branches of the fibres of this tract diverge in the valvula without regular arrangement. Immediately ventral to this bundle another and larger bundle from the tectum enters the cerebellum, the tractus tecto-cerebellaris II (Pl. 13 and Fig. E). This second bundle comes from the middle layer of the tectum, and consists of fine and coarse fibres

which, when they enter the cerebellum, diverge in all directions to end in the valvula and in the granular layer of the body and of the lateral lobes.

In the lateral wall of the mid brain there is a very large tract of fibres which come from the cells of the lobi inferiores by way of the decussatio postoptica and are destined to end in the cerebellum and medulla. This is the tractus lobo-cerebellaris et bulbaris cruciatus (Pl. 13, see page 134). When this tract comes opposite the bridge between the cerebellum and the lateral walls of the mid-brain, it sends a small part of its fibres into the cerebellum. Farther caudally a second, larger, bundle enters the cerebellum, and later a third bundle enters the cerebellum and decussates with its fellow of the opposite side, forming the largest of the commissures through the body of the cerebellum. The remainder of the tract passes on into the medulla. Along with these bundles there enter the cerebellum two other bundles, one of fine and one of coarse fibres, from the lobi inferiores, the tractus lobo-cerebellaris et bulbaris rectus (Pl. 13, see page 134). The fibres of all these bundles become so mingled after they enter the cerebellum that it is impossible to trace them separately, and I am inclined to believe that their distribution is the same, viz., to the granular layer of all three divisions of the cerebellum. It is noteworthy that the cells of the II type are most numerous among the fibres of these tracts.

There enter the cerebellum two other bundles which will be more fully described later (page 136). The one bundle (*y*) comes from the base of the mid-brain, its fibres emerging from among those of the fasciculus longitudinalis posterior and the antero-lateral tracts in the vicinity of the nucleus of the IV nerve. I have been unable to find the cells of origin of these fibres. The fibres are coarse and varicose and heavily medullated, and are very well impregnated throughout the greater part of their course. They run parallel with the fibres of the IV nerve and enter the valvula at the very cephalic border of the bridge connecting with the mid-brain. They then pass dorsally on the lateral surface of the valvula to its dorso-cephalic surface where they turn mesially and in part decussate, in part turn ventrally into the median part of the valvula. In this way they are distributed generally to the dorsal and cephalic portions of the valvula. The fibres are coarse and very varicose, lose their medullation as they enter the valvula and are beautifully impregnated, so that they present a striking and characteristic appearance in all my preparations. They end for the most part in relation with the PURKINJE cells of this region which were described above as having moniliform or varicose dendrites. The same cells are surrounded to a greater or less extent by fibres of the tracts from the tectum and the inferior lobes. The second tract referred to consists of fibres from the nucleus ruber tegmenti which run with the fine-fibred portion of the direct tractus lobo-cerebellaris et bulbaris, and have the same distribution in the cerebellum.

Apparently all the fibres which leave the cerebellum go by way of the cerebellar crest, including two bundles which leave the crest at about the cephalic end of the acusticum to go to the base of the medulla. One of these runs from the inner surface of the cerebellar crest into the internal part of the acusticum (page 83) and the fibres seem to have the same disposition as the internal arcuate fibres from the cells of the acusticum. The other leaves the external surface of the crest in front of the lobus lineae lateralis and passes ventrad on the external surface of the medulla (cf. page 190).

## B. The Mid Brain.

The side walls and base of the mid brain are largely made up of tracts of fibres, most of which arise in the grey nuclei of the 'tween brain. Added to these are fibre tracts connecting the tectum opticum with the hypothalamus and hind brain, and a large number

of decussating or commissural bundles in the base of the mid brain. These fibre tracts can be described best after I have treated of the grey masses contributing to them.

a) Tectum opticum.

In the description of the external features of the brain I have mentioned the groove which separates the tectum from the cerebellum, the less marked grooves which indicate the lateral limits of the tectum, and the deep mid-dorsal groove which divides the tectum into corpora bigemina. The cephalic limit of the tectum is marked by the posterior commissure and the epiphysis. In frontal sections stained with haematoxylin certain points in the structure can be made out which will be of topographical importance in the description of the minute structure (Photos. 16—22). It is seen that the tectum is thin along the line of the dorsal groove and is made up of fibres passing from side to side, the dorsal decussation. At either side of the dorsal groove the ectal portion of the tectum is made up largely of small bundles of medullated fibres cut across in frontal section. These are the fibres of the optic nerve. The groove which marks the lateral border of the tectum is seen in section to be very distinct, and in its cephalic part the tectum is sharply separated from the side wall of the 'tween brain (nucleus ruber tegmenti) by a thin septum of connective tissue. Dorsal to this groove the ectal portion of the tectum is made up of medullated fibres which are most numerous near the caudo-ventral angle of the tectum. These are mostly fibres from the tectum to the hypothalamus, cerebellum and medulla, although there are also a few optic fibres in this position. In sections through the caudal part of the mid-brain (Phot. 18) there is seen a ridge projecting into the central cavity from near the lateral border of the tectum, the torus semicircularis Halleri. The remainder of the tectum presents what may be considered the typical structure. Bordering upon the cavity is a zone consisting of several layers of cells which send radial processes out through the thickness of the tectum, giving it a radial striation. The inner zone of fibres comprises about one-fifth of the thickness of the tectum. The outer four-fifths is largely made up of fibres, so that it has a "molecular" appearance. Imbedded among the fibres are cells, the number of which is best indicated by the photographs referred to. Besides these two zones it is im-

possible to recognize in haematoxylin sections any well marked division of the tectum into zones of cells and fibres.

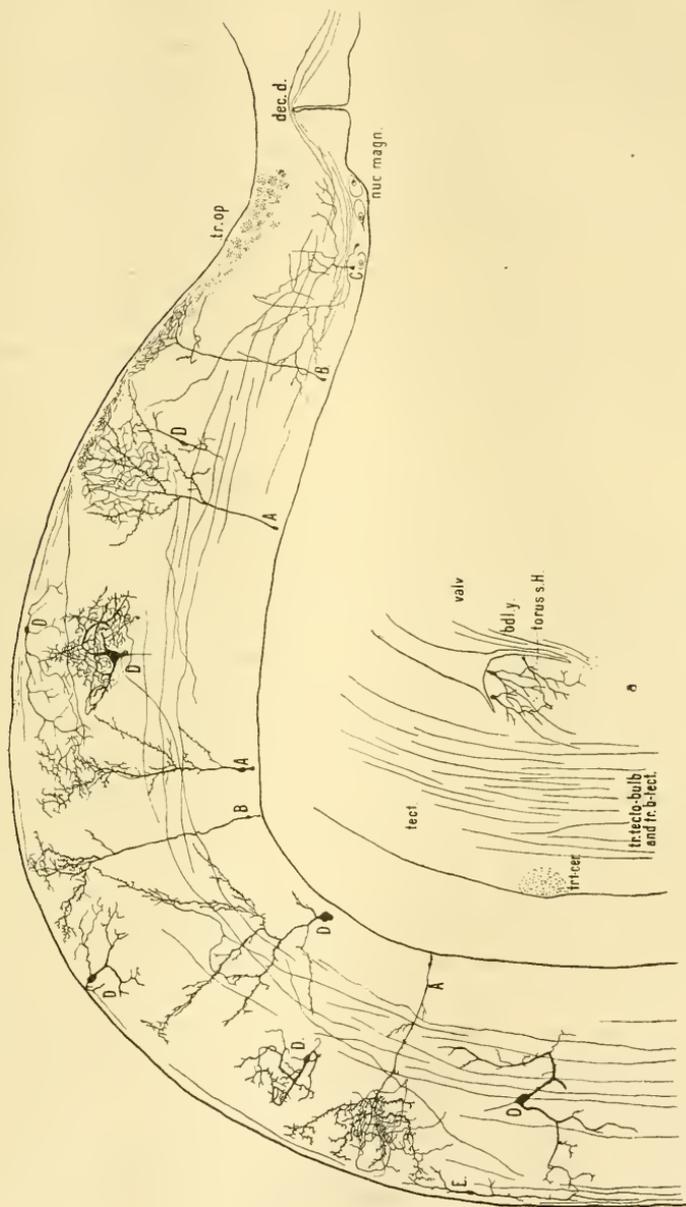


Fig. F.

In GOLGI sections, however, there are readily noticeable two zones in which fibres are more numerous. One of these zones occupies the middle one-third of the thickness of the tectum and in places, especially near the mid-dorsal line, extends into the internal one-third. The second zone occupies the outermost part of the tectum, seldom extending deeper than the external one-fifth. I shall refer to these zones as the middle and superficial fibre zones. The inner zone of cells includes glia and nerve cells, both of which have radial processes extending toward the ectal surface. In the thicker "molecular" zone the cells seem to be nearly all nerve cells. I shall proceed to describe the cells of both zones, grouping them into five types according to the form of the cell body, the character and position of the dendrites, and the probable destination of the neurite. In determining the function and classification of the cells, the disposition of the dendrites and neurites are by far the most important considerations.

### 1. Cells of Tectum. (Fig. F.)

Type A: cells with radially placed dendrites and short neurites (Phots. 50, 51). These cells have ovoid or fusiform bodies which are usually placed in the inner cellular zone and have central processes reaching the cavity. They may stand in the inner one-third of the molecular zone and have no connection with the central cavity. The cell bodies measure 6—32 by 12—40  $\mu$ . They may, however, be divided into two groups according to the size of the cell body and the size and number of the dendrites. The smaller cells measure 6—12 by 12—18  $\mu$ , have each a single thick dendrite which rises straight to the periphery, and breaks up in profuse branches in the outer one-sixth of the tectum. The larger cells measure 12—18 by 24—40  $\mu$ , have each a large dendrite which immediately or soon divides into several large branches which diverge as they rise toward the periphery and break up in the outer part of the tectum as do those of the smaller cells. The dendrites of both large and small cells are coarse and rough, often showing characteristic spines which differ from those on the dendrites of the PURKINJE cells and resemble those on the dendrites of cells in the lobi inferiores and the epistriatum, in that they bear small knobs at their ends. The neurite, in the case of all the cells of this type, arises from the dendrite at some point, usually a short distance beyond the first division of the dendrite. It thus happens that the

point of origin of the neurite is sometimes removed from the cell body by a distance equal to four-fifths of the thickness of the tectum, or twenty times the length of the cell body itself. In these cases the point of origin of the neurite is much nearer to the end of the dendrite than to the cell body. In the case of the larger cells whose dendrites branch near the cell, the neurite arises from the dendrite at no great distance from the cell body. Compare Fig. G with Photos. 50 and 51. The neurite usually rises toward the surface along with the branches of the dendrite, gives off some branches, recurves into the deeper parts of the tectum and breaks up in numerous end branches within the outer one-third. In rare cases the neurite breaks up in the middle one-third of the tectum.

Type B: cells with radially directed dendrites and long neurite. I have found in a few cases cells which cannot be distinguished from those of type A, except that their neurites seem destined to some point beyond the tectum. The neurite comes from the dendrite, rises to the surface of the tectum and turns laterad or cephalad in the superficial fibre zone. It is probable that these fibres enter the optic nerve and go to the retina (cf. pages 198, 200).

Type C: cells of the torus longitudinalis Halleri. The cells bordering on the cavity near the dorsal decussation bear a certain resemblance to cells near the mid-ventral line in the hypothalamus and fore brain, to be described later. The cell body measures 8—12 by 14—32  $\mu$



Fig. G.

is fusiform and has a central process reaching the cavity. There is one thick dendrite arising from the peripheral end of the cell which very soon divides into several branches. These are much more slender than the dendrites of the cells of the type A, and are always smooth. The dendrites diverge widely and end in the middle and outer thirds of the tectum without any profuse branching. The neurite arises from the dendrite not far from the cell body, ascends to the middle third of the tectum, and turns laterally in the middle fibre zone. These cells have a peculiar delicate appearance owing to their slender smooth dendrites. The one shown in Phot. 47 stands some distance from the middle line and has larger dendrites than those near the middle line. The cell in Phot. 48 is a little more typical. Its neurite makes a loop before turning laterally, which is very difficult to photograph.

Type D: stellate cells in the molecular zone (Photos. 49, 52, 57). These cells present very wide differences in the size, form and position of the cell body, but agree in the character and disposition of their dendrites and in the course of their neurites. The bodies of these cells measure 12—20 by 16—32  $\mu$ , and are found at all levels of the molecular layer. They are sometimes bipolar with two dendrites in a horizontal or oblique position (Phot. 52), sometimes stellate with three or more dendrites (Phot. 49) which may be short but very richly branched (Phot. 57). Near the surface of the tectum are many bipolar or stellate cells whose two or more dendrites spread parallel with the surface and send their branches deep into the substance of the tectum. Although these cells differ so widely in their form and position, they all have coarse and richly branched dendrites which break up at the same level in the tectum, viz., within the third and fourth fifths, measuring from within outward. A stronger reason for grouping these cells together is found in the course of their neurites. The great majority of the neurites of these cells enter the middle zone of fibres and the remainder join the superficial fibre zone. The fibres of both these zones enter indiscriminately into the formation of the tracts to the lobi inferiores, cerebellum, and the medulla. Afferent fibres to the tectum also run in these zones, but the efferent fibres arise mostly or wholly from the cells of the types C and D. Some of the neurites of the cells D go toward the dorsal decussation. These I regard as decussating fibres which run in the corresponding tracts on the opposite side. I conclude, therefore, that the neurites of these cells go to the lobi

inferiores, cerebellum or medulla, and it is worthy of note that the zone of expansion of the dendrites of these cells corresponds in a general way to the zone of expansion of the neurites of the cells of type A.

Type E: superficial fusiform cells (Fig. F). In the outermost layer of the tectum are a considerable number of fusiform cells with two long dendrites running parallel with the surface. These cells with their dendrites lie among the fibres of the superficial fibre zone. The cell bodies measure 8—16 by 12—32  $\mu$ , the dendrites are long and meagerly branched. The neurite arises from one of the dendrites at some distance from the cell body, or the dendrite becomes transformed into a slender smooth fibre, which is the neurite. In all cases where I have found the neurite, it arises in one of these ways from that dendrite which is directed laterally, and the neurite runs laterally and ventrally with the tracts to other parts of the brain.

Cells of doubtful character. I have found a few stellate cells situated in the middle third of the tectum whose dendrites expand at the same level as those of the cells of the type C, but are neither thick nor richly branched. The cell bodies measure 12—18 by 14—20  $\mu$ . The neurites enter the middle zone of fibres. I have found a single cell situated at the surface of the tectum near its lateral border which has a pyramidal body and a single dendrite directed centrally. The neurite joins the superficial fibre layer. Both of these cells correspond to these of type D in the disposition of their dendrites and in the course of their neurites.

In drawing Fig. F I have tried to represent a typical section of the tectum by drawing examples of all the forms of cells from different series of sections.

*Torus semicircularis Halleri*. — The cells of the torus are fusiform and are arranged in an inner cellular zone with their dendrites directed radially outward. They measure 8—24 by 16—32  $\mu$ . They are thus placed similarly to the cells A and B of the tectum, but they are larger and with respect to their neurites they are to be classed with the cells D. The neurites arise from the basal part of the dendrites and enter at once the tractus tecto-bulbaris. The greater number of fibres run in the crossed tract through the commissura ansulata (see page 125 below).

*Nucleus magnocellularis*. — In *Acipenser* as in other lower Vertebrates there is found in the cephalic part of the tectum,

at either side of the mid-dorsal line, a collection of very large cells irregularly grouped in one or two layers bordering on the central cavity. These cells are never impregnated in GOLGI preparations, so that it is impossible to study their dendrites satisfactorily, or to determine whether they have neurites. A few of the cells are found as far caudally as the middle of the tectum, but the great majority are situated dorsal to the posterior commissure, surrounding a blind pouch of the aqueduct which extends forward above that commissure (Phot. 22). The cell body is usually pear-shaped with a single large process from the smaller end. There may be two or more smaller processes from other parts of the cell. The smaller end of the cell is usually turned away from the cavity and the large process arising from this end of the cell turns at once laterally and can be traced for some distance in haematoxylin sections as a very thick fibre running just over the ependyma cells and among the nerve cells of the inner zone.

## 2. Fibre Tracts in Tectum.

I shall defer the description of these tracts until after the 'tween brain nuclei have been described and shall take up all the tracts of the mid and 'tween brain in one section (see page 124).

### b) Side Wall and Base of Mid Brain.

#### 1. Central grey Matter.

The side walls of the mid brain are so filled up with fibre tracts that the grey matter is reduced until it is comparatively unimportant. The cells have much the appearance of the tract and commissural cells in the medulla and, I believe, are to be directly compared with them. There is, however, a large nucleus probably belonging to the central grey matter, which serves as the place of ending of the bundles of MEYNERT. I shall here describe the cells of this nucleus, leaving the tracing of the bundles of MEYNERT and the proof that they end in this nucleus until I take up the detailed description of the fibre tracts (see page 130). The nucleus lies near the central cavity dorsal to the commissura ansulata. It extends from the mid-ventral groove, ental to the fasciculus longitudinalis posterior, laterally to near the point of connection of the valvula with the side wall of the mid brain. Its cephalic border is clearly defined and lies a short distance caudal from the cephalic border of the commissura ansulata. It extends caudally to a point some-

what caudal to the cephalic end of the acusticum. More exactly, in a young *Acipenser* about 30 cm in length the nucleus is about 1,4 mm long, its cephalic border lies about 0,4 mm caudal to the point of exit of the III nerve, and its caudal limit is about 0,8 mm cephalad from the point of exit of the motor V nerve. The nucleus therefore lies partly in the mid brain and partly in the medulla. The elements making up the nucleus are relatively large, larger than the measurements of the cell bodies would indicate. The cell bodies are usually stellate, but occasionally fusiform or pyramidal, and measure 10—24 by 16—32  $\mu$ . In measuring these cells it is very difficult to decide where the limit between the cell body and the dendrites lies. The dendrites are very thick and grow smaller only very slowly as they leave the cell. In all cases I have taken the smallest possible measurements, considering as cell body only the collection of protoplasm immediately surrounding the nucleus. The dendrites are richly branched and expand widely in the lateral columns. The cells which lie near the middle line, ental to the fasciculus, send their dendrites mesially around the fasciculus and ventrad at either side of the ventral raphe, where they branch among the fibres of the bundles of MEYNERT as they emerge from

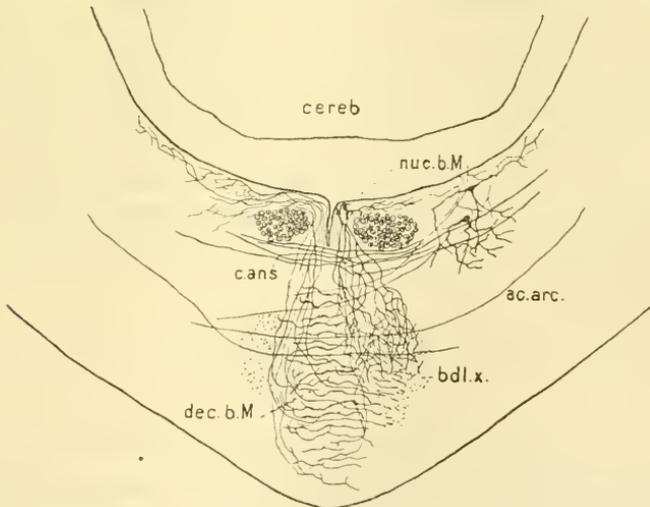


Fig. H.

the decussation (Fig. H). The neurites usually arise from the base of one of the dendrites, sometimes from the cell body. They are medium-sized smooth fibres which give off no collaterals so far as

I have seen. They always run ventro-mesad, ventral to the fasciculus, and cross the middle line in the commissura ansulata. They are lost to view in the ventral column of the opposite side. In its caudal part this nucleus seems to merge with those cells in the tuberculum acusticum which border on the cavity, the Acusticuszellen of GORONOWITSCH. It is difficult or impossible to distinguish these from one another or either from the commissural cells of the medulla (cf. page 81, above). I have mentioned in a previous paper ('98a) the fact that both the bundles of MEYNERT and a bundle which comes up from the medulla end in this nucleus. The detailed description of these bundles and their manner of ending appears below (page 130).

Cells of the corpus interpedunculare. — Among the decussating fibres of MEYNERT'S bundles and caudal to the cephalic thick portion of the commissura ansulata there are a few very small cells with small and poorly branched dendrites. The neurites start from the cells in a dorsal direction. I have found only three or four cells in this region in two GOLGI series, and haematoxylin sections show but very few cells present here.

## 2. Nuclei of the III and IV Nerves.

The impregnation of these nuclei is so faulty in my preparations that it has not been possible to trace the neurites from the cells into the motor roots in any case. I have found a group of motor cells at about the cephalic border of the commissura ansulata to which I have traced the III nerve by means of its medullary sheaths. The nucleus of the IV nerve I have not recognized with certainty, probably, because it has few cells, the nerve itself being very small.

## C. The 'tween Brain.

### a) Epithalamus.

#### 1. The Epiphysis and Pineal Gland.

Immediately cephalad from the posterior commissure the cavity of the 'tween brain is produced dorsally into the epiphysial sac and from this the pineal stalk extends upward and forward over the paraphysis. The dorsal decussation of the tectum has its cephalic limit at the epiphysial sac. However there continues forward from the dorsal decussation and apparently continuous with it, a thin

layer of fibres decussating superficially dorsal to that sac. This I shall call the decussatio epiphysis. It is, as I shall show, distinct from the dorsal decussation and is in no way related to the commissura habenularis

(or commissura superior), since the latter is ventral to the epiphysis. The fibres from this decussation (Figs. J, K) may be traced downward and forward, within and in front of the optic bundles, and are lost in the region of the nucleus anterior. These fibres are in part neurites arising from the epithelial cells of the epiphysial sac.

Other fibres of the epiphysial decussation end freely among these epithelial cells. I have been unable to determine the source of the latter fibres, owing to the extreme complication of the bundles through which they approach their place of ending. I have demonstrated the presence of free endings of nerve fibres among these cells in methylene blue preparations of Teleost brains as well as in GOLGI preparations of *Acipenser* brain. Many of the fibres in the epiphysial decussation give off several fine branches which penetrate between the epithelial cells and end in contact with them. The cells seem to have no dendrites, or only very short processes, so that they must receive impulses chiefly or only from the fibres ending between them. I have made a careful examination to determine whether this epithelium can be compared with that of the saccus vasculosus (page 119), and conclude that the total absence of anything corresponding to the tufts of cilia on the saccus cells makes a comparison of the two impossible. The groups of cells here described must be regarded as a special nucleus, although perhaps rudimentary or degenerated, which may have had some connection with the pineal eye.

Besides the fibres which arise from or end among the epithelial cells, there are other fibres in the epiphysial decussation which cross

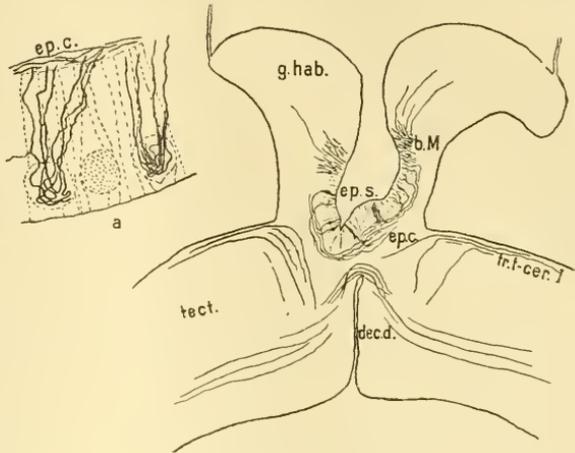


Fig. J.

from side to side and are traced as far as the region of the nucleus anterior, forming a part of the common longitudinal bundle of this region (page 112). Whether these fibres are related to the nucleus anterior or to some more distant nucleus, I can not decide. I have been unable to find either cells of origin or end-branching. In addition to these three sets of fibres, there are a few fibres which leave this decussation to join the dorsal decussation of the tectum. I consider that this is due merely to an incomplete separation of the two decussations. This may account also for the fact that occasional fibres go from the epiphysial decussation to join the tractus tecto-cerebellaris I, since this tract is made up in part by fibres from the cephalic part of the dorsal decussation.

In some of my later GOLGI preparations I have been fortunate enough to have nerve fibres in the pineal stalk impregnated. Although these preparations are not altogether satisfactory, I find a number of slightly varicose fibres which have a very direct course in the proximal portion of the pineal stalk. On reaching the base of the stalk these fibres turn laterally over the dorsal wall of the epiphysial sac at the cephalic border of the epiphysial decussation. Some of the fibres, at least, then turn cephalad and enter the ganglia habenulae. I have traced about an equal number into each ganglion. Whether all these fibres have the same destination I am unable to say. It is possible that some of them are in relation with the epithelial cells of the epiphysial sac.

## 2. The Ganglia habenulae.

In frontal sections through the epiphysial sac the bundles of MEYNERT appear at either side of the third ventricle a little ventral to the epiphysial sac, and surrounded by cells of the central grey matter or of the nucleus praetectalis (Fig. K). Passing forward, the cephalic wall of the epiphysial sac is seen to be formed by new masses of cells projecting in from either side, but much larger on the right. These are the cells of the ganglia habenulae. They are covered laterally (ectally) by a fibre layer which here consists chiefly of the bundles of MEYNERT. In the next two or three sections cephalad the pineal stalk rises dorsally, and immediately in front of and below it the fibre layer of the two sides unites to form the commissura habenularis (or commissura superior). The cell layer is here ventral and mesial (internal) to the fibre layer, although there are a few cells scattered among the fibres. Immediately in

front of the epiphysis the habenular commissure is superficial in position. Very soon it comes to be covered dorsally by an extension of the third ventricle closed over by the choroid roof of the 'tween brain. This is the most caudal part of the paraphysis. At the same time there appears on the dorsal (still ental) surface of the fibre layer of the ganglion habenulae a mass of cells. This cell layer is large on the right and almost imperceptible on the left. Farther forward it joins the ventral mass of cells in a horseshoe-shaped cell layer, the concavity of which is directed laterad and is filled by the fibre layer. On the right side the bundle of MEYNERT as it enters the ganglion becomes divided into a number of small, compact and distinct bundles which are distributed around the concave border of the cell layer and appear cut across in frontal sections. Each of these bundles is separated from its neighbor by transverse bundles connecting the cell layer with the fibre layer. This peculiar and characteristic appearance on the right side is wholly lacking on the left, where no regular arrangement of the cells and fibres is to be made out, further than an imperfect separation of the two layers. Toward the cephalic end of the ganglia large bundles of fibres, very distinct on the right side, go from the fibre layer downward and forward toward the fore brain. The larger size of the right ganglion is due to a greater mass of both cells and fibres.

In GOLGI preparations the minute structure of the ganglia is found to be relatively simple. The cells are very well shown in Phot. 68. They are pyramidal or pear-shaped and measure 16—18 by 16—28  $\mu$ . One thick dendrite arises from the apex and sometimes one or more smaller dendrites from some other part of the cell. The cell body stands near the cavity and the large dendrite is directed ectally or ventrally. From some part of this dendrite arises the neurite which passes toward the caudo-ventral angle of the ganglion and joins with its fellows to form the bundle of MEYNERT. On the left side the fibres, which are medium-sized with a few finer ones among them, converge from all parts of the ganglion to a common bundle. On the right side medium-sized and fine fibres are present in about equal numbers. Near the ganglion the two sets of fibres are gathered into two distinct bundles, the mesial one of which contains the finer fibres (Phot. 67). As the whole bundle enters the ganglion the fine fibres course around the concavity of the horseshoe in the position occupied by small fascicles mentioned in the last paragraph. Although the cell bodies in the

right ganglion are not impregnated in my preparations, the large dendrites are often impregnated and the origin of the fine fibres from these dendrites is very clearly visible. The coarser fibres seem to comport themselves as do those on the left side. I conclude, therefore, that the coarser and finer fibres are all of the same character, all arising from one kind of cells in the ganglia. I see no explanation for the peculiar arrangement of fibres in the right ganglion except its larger size.

The tracts which come from the fore brain to the ganglia habenulae have been described in my previous paper under the name of the tractus olfacto- and cortico-habenularis. For reasons stated elsewhere (page 235), I now drop the name tractus cortico-habenularis. According to my previous description ('98a, p. 235) these tracts enter the ganglia habenulae, cross to the opposite side and end in relation with the cells described above. There is reason for thinking, however, that not all these fibres cross to the opposite side. The fibre layer in the right ganglion is much larger than in the left, and in haematoxylin sections the right tractus olfacto-habenularis appears larger than the left. It seems necessary to suppose that more than half of the fibres of the two tracts end in the right ganglion. GOLGI preparations give little help on this point, but in two series the right tract seems to divide as it enters the ganglion, one bundle going to the commissure while the other runs directly into the central part of the right ganglion. This would explain the larger size of the right ganglion and of the right bundle of MEYNERT.

## b) Thalamus.

### 1. Dorso-cephalic Part of Thalamus (Fig. K).

The dorsal part of the thalamus cephalad from the ganglia habenulae has proved one of the most complicated and difficult regions in the whole brain. It consists of a mass of cells among which run the tractus olfacto-habenularis and another tract which I shall call the common longitudinal bundle of this region. In frontal sections stained with haematoxylin the mass of cells appears as a cap surmounting the thalamus. This cell mass extends cephalad on the outer surface beneath the caudal part of the epistriatum. Caudad it extends on the inner surface to become continuous with the central grey matter. The cells of the whole region present great

similarity of size and form. They are ovoid or pyramidal cells measuring 10–18 by 16–32  $\mu$ . They are situated near the central cavity (except those far forward on the outer surface which have not been impregnated and are not included in the description), and their dendrites which are relatively short and simple are directed outward. The neurites arise usually from the basal part of one of the dendrites. The cells can be divided into three groups according to the course of the neurites. The cells in the middle part of the region send their neurites caudo-

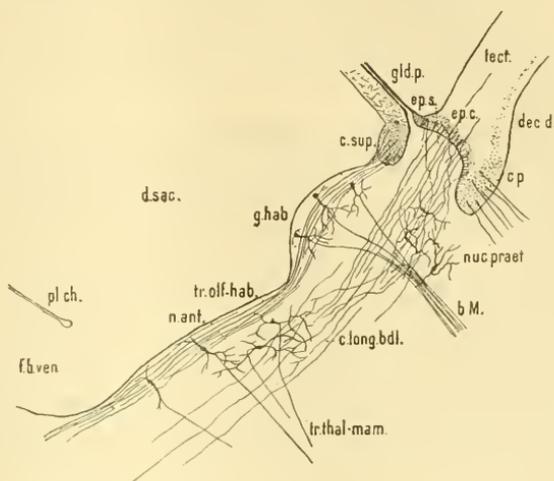


Fig. K.

ventrad. The fibres are coarse and straight, form a diffuse bundle nearly parallel with the bundle of MEYNERT, and end in the corpus mamillare. This destination of the neurites indicates that the cells in question form the nucleus anterior. There end in this nucleus numerous fibres of the optic nerve (Pl. 13) which are readily seen in sagittal sections. The greater part of the fibres of the common longitudinal bundle also seem to end in this nucleus. These fibres may have their origin in part in the tectum, but come largely from the epithelial cells of the epiphysial sac as described above.

The cells in the caudal portion of this region lie immediately cephalo-ventrad from the tectum and surround the bundles of MEYNERT as they descend from the ganglia habenulae (Pl. 13). The group of cells is difficult to study, since there is nothing to separate them from either the tectum or the central grey of the thalamus. However, there are a number of cells somewhat closely grouped which send their neurites into the common longitudinal bundle in the direction of the tectum, in which they probably find their endings. From its position I shall call this the nucleus praetectalis. I have been wholly unable to determine the source of the fibres which end in it.

The cells cephalad from the nucleus anterior send their neurites into the common longitudinal bundle in the direction of the commissura anterior. These cells lie too far forward, at the extreme cephalic border of the thalamus, to form part of the end-nucleus of the optic fibres. It is possible that fibres from the tectum break up among these cells. I know of no previous description of them.

The common longitudinal bundle is entirely separate from the tractus olfacto-habenularis. The latter lies superficially in the dorsal and ectal parts of the cell mass just described, while the common bundle runs deep among the cells. It contains: 1) fibres which seem to connect the tectum with some part of the fore brain, 2) fibres from the nucleus praetectalis into the tectum, 3) fibres from the cells cephalad from the nucleus anterior toward the fore brain, 4) fibres of unknown origin which end among the epithelial cells of the epiphysial sac, 5) fibres from these cells which seem to end in the nucleus anterior, 6) fibres of unknown source and destination which decussate in the epiphysial decussation.

## 2. Central grey Matter of Thalamus. Nucleus diffusus.

In the thalamus between the optic tracts and the nucleus ruber tementi on the one hand and the central cavity on the other are numerous nerve cells, either bordering on the central cavity in two or three layers or scattered among the various fibre tracts. In the cephalic part of the thalamus, ventral to the nucleus anterior, the cells measure 11—18 by 20—28  $\mu$ . Many of these cells have central processes reaching the cavity, while others lie among the fibre tracts or have a position parallel with the inner surface. In the caudal part of the thalamus several cells give measurements of 12—16 by 28—48  $\mu$ . Taking a large number of measurements from all parts of the central grey, I find that the cells vary greatly in size, the figures being 10—18 by 20—64  $\mu$ .

In the ventral part of the thalamus are the cells which give rise to the fibres of the fasciculus longitudinalis posterior. In sagittal sections to one side of the median plane I have traced the neurites of the cells directly into the fasciculus. The nucleus is diffuse, extending through the ventral half of the central grey, so that the fasciculus at its origin spreads like a fan.

In the extreme ventral part of the thalamus, at either side of the III ventricle where it widens into the cavity of the lobi in-

feriores, is a nucleus which is crescent-shaped in frontal section (Phot. 22). It is the nucleus *Gli* of GORONOWITSCH and is the only well defined nucleus in the central grey of the thalamus. I shall show below that this nucleus is the place of ending of a bundle of fibres coming from the epithelial cells of the saccus. I have traced some of the neurites of these cells directly caudad into the base of the mid brain.

The cells of the greater part of the grey matter have the most various shapes. They have either several dendrites which spread laterad or two which are disposed longitudinally parallel with the inner surface. The neurites may arise from any part of the cell body or from any part of the dendrites, sometimes being formed as a continuation of a long dendrite, as in the case of certain cells of the tectum described above (page 105). Fibres of the tractus strio-thalamicus medius seem to break up here although it is difficult to determine this point. The neurites of the cells usually run laterad, sometimes cephalo- or caudo-laterad, and seem to join the tractus tecto-lobaris, in which they must run to the tectum. If this be the course of these fibres, they constitute a tractus thalamo-tectalis and the cells from which they arise are equivalent to the nucleus rotundus of authors.

### 3. Nucleus ruber tegmenti.

This nucleus covers almost the whole lateral face of the thalamus caudal to the optic tracts (Photos. 20 and 22). It is bounded mesially by heavy bundles of medullated fibres, chiefly the crossed tractus lobo-cerebellaris et bulbaris, and dorsally by the direct tractus lobo-cerebellaris et bulbaris (see below, page 134). A very large number of fibres of the latter tract pass through this nucleus. In some GOLGI preparations the cells of the nucleus appear densely packed among the fine fibres of this tract. In preparations in which these fibres are not impregnated the cells stand out clearly on a transparent yellow ground, there being no heavily medullated fibres present.

The cells are stellate, cubical or pyramidal in form and measure 11—18 by 13—32  $\mu$ . The dendrites spread in all directions, although frequently fusiform cells are seen with one dendrite directed centrally and the other toward the ectal surface. The neurites arise usually from the cell bodies. In all my preparations in which the neurites can be found they run with the fibres of the direct tractus lobo-

cerebellaris et bulbaris and become indistinguishable in that tract. I suppose that they enter the cerebellum but they may also go to the medulla. My preparations are not at all ambiguous on this point, and there is no evidence of the neurites taking any other course. I have been unable to find any indication of a crossed tract (Binde-arm of German authors) from the nucleus ruber to the cerebellum. The tract in *Acipenser* is a direct tractus tegmento-cerebellaris.

It is difficult to determine what fibres find endings in this nucleus. Both the tractus tecto-lobaris and the tractus lobo-cerebellaris et bulbaris rectus pass through it. If any fibres of either of these tracts end in the nucleus ruber they are difficult to recognize because of the enormous complication when these tracts are impregnated. Many neurites from cells of the central grey matter run far laterad as if they might enter this nucleus, but I have not been able to demonstrate their endings here.

### c) Hypothalamus.

#### 1. Lobi inferiores.

The large inferior lobes of *Acipenser* possess a uniformity of structure not possessed by any other part of the brain. The wall is divided into two zones, a cellular zone adjoining the cavity and a fibre zone which forms the outer four-fifths of the wall (Phot. 22). In the same photograph is seen at either side of the mid-ventral line a thickening or ridge. That part of the ventral wall mesial to these ridges has a structure similar to that of the corpus mammillare, with which it is continuous caudally, and I shall describe it as a part of the corpus mammillare. On the dorsal wall of the lobes where they become continuous with the thalamus, the characteristic structure of the lobes continues nearly to the angle at which the wide cavity of the lobes joins the narrower third ventricle proper.

Throughout the whole extent of the lobes the cells are essentially the same (Photos. 59, 65, 69, 70), although the fibre tracts which enter and leave the lobes are various. The cells stand near the cavity and send their dendrites radially outward. The cell bodies are ovoid, fusiform, pear-shaped, or nearly cubical, and measure 8—18 by 18—32  $\mu$ . A single large dendrite arises from the peripheral end or apex of the cell and divides into several branches which diverge as they approach the ectal surface. The dendrites are thickly set with fine spines which are of considerable length and

bear little round knobs at their ends (Phot. 59). The neurite usually arises from the base of the large dendrite or from the basal part of one of its branches, occasionally from the cell body. It is at first a slender smooth fibre which rises in a straight course toward the periphery. Near the surface of the lobe the fibre turns at nearly a right angle (Phot. 69) and runs near the surface to join one of the tracts to the hind brain. At the point of bending, or before, the neurite rapidly thickens until in some cases it becomes more than twice as thick as in the first part of its course (Photos. 65, 69). Usually one or two, sometimes several, collaterals are given off from both the vertical and horizontal parts of the fibre (Photos. 65, 69, 70). In the caudal part of the lobi the neurites take a dorso-caudal course and form a tract which runs through the lateral wall of the mid brain to the cerebellum and medulla, the *tractus lobo-cerebellaris et bulbaris rectus* (page 134). In the middle part of the lobi many fibres take this course while others go with those from the cephalic portion to form part of the postoptic decussation and run to the same destination on the opposite side, *tractus lobo-cerebellaris et bulbaris cruciatus*. A description of these tracts is given in the succeeding section.

The fibres entering the lobi come in part from the fore brain, *tractus strio-thalamici*. I shall leave the description of the course of these tracts until I come to treat of the fore brain (page 144), only noting here that the fibres are distributed to all parts of the lobi and end in relation with the dendrites of the cells described above. In addition to these, a large tract comes down from the tectum and in part ends in the lobe of the same side, in part crosses in the ansulate commissure and postopic decussation to end on the opposite side, *tractus tecto-lobaris rectus et cruciatus* (page 127).

## 2. *Corpus geniculatum*.

Just behind the optic chiasma, at the junction of the lobi inferiores with the thalamus is a thickening or ridge extending across the middle line. The internal structure of this ridge is extremely difficult to make out. The cells have not such a regular arrangement as in the inferior lobes. They are fusiform or stellate, situated near the cavity or removed from it, and their dendrites are intricately curved and intertwined. The cell bodies are about the same size as those of the inferior lobes. The complication due to the irregularity

and crowding of the cells is increased by the fibre tracts whose paths lie through this region. A large part of the tractus strio-thalamicus traverses it longitudinally and the fibres of the postoptic decussation run through it transversely. So dense is the impregnation in all my preparations that it is difficult to find the neurites and impossible to trace them for any distance. I have followed a few of them to the postoptic decussation and believe that at least some of them cross here, probably to join the crossed tract from the inferior lobes to the hind brain. My information is so incomplete, however, that I can not say whether this is the probable course of the majority of the fibres. The fibres which end in this nucleus are, I think without doubt, secondary olfactory fibres in the tractus strio-thalamicus. I have been unable to find any optic fibres entering this nucleus, although I have sought for them with the greatest care. It is only its position which has led me to call this nucleus the corpus geniculatum, since its relations as far as I have made them out would indicate that it belongs to the lobi inferiores.

### 3. Corpus mammillare.

I have described the general form and relations of the corpus mammillare (page 69) and in a recent paragraph have mentioned that the mid-ventral part of the lobi inferiores is to be reckoned with this body. Throughout this region the cells have peculiar characters. The photographs which I give of these cells (Phots. 60, 63, 64) are taken from the cephalic portion between the lobi inferiores, where the structure is more favorable for photography. In the caudal wall of the corpus, which is much thinner the dendrites are shorter and the cells are more crowded. The cells are small, measuring 8—16 by 10—22  $\mu$ , stand near the central cavity and have a central process which reaches the cavity. The cell body is fusiform, ovoid or pyramidal and from the peripheral end arises a single dendrite which soon divides into several slender branches which diverge and reach the surface. The dendrites are never profusely branched and are very slender and smooth. The neurites arise from the basal part of the dendrites. They are extremely slender fibres which in part form bundles near the mid-ventral line and run forward in the tractus strio-thalamicus to the anterior commissure and through this to the epistriatum. The fibres from the cells in the caudal wall of the corpus mammillare are divided between two widely separate tracts. Part go by way of the median part of the tractus strio-

thalamicus through the thalamus to the epistriatum. The remainder form a bundle which runs at first dorsad and then turns caudad through the commissura ansulata into the base of the medulla. These are paired bundles near the mid-ventral line and ventral to all the tracts from the lobi inferiores and tectum to the medulla, tractus mammillo-bulbaris.

Fibres enter the corpus mammillare from two sources. It shares in the distribution of the fibres of the secondary olfactory tracts which enter the hypothalamus, and in addition receives the bundle from the nucleus anterior as noted above (page 113).

Latero-dorsal to the corpus mammillare, at the junction of the latter with the thalamus, is a diffuse nucleus of cells somewhat larger than those of the corpus mammillare, measuring 8–23 by 16–26  $\mu$ . The cells are fusiform or stellate and have much thicker dendrites than those of the corpus mammillare cells. I have been unable to ascertain with full certainty the source of fibres entering this nucleus or the destination of its neurites, the nucleus not being well impregnated in most of my preparations. Fibres from the nucleus anterior seem to end here and the neurites go into the tractus strio-thalamicus medius, probably to go to the epistriatum. From its position I shall designate this nucleus the corpus ectomammillare.

#### 4. The Pituitary Body.

I use the name pituitary body to indicate the whole ventral appendage of the 'tween brain, saccus vasculosus for the outgrowth from the ventral wall of the 'tween brain, and hypophysis for the body which is formed by invagination from the ectoderm (DOHRN, '83; VON KUPFFER, '93, and LUNDBORG, '94). These structures are best studied in sagittal sections stained with methylene blue and acid fuchsin. The saccus is very large in *Acipenser* and has a large cavity which communicates by a wide passage with the cavity of the corpus mammillare (Phots. 3, 4, 18). The common cavity of the saccus is produced laterally and caudally into numerous branching canals or pouches. The wall consists of the following layers from within outward: a lining epithelium continuous with the epithelium lining the brain cavities, a layer of nerve fibres, a basement membrane, and a thick layer of connective tissue in which are imbedded enormous blood or lymph spaces. The connective tissue is actually small in amount and the blood spaces with their contained corpuscles

make up the great bulk of the whole saccus wall (Phot. 18). The blood spaces are relatively much larger in the brain of older fish. The blood corpuscles are closely packed into these spaces, as they are in most of the venous spaces of the brain. The corpuscles take a green stain in methylene blue and acid fuchsin preparations, so that the saccus is sharply distinguished from the hypophysis in which the spaces are small and the corpuscles inconspicuous. The basement membrane is strong but of varying thickness. It takes a red stain

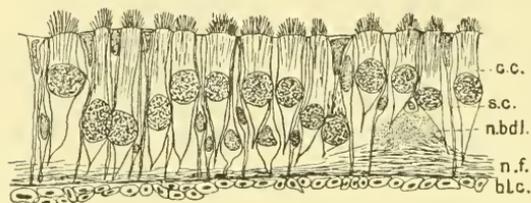


Fig. L.

In the walls of the saccus they form bundles which are sometimes seen cut across, sometimes running parallel with the plane of section. These bundles vary in size and give off fibres to all parts of the saccus epithelium.

The epithelium lining the saccus extends forward also on the floor of the corpus mammillare for the greater part of its length. Compare Photos. 19, 20 and 21 with Phot. 3. The epithelium consists of closely set columnar cells of two kinds, supporting cells and ciliated cells (Fig. L). The supporting cells are very slender and are so few in number in some parts of the saccus as to be made out with difficulty. They have small nuclei which are crowded either near to the surface or to the basement membrane. The cells are so slender as to appear to be little more than fine fibres, they are stained blue and always reach the basement membrane. In parts of the wall where thick nerve bundles are present these slender supporting cells are very clearly seen as blue threads traversing the layer of red-stained nerve fibres. In such places the ciliated cells do not penetrate the nerve fibre layer, although elsewhere they usually reach or approach close to the basement membrane. The ciliated cells are many times thicker than the supporting cells, being 8—10  $\mu$  in thickness and 12—24  $\mu$  in height. The cells are shorter in the smaller sacs or pouches than in the main cavity of the saccus and are short wherever they rest upon a nerve bundle. They have large

in common with the connective tissue. Within the basement membrane is an incomplete layer of nerve fibres running between the bases of the epithelial cells. The course of these fibres will be described below.

spherical or ovoid nuclei which are placed with the long diameter, when such exists, parallel with the basement membrane, i. e. across the cell. Each cell is thickest at the part occupied by the nucleus, and the nuclei are crowded into two or three irregular rows in the lower half of the epithelium. The outer ends of the cells are usually separated by some space which is occupied by supporting cells, and these latter give to the free surface of the epithelium a distinct, smooth outline. Beyond this outline the ciliated cells project as slight rounded elevations and upon each of these elevations is borne a great tuft of cilia. These tufts of cilia are so large that they can readily be seen in certain parts of the saccus in Phot. 18, in which the magnification is only twenty diameters. The cilia are thick hairs from 8 to 12  $\mu$  in length, and are very numerous on each cell. The cilia take a red stain and the outer part of the cell often shows a red striation. In GOLGI sections these cells are seldom impregnated or are stained in masses so that they can not be studied. However, I have found a number of isolated cells impregnated and in three cases I have found fibres arising from their basal ends and running along the basement membrane for some distance. In numerous preparations I have found occasional fibres impregnated in the bundles mentioned above. In *intra vitam* methylene blue preparations of the brain of *Amiurus* in which the saccus is small, these ciliated cells are present and occasional cells are stained with the blue. The nerve fibres are present also and I have traced fibres with certainty from the bases of the cells into the fibre bundles and on into the inferior lobes (cf. page 123 below).

The caudal end of the hypophysis is scarcely in contact with the saccus, as seen in sagittal sections. The caudal part of the hypophysis has a very different appearance from the cephalic part. The caudal one-third lies beneath the epithelial floor of the corpus mammillare which has been described above (Photos. 19—21). The whole hypophysis consists of blind sacs or tubes lined by epithelium and bound together by a small amount of connective tissue in which are small blood spaces. These blood spaces are more numerous and larger in the cephalic part. The epithelium is everywhere the same, columnar cells with rather large nuclei, both cell body and nucleus stained intensely blue. The nuclei are crowded into two or more rows and in slightly oblique sections this gives to the epithelium the appearance of being several layered. The cells are of uniform height and there are no cilia present. This epithelium takes

a much deeper stain in haematoxylin sections than the epithelium of the saccus (compare Phots. 18 and 20). There is an indistinct basement membrane. Some of the tubes open into common crescent-shaped space between the caudal and cephalic parts. This is in the brain of a fish four feet ( $1\frac{1}{4}$  meters) in length. In the young fish the central cavity is much larger (Phot. 22).

The caudal portion, in the sagittal sections which I am describing, is sharply characterized by the presence of large and conspicuous bundles of nerve fibres taking a red stain. In fact, these nerve bundles appear to constitute nearly one-half the bulk of this caudal portion of the hypophysis. The nerve bundles come from the thin ventral wall of the corpus mammillare. A part of these fibres also continue back along the ventral wall of the corpus mammillare to enter the saccus. These nerve bundles are separated from the epithelium of the hypophysis by a distinct membrane which has the appearance of the basement membrane in the saccus. The nerve fibres are stained red, the epithelium blue, and the nerve fibres never pierce the membrane to approach the hypophysial cells. Indeed, the epithelium is often widely separated from the membrane surrounding the nerve fibres by connective tissue. Within the bundles of nerve fibres there occasionally appear groups of epithelial cells stained blue and in some cases these enclose small cavities. Among the epithelial cells there are conspicuous everywhere slender cells stained intensely blue which pierce the nerve bundles and reach the surrounding membrane. In a few cases I have been able to demonstrate ciliated cells similar to these of the saccus lining the small cavities. In these sagittal sections, which are of the brain of a fish  $1\frac{1}{4}$  meters in length, there is no connection visible between these small cavities and the cavity of the corpus mammillare. But in sagittal sections by the GOLGI method I have found the nerve bundles surrounding narrow tubes which are directly connected with the corpus mammillare (Phot. 58). Finally in frontal haematoxylin sections of the brain of a young fish such as were used for GOLGI sections, I have found numerous tubular extensions of the ventral wall of the corpus mammillare into this part of the hypophysis (Phots. 19—21). These are lined with the characteristic ciliated epithelium which is distinct from the epithelium of the hypophysis. The two kinds of epithelium are readily distinguished in haematoxylin sections by the depth of stain (Phot. 20). These evaginations from the corpus mammillare are also supplied with a thick layer of

nerve fibres as in the older fish. It is certain, then, that the caudal portion of the hypophysis in *Acipenser* is penetrated by several tubular expansions of the ventral wall of the corpus mammillare which are lined with ciliated epithelium and are in every way comparable with the walls of the saccus. In older fish these tubes lose their connection with the cavity of the corpus mammillare.

Two sets of nerve fibres, afferent and efferent, are to be recognized in the saccus. The afferent fibres are neurites from the ciliated cells. I have stated that in GOLGI sections of *Acipenser* I have in a few cases seen nerve fibres arising from the bases of these cells and entering the nerve bundles, and that in methylene blue sections of *Amiurus* (stained *intra vitam*) I have found the same cells and fibres stained. In the latter material I have traced individual fibres from their cells of origin into the inferior lobes. In *Acipenser* these fibres are fine and form dense bundles which are very conspicuous in any histological sections (Phots. 19, 20 21). Those from the larger, caudal part of the saccus form paired bundles which enter the lateral walls of the mammillare from the caudal direction, while those from that part of the saccus imbedded in the hypophysis enter at the junction of the mammillare and lobi and join the former bundles in the lateral wall of the corpus mammillare. There are several dense bundles which run up over the lateral face of the cavity of the mammillare (Phot. 19), bend cephalad and run forward in the dorsal wall of the mammillare and of the lobi (Phot. 20, 21), divide into smaller bundles and break up in end-branches in a nucleus occupying the extreme ventral angle of the thalamus (Phot. 22, cf. page 114 above). I have demonstrated the whole course of these fibres after entering the mammillare and their end-branching in GOLGI preparations.

The efferent fibres which end freely in the epithelium of the saccus I have shown in Phots. 56, 58, 61, 62. These fibres come from the ventral wall of the lobi inferiores and are distributed to both parts of the saccus. The GOLGI sections from which the photographs are taken show these fibres only in the saccus tubes in the caudal part of the hypophysis, but I have followed the bundles without difficulty from the lobi to the body of the saccus in histological sections. Photographs 56 and 58 show the general arrangement of these fibres. The sections are sagittal, the cavity of the mammillare being above and the inferior lobe being seen slightly at the right. The bundle of fibres comes from the inferior lobe, following

the ventral contour of the mammillare, and is distributed to the several saccus tubes. The impregnation near the ventral surface of the hypophysis is imperfect. In Phot. 62 which is similar to those just described the endings of these fibres are better shown, while Phot. 61 is meant to show the details of the endings among the epithelial cells of one of the tubes. The tube at the right which shows several endings of fibres is separated from others by a capillary which is darkened by precipitate. I have found these efferent fibres also in methylene blue preparations of *Amiurus*, and in both *Amiurus* and *Acipenser* have traced them toward the corpus geniculatum. The bundle as a whole is lost near the corpus geniculatum among the fibres of the postoptic decussation. Owing to unfortunate breaking of my best GOLGI sections in cutting, I have not traced individual fibres beyond this point.

#### D. Fibre Tracts of the Mid and 'tween Brain (Pl. 13).

In describing the grey masses of these parts of the brain I have mentioned the fibre tracts which arise in the several nuclei. These fibre tracts are so complicated in their arrangement, however, and they make up so large a part of the brain substance that they require a separate description. Moreover it is upon a knowledge of the course and connections of the fibre tracts that our understanding of the functional activity of the grey nuclei must rest. I shall therefore attempt to describe these tracts in such detail that they can each be recognized in every part of their course and compared with the corresponding tracts in other Vertebrates.

##### a) Tracts of Tectum opticum.

1) Tractus opticus. — The optic nerve has an S-shape in cross section (Phot. 24). Upon entering the ventral wall of the thalamus all of its fibres decussate with those of the opposite nerve. A cross section of the chiasma (sagittal section of the whole brain) has a retort form. As the tract runs caudo-dorsally over the lateral wall of the thalamus a small part of its fibres break up in the nucleus anterior. Passing on, the main body of the tract enters the tectum at its cephalic border and runs lengthwise of the tectum near the mid-dorsal line. From this main longitudinal bundle fibres go off to break up in the outer one-third of the tectum. Here the fibres end in relation with the dendrites of the cells *A*, *B* and *E*, of which the cells *A* are much the most important. It is possible

that other cells may receive stimuli from the optic fibres, but the cells of the three types mentioned must be regarded as especially constituting the end nucleus of the optic nerve. Not all the optic fibres which end in the tectum enter it at the cephalic border. A small bundle of fibres becomes detached from the caudal border of the optic tract at about the level of the nucleus anterior turns caudad, courses around the lateral border of the tectum in company with the tractus tecto-lobaris and the tractus tecto-cerebellaris I, and enters the tectum near its caudal border. These fibres have been very difficult to trace owing to their being mingled with the fibres of the tractus tecto-lobaris cruciatus via decussatio postoptica. They enter the tectum superficially and presumably end in the same way as other optic fibres.

2) Tractus thalamo-tectalis. — I have not demonstrated the existence of such a tract to my entire satisfaction. I only know that the neurites of a considerable number of cells in the central grey of the thalamus seem to run into the tractus tecto-lobaris and thus find their way into the tectum.

3) Tractus tecto-bulbaris. — This is the largest tract leaving the tectum. Its constitution can be made out only by studying it in connection with other bundles. I have described the fibres of the tectum as arranged in two roughly separated zones, one superficial and one occupying the middle one-third of the tectum. Beside these three there can be recognized a deep zone in the vicinity of the dorsal decussation. This deep zone owes its existence chiefly to the fibres of the dorsal decussation, which bend down after crossing and run for some distance near the cavity. At the lateral border of the tectum the deep zone is scarcely recognizable and we have only to consider the superficial and middle zones. In horizontal sections there is conspicuous a small bundle of fibres running longitudinally at either side of the mid-dorsal line at about the level of the middle zone of fibres. This small bundle bends laterad at the caudal border of the tectum to join the tract which I am about to describe. This bundle is not shown in Pl. 13. With certain exceptions to be mentioned below (tractus strio-tectalis and tractus tecto-cerebellaris), the fibres of the middle and superficial zones collect toward the lateral border of the tectum and nearer the caudal angle. It will be convenient to consider them as forming here an enormous bundle which consists of an ectal portion of finer fibres and an ental portion of coarser fibres. These two portions are distinct

tracts to be described immediately. The ectal portion contains a large part of the fibres of the middle zone together with the most of the fibres of the superficial zone. This large bundle divides at once, at the lateral border of the tectum, into two main tracts, the tractus tecto-bulbaris and tractus tecto-lobaris. Two important facts are to be noticed about the division of this common tract: the fibres of the tractus tecto-lobaris are much finer than those of the tractus tecto-bulbaris, and some of the fine fibres arise by division of the fibres of the common tract at the point of separation of the two tracts. The division of numerous fibres is clearly seen in my preparations, so that many of the fibres of the tractus tecto-lobaris are to be considered as collaterals from those of the tractus tecto-bulbaris. The fact that all the fibres of the former tract are fine suggests the possibility that all of them have arisen by division of fibres running in the middle zone of the tectum.

Describing now the further course of the tractus tecto-bulbaris, it is a large tract of medium sized fibres which are not heavily medullated. It is made up of fibres from all parts of the tectum including the torus semicircularis Halleri (Fig. F, *a*), the fibres from the cephalic part of the tectum occupying at first the cephalic and then the ventral part of the bundle as it traverses the wall of the mid brain and turns caudad along the ventro-lateral surface of the medulla. As it descends from tectum to medulla the tract bends around the cephalic surface of the secondary vagus nucleus and in the medulla it runs latero-ventral to the secondary vagus tract. The tract is quite superficial in position and is easily followed back along the medulla. The fibres are relatively straight and are varicose. At intervals the fibres give off collaterals which enter the ventro-lateral columns and occasional fibres turn inward to end in those columns. Owing to this loss of fibres the tract grows smaller as it proceeds and is lost at about the level of the last roots of the vagus.

As the large common tract divides at the lateral border of the tectum as above described, a considerable number of its fibres do not join either the tract to the lobus or that to the medulla, but run directly ventrad and decussate in the superficial, ventral portion of the commissura ansulata. These fibres join the corresponding tracts of the opposite side, constituting crossed tracts both to the lobus and to the medulla. The crossed tract to the medulla joins the direct tract soon after crossing in the commissure. Both the direct and crossed tracts are shown in Pl. 13, but the

common tract does not appear as wide as it actually is at the lateral border of the tectum.

4) *Tractus tecto-lobaris*. — This tract consists of fine fibres derived from the ectal portion of the common bundle described above, some of them at least arising as collaterals from the fibres of the common bundle. The tract receives fibres from all parts of the tectum, from both superficial and middle fibre zones. I have mentioned above a crossed portion which descends to the ansulate commissure. The direct tract descends over the lateral surface of the thalamus, lying immediately caudal to the optic tract and covering superficially a large part of the nucleus ruber tegmenti. The crossed portion, which is much the smaller, joins the direct and both are distributed to the dorsal and lateral walls of the lobi. Another bundle of fine fibres which is probably to be reckoned with this tract has the following course: coming from the caudal part of the tectum it soon becomes situated a little deeper, mingles with the fibres of the *tractus lobo-cerebellaris et bulbaris cruciatus*, and descends in the outer part of this tract to the postoptic decussation, where it crosses to end in the cephalic wall of the lobus of the opposite side. The actual crossing of the fibres is difficult to demonstrate, but I believe that this description is correct. There is thus to be recognized a direct *tractus tecto-lobaris* and two crossed tracts, one by way of the *commissura ansulata* and one by way of the *decussatio postoptica*. This last is much the smallest part of the whole tract and is not shown in Pl. 13.

5) *Tractus bulbo-tectalis*. — The ental, coarse-fibred portion of the common bundle mentioned above consists of ascending fibres from the medulla to the tectum. This coarse-fibred tract runs mesial to the fine-fibred *tractus tecto-bulbaris* (3 above), between it and the direct *tractus lobo-bulbaris* (page 134 below). It is to be traced in the medulla about as far as the latter tract, namely about to the level of the VIII nerve. This coarse tract as it enters the tectum runs along the ectal border or base of the *torus semicircularis Halleri*. Here it receives a bundle from the *commissura ansulata* which runs ental to the crossed *tractus tecto-bulbaris* (cf. *Com. ans.* below, page 137) and accompanies the portion of that tract which comes from the torus. The tract is composed of secondary fibres from the *acusticum*, most of which have crossed the ventral raphe in the medulla as internal arcuate fibres (page 79). A part of the fibres do not cross immediately on leaving the acu-

sticum, and it is probably these fibres which cross in the ansulate commissure, so that all the secondary fibres from the acusticum cross to the opposite side before they reach the tectum.

6) *Tractus strio-tectalis* (?) or Mantelbündel. — Accompanying the tractus tecto-lobaris on its cephalic border is a small number of coarse fibres which come from the lateral border of the tectum, from the middle fibre zone. These fibres are so intimately associated with those of the tractus tecto-lobaris that I at first considered them as a second part of that tract. But the fact that the fibres are coarse is against this interpretation, while their crossing behind the chiasma suggests that they correspond to EDINGER's Mantelbündel in Selachians. It has been impossible to determine, in this difficult region, the further course of the fibres after crossing. Some of my preparations give the impression that they go forward with the tractus strio-thalamicus, and I am inclined to think that this is the case. Whether these fibres arise in the striatum and end in the tectum, or arise in the tectum and end in the cortex or epistriatum, I do not know. The tract is represented in Pl. 13 as if arising in the tectum, and is shown only as far as the postoptic decussation.

7) *Tractus tecto-cerebellaris* I and II. — This tract is much smaller than those to the lobi and medulla, but is still of considerable size. It is divided into two parts, the smaller (I) consisting of coarse fibres, the larger (II) consisting of fine fibres. The greater part of the coarse-fibred bundle arises from the cephalic part of the tectum. I have been unable to find its cells of origin. The greater number of the fibres arise from the vicinity of the large-celled nucleus. I have traced the fibres down among these cells, but there are no cells impregnated when the fibres are stained. Other fibres join this bundle from the cephalic border of the dorsal decussation. The fibres, which are relatively coarse and are beautifully impregnated in many preparations, form a compact bundle which courses around the lateral border of the tectum in the bottom of the shallow groove which limits the tectum laterally. As it proceeds it is augmented by occasional fibres from the lateral part of the tectum. When the bundle reaches the point of junction of the tectum and cerebellum it enters the cerebellum and is distributed to the body and valvula. As the bundle enters the cerebellum the fibres grow distinctly larger, then divide into two nearly equal branches, each of which further increases in size and becomes

rough and irregular like a dendrite. One branch of each fibre ends in the valvula, and these have no regular arrangement. The other branch takes a straight course with its fellows in a bundle along the lateral surface of the body, just ventral to the line of connection with the lateral lobes. They break up in end branches in the lateral portion (granular layer) of the body, although a few fibres reach the keel (molecular layer) at the caudal end of the body.

The fine-fibred portion (II) of this tract assembles from the lateral part of the tectum and becomes at the latero-caudal angle of the tectum a large and conspicuous bundle lying immediately ventral to the coarse-fibred portion. The fibres are interlaced with those of the tractus tecto-bulbaris and tecto-lobaris, and seem to come from the same source. The fibres enter the cerebellum ventral to the coarse-fibred portion and are distributed to the valvula, body, and the median parts of the lateral lobes. They do not divide at the point of entering the cerebellum and are without any regular arrangement. Their endings are within the granular layer (cf. page 97 and Fig. E).

8) Tractus tecto-thalamicus. — I have described this bundle as a part of the common longitudinal bundle in the dorsal part of the thalamus (see page 112). It is not shown in Pl. 13.

#### b) Tracts of the Thalamus.

1) Tractus thalamo-mammillaris. — From the nucleus anterior to the corpus mammillare. A small but diffuse tract nearly parallel with the bundle of MEYNERT (cf. page 113).

2) Tracts of the central grey matter. The tractus thalamo-tectalis has been described above. Other fibres from the central grey run cephalad or caudad.

3) Fasciculus longitudinalis posterior. — In sagittal sections this tract is seen to take nearly a straight course through the base of the medulla and mid brain. In the 'tween brain, after crossing MEYNERT's bundle, the fibres spread somewhat in fan-shape and turn a little ventrad. This spreading of the fasciculus is due to the diffuse nature of the nucleus, as described above (page 114). As the fasciculus passes back through the mid brain it is much interrupted in the region of the commissura ansulata and broken into several bundles by fibres of that commissure running through it. At one time I thought that I had found a decussation of the fibres of the fasciculus in this region (see figs. 8 and 9 in my paper

'98a). I have since convinced myself that the fibres crossing here pierce the fasciculus from other sources. I have described the relation of the fasciculus to the motor nerves of the medulla. I can not tell whether any fibres of the IV nerve arise from the fasciculus. A part of the fibres of the III nerve appear in haematoxylin sections to come from it.

4) *Tractus sacco-thalamicus*. —

5) *Tractus thalamo-saccus*. — These tracts have been fully described above (page 119 ff.).

The tracts entering the thalamus from the fore brain I shall describe in connection with that part of the brain.

### c) Tracts of the Epithalamus.

1) The disposition of the tracts entering the ganglia habenulae from the epiphysis and from the olfactory area of the fore brain has been described above (page 110). I have also described an epiphysial decussation and the course of the fibres composing it, as far as I have made them out (page 108).

2) *Bundles of MEYNER*. — The manner of origin of these bundles has been described (page 110) and I have noted the larger size of the right bundle and the larger number of fine fibres in it. The two bundles run caudo-ventrad near the central cavity, but separated from it by occasional cells and fibres. They reach the base of the mid brain at about the point at which it bends down into the corpus mammillare. There they turn caudad in a superficial position near the ventral raphe. From this point on, the coarser and finer fibres have a different disposition. The fine fibres remain in an extreme ventral position and some of them decussate at an acute angle beneath the cephalic part of the commissura ansulata, while others diverge to right and left without decussating. Both crossed and uncrossed fibres pass into the medulla and probably run caudo-dorsally around the lateral surface of the medulla to end in the granular layer of the lateral lobes of the cerebellum. The coarse fibres turn slightly dorsad and pierce the cephalic part of the ansulate commissure. Beneath the caudal part of the commissure they decussate at right angles and at the same time give off numerous collaterals. After decussating the fibres turn abruptly dorsad, at either side of the ventral raphe and groove, pass around the ental surface of the fasciculus longitudinalis posterior, and end among the

cells which I have described above as constituting the end-nucleus of these bundles (page 106).

The course of these bundles through the ansulate commissure and their decussation is exceedingly complicated and the study is rendered difficult in the last degree by the elements of the commissure and other bundles which are mingled with these. Since the description here given is new, I shall describe in detail the appearance of the bundles at every part of their course as seen in section in different planes.

In sagittal sections the separation of the fine fibres from the coarse is very clear. A few fibres of finer calibre seem to accompany the coarser, and indeed, there is no sharp distinction between fine and coarse fibres, the two graduating into one another. It is fair, however, to speak of that part which probably has its ending in the cerebellum and includes most of the fine fibres, as the fine-fibred portion. This portion continues on the ventral surface of the medulla to about the caudal border of the ansulate commissure without its fibres showing end branches or collaterals. The bundle is gradually lost to view in sagittal sections, owing to its fibres turning laterally.

The ansulate commissure appears in sagittal section somewhat retort-shaped, its cephalic border being very thick and reaching nearly to the ventral surface of the brain. The area ventral to the caudal, broader, part of the commissure is known as the corpus interpedunculare. The coarse fibres of MEYNER's bundle pierce the cephalo-ventral part of the commissure and enter the corpus interpedunculare. Here little more is to be seen in sagittal sections than an enormous mass of densely packed nerve twigs and, near the median plane, a great many fibres running dorsally over the ental surface of the fasciculus longitudinalis posterior. The mass of nerve twigs is seen to be formed in large part by the end-branches of a large bundle of very fine fibres which comes from the medulla (bundle *x*).

In horizontal sections the course of the fine-fibred portion is clearly seen. The fibres cross at an acute angle beneath the ansulate commissure, the greater part of the decussation taking place ventral to the cephalic part of the commissure. A drawing from such a section was given in an earlier paper ('98a, fig. 5) and Phots. 54 and 55 accompanying this paper are taken from the same and an adjacent section. Many fibres turn laterad and do not decussate.

Phot. 55 shows the decussation of fine fibres and the larger number of fine fibres in the right bundle. The ansulate commissure is scarcely visible. In Phot. 54 which is taken from the next section dorsad, the commissure is seen and the greater part of MEYNERT'S bundle runs through the commissure without crossing. Caudal to that part of the commissure seen in this section (the region of the corpus interpedunculare) there is a long series of coarse fibres crossing the middle line at right angles. In this section and in similar sections from other series it is easy to trace individual fibres of MEYNERT'S bundles across the median line in this decussation, and undoubtedly all the coarse fibres cross here. The caudal limit of the decussation is marked in the photograph by the sudden change from coarse to fine decussating fibres. The length of the coarse decussation in this section is about 1,16 mm (brain of a fish 38 cm in length). At either side of the decussation there are seen in Phot. 54 dense masses which under high magnification are seen to consist of fine nerve twigs. Among these the coarse fibres after decussating turn sharply upward toward the eye (dorsad). The cross sections of these fibres may be traced in several successive sections dorsally at either side of the median raphe. In these and similar sections the fine nerve twigs at either side of the decussation have the appearance of coming in part at least from the decussating fibres.

I have traced the entire course of these bundles in frontal sections and in sections cut in the transverse plane but inclined caudad or cephalad. It is especially in sections inclined caudad so as to pass through the corpus interpedunculare and the caudal part of the lateral lobes of the cerebellum that I have traced fine fibres from the region of the decussation of the fine fibres of these bundles to the granular layer of the cerebellum. The place of ending of these fibres is in reality a group of granule cells upon the lateral face of the lobus lineae lateralis which is continuous with the granular layer of the lateral lobes of the cerebellum (cf. page 96). The coarse-fibred portion is traced as a whole without difficulty to the coarse decussation described in horizontal sections. In frontal sections this decussation (fig. 8) has very much the appearance shown in the figures of VAN GEUCHTEN ('94) and CAJAL ('96). The fibres are coarse, somewhat sinuous, and bear a good many short, bract-like collateral twigs. A few longer collaterals are given off during the decussation. These collaterals help to form the dense

masses of nerve twigs at either side of the decussation. There is in most sections some appearance of fibres or collateral branches turning to re-cross the middle line, but always on close examination I have found these fibres only turning back slightly and then running dorsad. After the most painstaking efforts I have been unable to find in any case either fibres or their collaterals re-crossing in the decussation. Both the coarse fibres and the fine branches into which they divide turn abruptly dorsad after decussating and form a bundle which runs around the ental surface of the fasciculus longitudinalis posterior. The conspicuous bundle in this position in frontal sections is formed in part also by the dendrites of cells which lie next the cavity around the fasciculus. These dendrites branch in the lateral part of the decussation and help to form the mass of nerve twigs found there. Here without doubt the dendrites come into functional relations with the fibres or their collaterals. The statement of the course of the fibres through the decussation does not rest alone on tracing the bundles *en masse*, but I have been fortunate enough to find single sections in which I have traced several fibres individually from the bundles of MEYNERT before decussation, through the decussation and into the dorsally directed bundle. This bundle courses around the fasciculus and breaks up in the nucleus which has been described in a previous section.

I have mentioned in describing sagittal sections that the dense mass of nerve twigs at either side of the decussation is formed in large part by fine fibres coming from the medulla. In frontal sections these fine fibres are recognized and they, too, cross the middle line among the decussating fibres of MEYNERT's bundles. After decussating these fine fibres run with the fibres of MEYNERT's bundles around the fasciculus to end in the same nucleus. All the fibres which enter this nucleus end by very fine branches which form an exceedingly intricate network about the bodies of the cells and the basal part of the dendrites. Beyond the caudal limit of the decussation of MEYNERT's bundles the fine fibres from the medulla continue to decussate and end in this nucleus. It is the crossing of these fine fibres which appears in Phot. 54 caudal to the coarse decussation. I have been unable to determine the source of these fine fibres. In frontal sections the bundle can be traced caudally to about the level of the VIII nerve. The fibres gradually disappear among the medullated fibres of the ventral columns.

The fibres are very fine and appear in GOLGI and haematoxylin sections to be non-medullated.

d) Tracts of the Hypothalamus.

1) *Tractus lobo-cerebellaris et bulbaris rectus.* — This tract arises from the lateral surface of the lobus, runs dorso-caudad through the cephalic part of the nucleus ruber until it gains a position on the dorsal surface of that nucleus, then turns caudad. The tract consists of fine smooth, and coarse varicose fibres. The fibres are mingled with those of the tractus tecto-lobaris in their course through the nucleus ruber, so that the two tracts can be distinguished only by finding one impregnated in one series and the other in another series. Dorsal to the nucleus ruber, however, the present tract lies ental to the tractus tecto-lobaris. Caudal to the nucleus ruber the tract gradually assumes a more ventral position. At the cephalic border of the bridge between the mid brain and cerebellum a small part of the fine fibres turn into the cerebellum. A little farther on the greater part of the coarse fibres enter the cerebellum. The remainder of the tract passes immediately ventral to the secondary vagus nucleus and continues into the medulla. Here it is broken up into smaller bundles which gradually grow smaller and disappear at about the level of the VIII nerve. The fibres of this tract are throughout their course non-medullated. The fibres are closely packed and in GOLGI sections show no sign of osmic blackening as do the other tracts from the lobus.

2) *Tractus lobo-cerebellaris et bulbaris cruciatus.* — Immediately behind the optic tract and ental to the tractus tecto-lobaris is a large tract of fibres which comes from the lobus inferior by way of the postoptic decussation. This is the largest tract from the hypothalamus to the hind brain. It consists of medium-sized medullated fibres which fill a large part of the space between the nucleus ruber and the central grey matter. As the tract approaches the medulla it is in two parts, one of which bounds dorsally the direct tract just described, while the other runs nearer the central cavity. Three bundles are given off from this tract to the cerebellum. The first traverses the cephalic part of the bridge to the cerebellum behind the first bundle of the direct tract above mentioned, the second turns upward and inward close over the cephalic surface of the secondary vagus nucleus, and the third, crossing ventral to the secondary vagus commissures, enters the

cerebellum and forms a medullated commissure in the caudal part of the body. This is the largest of the commissures through the cerebellum. It is sometimes divided into two parts. Since its fibres join the corresponding tract of the opposite side, it is not a true commissure but a decussation. If its fibres come from the postoptic decussation as do the other fibres of this tract, they must re-cross here and end in the medulla on the side of their origin. I regard it as more probable that these are fibres which join this tract without crossing in the postoptic decussation, and cross here. The bulbar portion of this tract can be traced into the medulla about as far as the direct tract above described. It lies at first dorsal, then lateral and finally ventral to the direct tract.

In the postoptic decussation and in its dorso-caudal course through the thalamus this tract has mingled with it the fine fibres of the tractus tecto-lobaris cruciatus as described above (page 127).

In Pl. 13 the direct and crossed tracts just described have been shown as united, in order to simplify the figure. It would be impossible in this plate to show the bundles to the cerebellum in their relative position. I have drawn one orange band for both the direct and crossed fibres to the cerebellum and have let one branch of this represent the fine fibres, a second branch the coarse fibres, and a third branch the fibres of the commissure.

3) Tractus mammillo-bulbaris. — This is a direct tract of fine fibres coming from the lateral and caudal parts of the corpus mammillare and bending back into the medulla ventral to the tracts from the lobi inferiores. It is a relatively small tract and its fibres are lost in the medulla sooner than those of the tracts last described. The tract is slightly indicated in Phot. 20 just as it leaves the corpus mammillare. In Pl. 13 this tract is shown as joining the tracts from the lobus, by which it is meant to indicate merely that they probably have the same destination.

#### e) Summary of Tracts running from the Side Wall of the Mid Brain into the Cerebellum.

I shall enumerate here in the order of their cephalo-caudal succession the bundles which pass through the bridge of tissue connecting the cerebellum with the side walls of the mid brain and medulla, adding such further description of the bundles as may be necessary.

1) Bundle *y*, from the ventro-lateral columns in the region of the commissura ansulata (Phot. 18, cf. page 99). This is a conspicuous bundle of very heavily medullated coarse fibres which is seen in frontal sections spreading out in fan-shape in the base of the mid brain. Some of the fibres pierce the fasciculus longitudinalis posterior and others run farther laterad. All seem to come from the ventro-lateral tracts, among which they bend caudad (sagittal sections). Going forward and upward the fibres collect into a dense bundle close to the cavity of the mid brain, which runs dorsally forming the cephalic part of the bridge to the cerebellum. The bundles enter the dorsal part of the valvula and end as above described. This bundle is not shown in Pl. 13.

2) Nervus trochlearis. — The fourth nerve is very small, containing in all probably less than fifty fibres. The cells of its nucleus are not impregnated in my preparations. The fibres form a small distinct bundle which can be recognized in frontal sections at about the level of the fasciculus. The bundle runs dorsally near the cavity and just caudal to bundle *y*, becomes completely imbedded in that bundle as it passes into the valvula, turns caudad and leaves bundle *y*, decussates in the velum and emerges between the cerebellum and mid brain in the usual manner.

3) Tractus lobo-cerebellaris rectus, first bundle. A small bundle from the fine-fibred portion of this tract. Compare page 134).

4) Tractus tegmento-cerebellaris. — The neurites of cells in the nucleus ruber tegmenti run in the fine-fibred portion of the direct tractus lobo-cerebellaris. They probably enter the medulla with the bundle last mentioned. Or, it is possible that (3) is made up of fibres from the nucleus ruber and that all the fine fibres of the direct tractus lobo-cerebellaris reach the medulla. Which is true can only be determined by the method of degeneration.

5) Tractus lobo-cerebellaris cruciatus, first bundle. Compare page 134.

6) Tractus lobo-cerebellaris cruciatus, second bundle. Runs immediately over the cephalic surface of the secondary vagus nucleus (page 134).

7) Tractus lobo-cerebellaris rectus, second bundle. Contains the greater part of the coarse fibres of the direct tract (cf. page 134).

8) Commissure of the secondary vagus nucleus. Divides into three in the cerebellum (cf. page 87 ff.).

9) Tractus lobo-cerebellaris cruciatus, third bundle. Crosses ventral to the commissure of the secondary vagus nucleus and forms a medullated commissure through the body of the cerebellum (cf. page 134).

10) Tractus tecto-cerebellaris I and II. Enter dorsal to the tracts from the lobi inferiores (cf. page 128).

11) Ascending trigeminus and nucleus (cf. page 77).

f) Commissura ansulata (Fig. M).

Most of the constituents of this so-called commissure have been described or mentioned in the preceding pages. I shall attempt here to bring into their proper relations all the bundles crossing in the base of the mid brain. As indicated in Fig. M, the com-

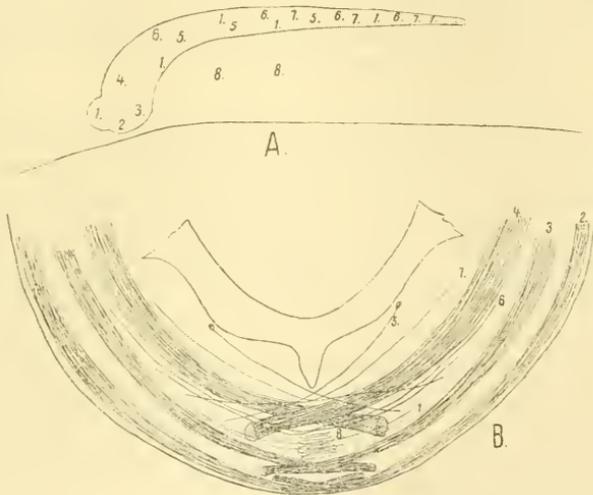


Fig. M.

missure is much thicker at its cephalic border, which is more definitely limited than the caudal border. It is difficult to distinguish any caudal limit to the commissure, since one of its fundamental elements is present in the whole extent of the medulla and cord.

1) Throughout the whole commissure are numerous fibres which arise from the commissural cells of the ventro-lateral column. These constitute a common element in the commissura ansulata and the decussatio ventralis of the medulla and cord. The most cephalic

portion of the ansulate commissure (Fig. M, A) consists entirely of fibres of this sort. They surround and are interwoven with the rootlets of the III nerve. They are medium-sized medullated fibres whose sheaths do not blacken so readily with osmium as do those of other parts of the commissure, so that in sagittal sections this part of the commissure is clearly distinguished by its lighter color.

2) *Tractus tecto-lobaris cruciatus*. Forms the superficial or ventral part of the commissure at its cephalic end.

3) *Tractus tecto-bulbaris cruciatus*. Lies immediately behind (2).

4) *Tractus bulbo-tectalis*. Forms the dorsal or deep part of the commissure at its cephalic end. With this is a bundle which has its origin in the *torus semicircularis Halleri*, a part of the crossed *tractus tecto-bulbaris*.

5) Fibres of the end-nucleus of the bundles of MEYNERT. These run singly in the middle and caudal part of the commissure.

6) Arcuate fibres from the acusticum.

7) Fibres from the *Acusticuszellen* of GORONOWITSCH.

8) Decussation of MEYNERT's bundles.

#### g) Decussations in the Hypothalamus.

1) *Decussatio praemammillaris* (*Decussatio suprainsularis EDINGER?*). In the cephalic and dorsal wall of the *corpus mammillare* is a decussation of considerable size, the fibres of which I have been unable to trace satisfactorily to their source and destination. They seem to arise from cells of the central grey near its junction with the *lobi inferiores* and, after decussating, to turn forward in the *tractus strio-thalamicus* to go to the fore brain.

2) *Decussatio postoptica*. It is extremely difficult to make out all the fibres in this decussation but I believe that it is made up wholly of the crossed *tractus lobo-bulbaris*, *tractus tecto-lobaris*, and the *tractus strio-tectalis*.

#### h) Decussation in the dorsal Wall of mid and 'tween Brain.

1) The dorsal decussation in the tectum belongs to the middle fibre zone. It may contain commissural fibres from one half of the tectum to the other, but I know no evidence that its fibres do not all join the tracts to the *lobi* and the medulla.

2) *Commissura posterior*. — In frontal sections the fibres of this commissure spread through the lateral walls of the

mid brain. The fibres are seldom impregnated and I have not found the cells of origin. In sagittal sections the fibres turn caudad as they pass ventrad and run nearly parallel with the bundles of MEXNERT. A part of them are readily followed back to the level of the ansulate commissure, where they come into contact with the bundle *y*. It seems probable that at least a part of the fibres of the posterior commissure come from the ventro-lateral tracts of the medulla and mid brain.

3) The epiphysial decussation has been fully described (page 108).

4) The commissura habenularis has been described (page 110).

## E. Fore Brain.

### a) Nuclei.

#### 1) Corpus striatum.

The corpus striatum constitutes the main body of the fore brain. It is made up of two incompletely separated nuclei, the striatum proper and the epistriatum. The epistriatum occupies the dorsal, internal part of the fore brain and in haematoxylin sections is characterized by numerous rows of cells whose dendrites are directed radially outward. The striatum lies ventrad from this and contains fewer cells without regular arrangement. Phots. 24, 25.

*Epistriatum*. — The cells are pyramidal in form, measure 12—26 by 16—40  $\mu$ , and are arranged in several layers (four to twelve according to the part of the fore brain studied) parallel with the internal surface. The apices of the cells are directed outward and the bases are often in close contact (Phot. 76). Two or more dendrites arise from the base of the cell and spread in all directions between and parallel with the layers (Phot. 77). From the apex arise from one to four larger dendrites which diverge more or less but have in general a radial arrangement (Phots. 75, 79). All the dendrites are supplied with small knobbed spines similar to those on the cells in the lobus inferior (Phots. 75, 79, cf. Phot. 59). The neurites (Phots. 76, 79) arise either from the side or apex of the cell bodies or from the first part of one of the basal or apical dendrites. They are medium or slender, smooth fibres which run radially outward (latero-ventrad). The fibres are nearly parallel and are so numerous that they give a fine radial striation in addition to the coarser striation due to the dendrites. They give off collaterals (Phot. 79) which do not branch profusely but give rise to a few long slender

branches which extend widely through the epistriatum and striatum. The neurites grow more slender as they are traced farther from the cell and finally break up in end branches in the striatum. The level of the end branching varies greatly, sometimes being in the central part of the fore brain wall but frequently near the external surface. Thus it happens that all parts of the striatum are reached by these short neurites.

Fibres enter the epistriatum from three sources. Fibres from the olfactory lobe will be described below (page 152). Fine ascending fibres from the 'tween brain (*corpus mammillare*, page 118) reach the epistriatum by way of the anterior commissure and end by fine ramifications in all parts of this nucleus. The neurites of the cells to be described below as cortical cells also end in the epistriatum.

*Striatum proper.* — The cells of the striatum are slightly smaller than those of the epistriatum, measuring 12—24 by 12—48  $\mu$ . They are fusiform or stellate cells provided with two or more dendrites, which are usually devoid of fine spines, and spread irregularly through the striatum. These cells are occasionally pyramidal in form and possess spiny dendrites, and are somewhat mingled with the cells of the epistriatum, so that the two kinds of cells can not be surely distinguished unless the neurites can be studied. Further work since publishing my previous paper on this part of the brain ('98a) has led me to conclude, however, that the two types of cells are more clearly distinct than I indicated in that paper. The neurites arise from the cell bodies or the basal part of the dendrites, are medium-sized fibres (coarser than those of the epistriatum cells), give off few and short or no collaterals, and enter some part of the *tractus strio-thalamicus*. The only fibres which I have found ending in the striatum are the short neurites of the epistriatum cells.

## 2) Secondary olfactory Nuclei.

There are three of these nuclei which occupy the ventral part of the fore brain. At the cephalic end of the fore brain are two groups of cells, one of which lies near the mid-ventral line opposite the Y-shaped division of the fore brain cavity into the two cavities of the olfactory lobes, while the second lies laterad from the first. In my previous paper ('98a, p. 233) I have described these nuclei under the names of *nucleus postolfactorius ventralis* and *lateralis*, respectively. Both are superficial in position. The cells of both nuclei are fusiform or stellate, with two or several dendrites which

are richly branched and free from spiny roughness. The cells in the ventral nucleus measure 12—16 by 16—26  $\mu$ , those in the lateral nucleus 16—20 by 20—24  $\mu$ . The neurites arise in both nuclei usually from the cell bodies and all are destined to the 'tween brain. Most of them go to the hypothalamus, but the neurites from the nuclei run in separate bundles of the tractus strio-thalamicus. The neurites from the ventral nucleus form a well defined bundle on the ventral surface of the fore brain at either side of the middle line which I shall describe below as the tractus strio-thalamicus ventralis. The lateral nucleus sends its neurite along the lateral surface of the fore brain in the tractus strio-thalamicus lateralis, to be described below. A part of the neurites from both these nuclei run dorso-caudally through the striatum and epistriatum and help to form the bundles to the ganglia habenulae which will be described below under the name of the tractus olfacto-habenularis.

The fibres which end in these nuclei come from the olfactory lobe. A part of the fibres of the broad and indefinite olfactory tract break up here, the fibres which enter the ventral nucleus coming for the most part close along the central cavity, those to the lateral nucleus taking a more direct course. These will be more fully described below (page 152).

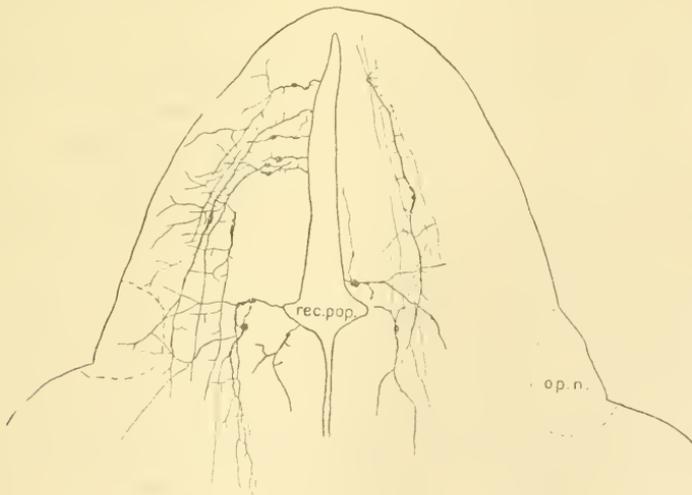


Fig. N.

The third olfactory nucleus is of much greater extent than those just described. It consists of those cells of somewhat peculiar

histological character which surround the ventral part of the cavity of the fore brain throughout nearly its whole extent (Phot. 73, Fig. N). These cells are characterized by having a central process which runs among the ependymal cells to the central cavity. Cells of two kinds are to be recognized. The greater number are very similar in form to those in the torus longitudinalis (page 103) and in the corpus mammillare (page 118). These cells measure 7—16 by 11—24  $\mu$ , have stellate bodies with two or several dendrites directed outwards and a central process which varies in length from almost nil to several times the diameter of the cell body. Cells of this form are shown in Phot. 73, which is a frontal section at the cephalic edge of the commissura anterior. The dendrites are slender and smooth, so much so, in fact, that it is sometimes difficult to distinguish the neurite of a cell from its dendrites. The neurites arise from one of the dendrites. In the cephalic part of the nucleus they join the tractus strio-thalamicus.

The most important part of this nucleus is situated in the walls of the recessus praeopticus. I have traced the neurites of part of the cells of this region caudad over the chiasma into the corpus geniculatum. Whether they end there or in some part of the lobi inferiores, I do not know. Some of the neurites cross to the opposite side beneath the recessus praeopticus before entering the hypothalamus. Other cells send their neurites at first dorsad. I have been unable to trace these for any great distance from the cell but think it probable that they join the tracts to the ganglia habenulae, since a large part of these tracts come from this region.

The cells of the second form are chiefly or wholly confined to that part of the nucleus situated caudal to the anterior commissure. These cells are fusiform with one long, thick dendrite from each end of the cell body. The cell bodies measure 12—16 by 16—32  $\mu$ . One process is shorter than the other and, although usually having the appearance of a dendrite which gives off several small branches, it is sometimes reduced to a mere central process. The other dendrite is always long and straight and is disposed longitudinally, lying among and parallel with the fibres of the tractus strio-thalamicus, which probably determine its position mechanically. This dendrite bears numerous small branches at right angles and gives rise to the neurite, always at a long distance from the cell and often as a continuation of the dendrite itself. The neurites run in the tractus strio-thalamicus ventralis to the hypothalamus.

The fibres which end in this nucleus in the region of the praeroptic recess come from the cephalic direction and I believe that they are fibres from the olfactory lobe. In that part of the nucleus cephalad from the anterior commissure it has been impossible to determine the source of the afferent fibres, but the cells are favorably situated for receiving olfactory tract fibres. I consider the nucleus as a whole as belonging to the area olfactoria and at least the caudal part of it as representing the nucleus taeniae of higher forms.

In the extreme dorso-cephalic part of the fore brain is a group of cells which perhaps constitutes a nucleus postolfactorius dorsalis. Its cells which have been impregnated in only one series are shown in Phot. 74. They bear some resemblance to the cells in the ventral and lateral nuclei, but their neurites were not impregnated. It is quite possible that these should be grouped with the cells next to be described, the cortical cells.

### 3) Cortex.

On the lateral surface of the fore brain are found a few cells measuring 12—18 by 16—40  $\mu$ , with two or more dendrites usually disposed parallel with the external surface. Owing to the formation of precipitates in the superficial parts of the brain, these cells have been difficult to study. The precipitate is especially troublesome in the work of photographing the cells. I present one rather poor photograph (66) which shows one of these cells with the neurite directed ventrad. The cell body is not more than 50  $\mu$  beneath the lateral surface, which appears at the left in the photograph, and the dendrites and neurite are parallel with the surface. The neurites of these cells arise from one of the dendrites, and are relatively coarse fibres with very regular varicosities, which are directed toward the anterior commissure. I have not had the fortune to trace these fibres through their whole course. Similar fibres which I have found in the anterior commissure, in a superficial position, pass over the lateral surface of the fore brain and enter the epistriatum near its dorso-lateral angle. Either before or after entering the epistriatum, the fibres divide into several very fine branches which run for a long distance in the epistriatum between its layers of cells. The manner of ending of these fibres is very characteristic. I think there is no doubt that they belong to the cells mentioned.

Although these cells are few in number, I have found them in different preparations in almost all parts of the lateral surface of

the fore brain. Their superficial position and the disposition of their processes parallel with the surface, at once give the impression that they belong to a special category. There are also cells at the extreme dorso-lateral angle of the striatum, at the point of attachment of the plexus choroideus, which are to be reckoned in this category. Two of these together with some epistriatum cells are shown in Phot. 78. The cortex cells have their bases at the surface and their dendrites directed inward. The bodies of these cells present a very rudimentary condition, one end of the cell being flattened against the limiting membrane. They may be compared with the cells in the nucleus taeniae and elsewhere which have central processes reaching the cavity. The neurite of one of these cells can be followed in a sinuous course to the right hand lower corner of the photograph, where it continues ventrad in an extreme superficial position.

In addition to these cells on the lateral surface of the fore brain, I have found in several series undoubted nerve elements in the choroid roof. These are mostly isolated fragments of nerve fibres which are impregnated in several preparations. In one case only I have found a cell impregnated and the presence of a characteristic neurite of sufficient length to be determined beyond a doubt, makes it certain that the cell is a nerve cell. In its vicinity were several fibres running through several sections. The appearance of these fibres leaves no doubt whatever that they are nerve fibres. Nearly all the elements impregnated are in the cephalic part of the plexus, dorsal to the base of the olfactory lobes. In one case a small bundle of fibres were impregnated and could be traced down near the middle line to the base of the fore brain at its junction with the olfactory lobes. These fibres start caudally near the middle line but are soon lost, so that their relations could not be determined.

#### b) Fibre tracts.

1. Tractus strio-thalamicus. This tract consists of ascending fibres. In *Acipenser* it is divided into three bundles, median, ventral and lateral. The ascending fibres run in the median and ventral bundles. The ventral bundle is made up chiefly of fibres which arise in the nucleus postolfactorius ventralis and run caudad at either side of the mid-ventral line. The fibres run ventral to, or through the ventral part of, the commissura anterior, pass through the wall of the recessus praeopticus where the bundle is augmented by

fibres from the cells of the nucleus taeniae, pierce the optic bundles in the chiasma and bend down into the hypothalamus. They have their endings in the lobi inferiores. This bundle also contains ascending fibres (see below). The lateral bundle contains fibres from the nucleus postolfactorius lateralis and from the striatum. It runs near the lateral surface of the fore brain, pierces the mesial part of the optic tract dorsal to the chiasma, enters the thalamus just lateral to the median bundle and is distributed to the dorsal and lateral wall of the inferior lobe. In Pl. 13 the lateral bundle is incorporated with the median. The median bundle is much the largest and contains the greater part of the descending fibres from the striatum and of the ascending fibres to the epistriatum. The descending fibres enter the thalamus mesial to the optic tracts and are distributed to the central grey of the thalamus and to the dorsal wall of the inferior lobe. There is some evidence that a part of its fibres reach the corpus mammillare.

The ascending fibres to the fore brain arise chiefly in the corpus mammillare. A part arise from the ventral wall of the corpus mammillare and run forward along the ventral face of the inferior lobe, to enter the fore brain as a part of the ventral bundle of the tractus strio-thalamicus. The greater part of the ascending fibres arise from the dorsal and lateral walls of the mammillare (and from the ectomammillare?) and pass forward in the median bundle. Most of the ascending fibres cross to the opposite side in the anterior commissure, but apparently some find endings in the epistriatum of the same side.

2) Tractus olfacto-habenularis. — A certain number of fibres from all the olfactory centers (see above and cf. page 235) take a dorso-caudal course through the striatum and epistriatum and collect into a compact bundle at the dorso-caudal angle of the fore brain, to run up into the ganglion habenulae. I have described fully the disposition of the fibres in the ganglia and the commissura habenularis (page 110).

In describing the mid and the 'tween brain I have mentioned two small tracts which probably connect some part of the fore brain with the tectum (cf. page 114, 128).

## F. Olfactory Lobes.

In either haematoxylin or GOLGI sections in any plane three chief zones are readily recognized. Externally is a zone of olfactory

fibres which is not to be reckoned with the olfactory lobe proper, but belongs to the olfactory nerve. This zone is thickest at the cephalic end and is much thicker on the lateral than on the other surfaces. Many more fibres enter the lateral parts of the lobe and, as will be seen below, the glomeruli are larger and more numerous in that part of the lobe. The zone of olfactory glomeruli occupies the external one-third of the olfactory lobe proper. The inner two-thirds of the lobe comprises a zone of cells and fibres in which no layers or special collections of either cells or fibres are to be seen. To this zone I have given the name of granular zone, since it contains the cells known as granule cells. These zones have no special significance in *Acipenser*, since both contain cells of similar functions, but the recognition of the zones is convenient for topographical purposes.

#### a) Cells of Olfactory Lobe (Fig. O).

1) Large mitral cells. — These are the largest and most characteristic cells in the olfactory lobe. They are found in the glomerular zone and are much more numerous in the lateral part of the lobe. The cell bodies are the largest (actual volume) in the brain of *Acipenser*. They measure 16—48 by 32—240  $\mu$ , and are usually much more compact than the PURKINJE cells, which alone approach them in size. The cell body is very variable in form, although it does not present such great irregularities as do the PURKINJE cells. The cells bear two or more very large dendrites which spread widely in the glomerular zone. They are frequently much curved and usually divide into several branches. Sometimes there is a main stem which runs parallel with the surface and gives rise to several short, thick branches which end in glomeruli. The number of large dendrites is sometimes as great as five and I have seen as many as four large glomeruli borne by the branches of a single dendrite. It is probable that a single cell sometimes supplies as many as ten or twelve large glomeruli. The usual number supplied by the medium-sized and smaller cells is from three to five. The dendrites break up into an extremely complicated set of branches which help to form a glomerulus (see description of glomeruli below). The large mitral cells bear other, small dendrites which end freely in the glomerular zone without forming glomeruli. I have found these non-glomerular dendrites in only a few cases and believe that they occur on only a part of the cells. The neurite arises from

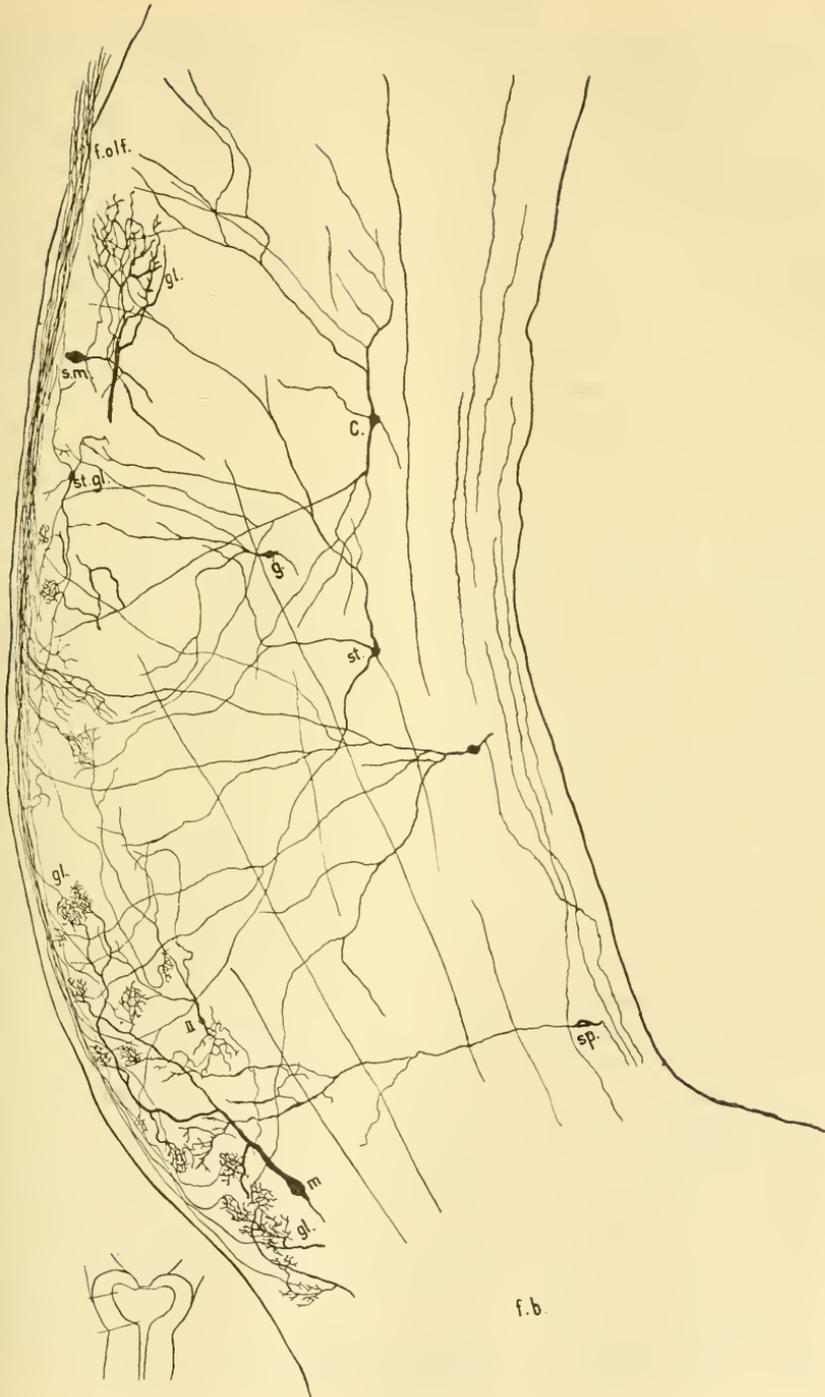


Fig. O.

the body of the cell or from the base of one of the large dendrites. It has a well marked cone of origin and is a thick fibre which gradually tapers to a medium-sized one. It takes a course either centrally toward the cavity of the lobe and then caudally, or directly caudad toward the fore brain.

2) Small mitral cells. — These are also in the glomerular zone and are less numerous than the large cells. They have rounded cell bodies measuring 12—16 by 16—32  $\mu$ , and bear a single large dendrite each, which may be disposed in any direction. This dendrite bears a single glomerulus or two or three imperfectly separated glomeruli. Their neurites arise from the cell bodies and are usually directed toward the cavity.

3) Stellate cells of the granular zone. — These are the most numerous cells in the lobe and are also, next to the large mitral cells, the largest and most conspicuous. They are situated at all levels of the granular zone. The cell bodies measure 16—32 by 24—128  $\mu$ , and present great variation in form. The dendrites, which are relatively thick and smooth, arise from the ectal surface of the cell body and spread in all directions toward the glomerular zone. This arrangement of the dendrites gives to them the same appearance in sections through the middle of the lobe in any plane. The dendrites diverge so widely that they may include between their extremities nearly one-third of the circumference of the lobe. I have demonstrated in a great many cases the endings of these dendrites in olfactory glomeruli, where they are often intricately intertwined among the final branches of the mitral cell dendrites. The dendrites of stellate cells can usually be distinguished in a glomerulus by their being slender, gracefully curved, and not very richly branched, while the mitral cell dendrites are thick, often bent at sharp, jagged angles and are very profusely branched. The intricate interlacing of the dendrites of the two kinds and the fact that both come into contact with end-branches of olfactory fibres makes it impossible to doubt that the stellate cell dendrites bear the same functional relation to the olfactory fibres in the glomeruli as do the dendrites of mitral cells. Moreover, the dendrites of stellate cells sometimes form small glomeruli into which mitral cell dendrites do not enter. There are in the lobe of an adult fish hundreds of small glomeruli in which only one or two olfactory fibres end. Many of these are supplied entirely by the dendrites of stellate cells or of other cells described below. The neurites of stellate cells arise from the cell bodies, run



Fig. P.

caudally toward the fore brain (usually near the cavity), and give off collaterals which rise toward the glomerular zone. The neurites are varicose and sinuous, of medium thickness and not very uniform. The collaterals are slender and smooth.

4) Stellate cells of the glomerular zone. — These appear as stellate or fusiform cells in sections tangential to the surface. They are situated in the inner part of the glomerular zone and have their dendrites parallel with the surface. The cell bodies measure 12—16 by 12—32  $\mu$ , and the dendrites usually have a wide expansion, sometimes exceeding one millimeter (Fig. P). The branches of the dendrites present characteristic varicosities or nodosities and enter into the formation of numerous glomeruli. In the few cases in which I have found the neurites they are directed centrally or caudally.

5) Spindle cells of the granular zone (Fig. Q). — These are spindle

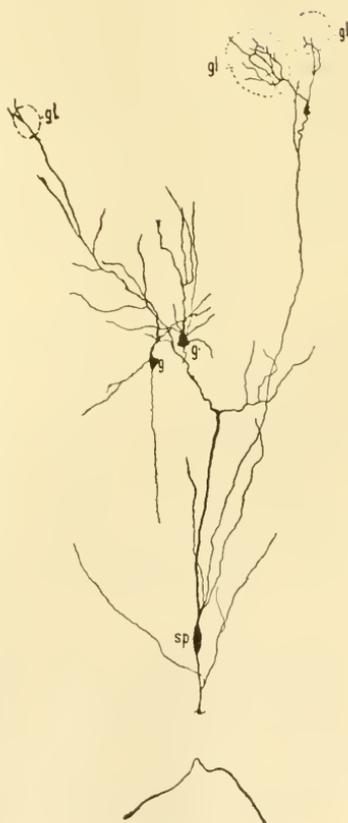


Fig. Q.

shaped and stand in a radial position with their dendrites directed radially outward and not diverging greatly. The cell bodies measure 8—16 by 24—40  $\mu$ . There is typically a central process which reaches the cavity, but the cells are sometimes situated far from the cavity and this process is absent. When present, the central process gives rise to the neurite which runs close to the cavity toward the fore brain, giving off one or more long slender collaterals which rise toward the glomerular zone. From the distal end of the cell arises a single dendrite which divides into several branches, some or all of which enter into, or themselves form, glomeruli.

6) Granule cells (Fig. Q). — These are rounded or pyramidal cells measuring 8—32  $\mu$  in their greatest diameter, which occur at all levels of the granular zone. I quote here the description previously given of them ('98a, p. 225): "Their peripheral processes rise to the glomerular zone and end in olfactory glomeruli; either forming, with olfactory fibres, glomeruli into which no other central elements enter, or entering glomeruli formed chiefly by other cells described above. From the central end of the cell arises a slender, uniform, slightly varicose neurite which runs either centrally or backward — that is, in the direction of all other neurites. I have also found in some cases several short slender dendrites arising from the central end of the cell about the base of the neurite."

7) Cells of CAJAL. — The cells to which I have given this name in my preliminary paper ('98a, p. 226) are very striking elements which are present in small number in most of my preparations. The cell body is stellate or elongated and measures 8—20 by 24—40  $\mu$ . The dendrites are large and many branched. All the branches are long, comparatively straight and uniform in diameter. Some of the branches are very slender and have the appearance of neurites. The greatest expansion of the dendrites exceeds one millimeter and is sometimes equal to half the diameter of the olfactory lobe. A good idea of the general appearance of these cells is given by Phots. 72 and 84, although many of the slender dendrites can not be brought into the plane of focus so as to show in a photograph. Some of the dendrites enter into the formation of glomeruli, but most of them end in the glomerular zone without rich branching. They may receive stimuli from the collaterals of the centrally directed neurites of other cells, or from the centrifugal fibres, if such exist. The neurite, which is a very slender, varicose fibre, arises from the cell body or from the basal part of one of the large dendrites and runs centrally.

8) Cells with short neurites. — I have found four or five cells in the glomerular zone which probably belong to GOLGI's II type. The cell bodies measure about 16 by 20  $\mu$ . From one end of the cell arises a dendrite which has several branches ending in glomeruli. From the other end arises a smaller process which divides into numerous smooth branches which are lost in the glomerular zone. I am not sure that this smaller process is a neurite, but think it probable. I give drawings of these cells in Figs. O and R.

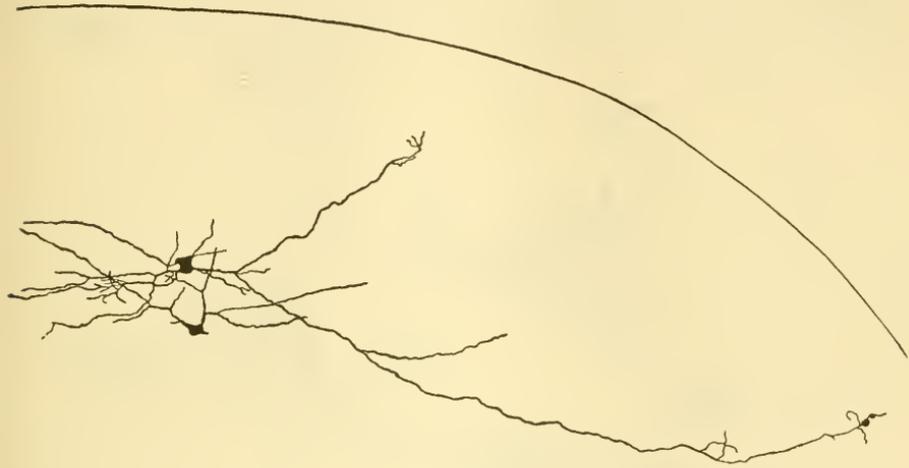


Fig. R.

#### b) Olfactory Fibres.

The olfactory fibres may run singly or in small bundles to the glomeruli, and either a single fibre or several fibres from one or several bundles may enter the same glomerulus. Fibres occasionally send branches to two or more glomeruli, but usually branch only within a single glomerulus. The end-branching is more often dichotomous than otherwise, but is often irregular and sometimes very complex. I give drawings of characteristic endings in Fig. S.

#### c) Glomeruli (Figs. T, U).

The number of olfactory fibres which may enter a glomerulus varies from one or two to a large number. The glomeruli vary to a like extent as to size and also as to the dendrites which enter into their formation. The large glomeruli are formed chiefly by dendrites of mitral cells, but almost always include branches from the dendrites of one or more of the other cells. The smaller glomeruli are

sometimes supplied by small dendrites of mitral cells, but more often by other cells. Phot. 82 shows a stellate cell of the granular zone one of whose dendrites forms a medium-sized glomerulus. Very often two or more kinds of cells send one or more small branches of their dendrites into the same small glomerulus. In the adult fish there are hundreds of these small glomeruli which receive only one or two olfactory fibres and are supplied by the dendrites of cells other than mitral cells. The number of these small glomeruli is much less in the brain of the young fish. The stellate cells of both zones, the spindle cells and the granules may supply glomeruli which apparently receive no other central elements.



Fig. S.

## d) Tractus olfactorius.

The neurites of all cells of the olfactory lobe, except the few cells of the II type, pass to the fore brain. With few exceptions the

fibres run an independent course, each taking the shortest path from its cell in whatever part of the olfactory lobe, to its end-nucleus in the fore brain. In consequence, the olfactory tract is very diffuse and ill-defined. All parts of the slightly constricted neck connecting the olfactory lobe and fore brain are traversed by a larger or smaller number of these fibres. Only a small number of fibres from the olfactory lobe are gathered into a definite bundle. This bundle lies



Fig. T.

near the mid-ventral line at the junction of the lobe with the fore brain and traverses the nucleus postolfactorius ventralis, then courses around the lateral surface of the nucleus postolfactorius lateralis and enters the epistriatum at its dorso-lateral border. I have traced the olfactory fibres with certainty to the epistriatum and the two nuclei postolfactorii. Although I have been unable to trace these fibres with certainty into the caudal part of the fore brain, owing to the

difficulty presented by the large tractus strio-thalamici, among which these fibres must run, I have no doubt that a large part of the olfactory tract fibres find endings in the nucleus taeniae. The difficulty of studying the destination of these fibres is enormously increased by their diffuse arrangement. It will probably be impossible to determine with certainty whether they reach the nucleus taeniae without recourse to the degeneration method.

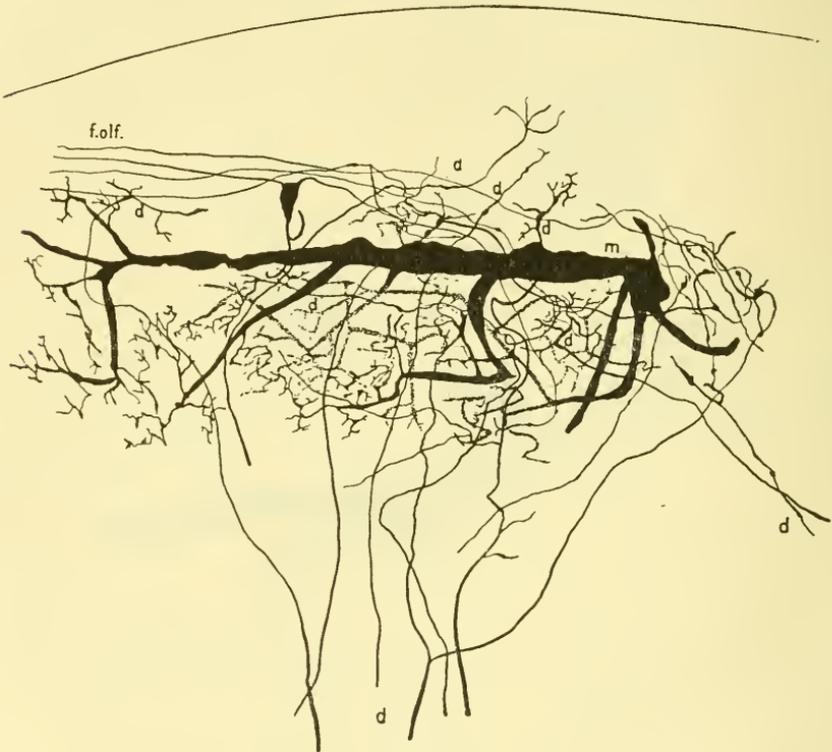


Fig. U.

In my preliminary communication I stated that I had been unable to trace any fibres between the olfactory lobe and the anterior commissure ('98a, p. 238). Since writing that paper I have secured a perfect series of horizontal sections which show an enormous number of fibres from the olfactory lobe to the anterior commissure. Indeed, these fibres are so numerous that in this series they seem to form the greater part of the commissure. A small part of the crossing fibres are situated farther cephalad, separated from the main body of the commissure by a depression of the floor of the ventricle.

The crossed fibres are as diffuse as possible and the fibres of the two sides mingle indistinguishably with one another and with the ascending fibres from the hypothalamus, so that it is impossible to follow them after crossing. They may be distributed to all the olfactory nuclei, but I think that a very large part of them go to the epistriatum. The centrifugal fibres to the olfactory lobe, if present, are mingled with the centripetal fibres and can not be distinguished.

## 2. Interpretation. Review of Literature.

### A. Hind Brain.

#### a) Medulla.

##### 1. Base of the Medulla.

This calls for little comment in the present state of investigation. The chief problems at present in connection with the hind brain have to do with the cranial nerves and their sensory centers, and the morphology of the cerebellum. In the base of medulla there is to be noticed, I think, a tendency for commissural and tract cells to become modified to form special cell groups. This is perhaps to be seen in certain groups of cells mentioned in connection with the secondary vagus tract (page 89). The cells of the nucleus of MEY-NERT's bundle are perhaps to be regarded in this way, although in a more advanced state of transition. These cases may be considered as early or intermediate stages in the formation of nuclei such as exist in the higher parts of the brain, while in those parts (e. g. in the central grey of the 'tween brain) it is probable that there are cells which retain the primitive character of commissural and tract cells.

The ventral root of the VII nerve and its nucleus of origin present a somewhat more primitive condition than in other fishes. VAN GEHUCHTEN ('94) describes these in the trout as having almost the same arrangement as in man. In *Acipenser* the ascending root and knee of the facial do not contain all the fibres of the motor root. The nucleus is elongated and some of the fibres pass directly from their cells of origin out in the root (page 74). A similar condition is found in the ventral V in *Acipenser*. The elongated form of the nucleus of the V and its lateral situation have not before been described, I believe. This partial isolation of the nuclei of the ventral V and VII is perhaps to be regarded as a precursor of the nucleus ambiguus in higher Vertebrates.

## 2. Centers of sensory Nerves.

Before taking up the sensory nuclei I shall make a brief survey of the cranial nerves in fishes, in order to identify the several roots and their central nuclei and to determine with certainty the homologous centers in various groups of fishes. To interpret rightly the structures of the central nervous system it is necessary to know in what nuclei the several nerve components, as determined by their peripheral distribution, have their central endings. It is fortunate for the study of lower brain morphology that the study of the cranial nerves is so far advanced that there is now no reasonable doubt as to any important question of fact in the distribution of the various components of the cranial nerves. A review of the literature of the nerves will give a foundation on which to base definite conclusions in the interpretation of the medulla and cerebellum.

General cutaneous components. — There is general agreement among authors that general cutaneous sensation is mediated by the trigeminus or some part of it. The nerve which in the later literature has come to be regarded as the V proper is described by STANNIUS ('49) as the first root of his V—VII complex, and contains sensory and motor fibres. The sensory fibres innervate the skin on the dorsal surface of the snout in front of the eye, the skin around the nasal pits, and on the upper and lower jaws. Along with these run fibres from his dorsal (third) root which innervate the slime canals. With this statement of STANNIUS, applying to fishes in general, the descriptions of JACKSON and CLARKE ('76) for *Echinorhinus*, of EWART ('89) for *Laemargus*, of PINKUS ('95) for *Protopterus*, of COLE ('96b and '98b) for *Chimaera* and *Gadus*, and of C. J. HERRICK ('99) for *Menidia*, are in substantial agreement. The details of the distribution and endings of the general cutaneous fibres have been worked out for fishes by HERRICK (l. c.), and by STRONG ('95) for the tadpole. Two results of STRONG's study are of interest here: first, he (apparently) regards the V as wholly general cutaneous; second, he has shown that a large part of the general cutaneous fibres run in other nerves besides the V, namely the IX and X. These fibres had been noted by MAYSER ('81) in Teleosts, and by OSBORNE ('88) in *Cryptobranchus*. They have since been described by KINGSBURY ('97) for several fishes and by HERRICK for *Menidia*. These general cutaneous fibres in IX and X, however, enter the same central tract as those belonging to the V, namely the

spinal V tract. KINGSBURY mentions in *Amia* a spinal V root going out near the sensory VII, but he did not trace it to its rami.

**Special cutaneous components.** — The presence in fishes generally of dorsally situated nerve roots whose fibres are destined to the innervation of canal organs has long been known. The grouping of these organs and their nerves with the pit organs, the vesicles of SAVI, and the ampullae of LORENZINI with their nerves, in the so-called lateral line system is now generally accepted. STANNIUS described part of this system in connection with the V—VII complex and the remainder as the lateral system of the N. vagus. The latter part arises by a single root from the so-called lobus posterior of the medulla, crosses the N. vagus from which it receives a few fine fibres, and is distributed to the canal organs of the lateral line, the opercular, supratemporal, and suprascapular regions. It is always the coarse fibres which innervate the canals. The fine fibres which STANNIUS found in all the rami may be regarded as general cutaneous fibres in accordance with a suggestion of STRONG, or as fasciculus communis fibres destined to end buds (HERRICK '99).

The first portion of the lateral line system STANNIUS rightly describes but, owing to differences which apparently exist between *Acipenser sturio* (described by STANNIUS) and the two species of *Acipenser* studied by GORONOWITSCH and myself, confusion is likely to arise. In describing the V—VII complex STANNIUS takes *Pleuronectes* as the type of those forms in which the greatest number of distinct roots are found, namely five. These five roots are as follows:

1st root: of mixed, sensory and motor fibres, from the side of the medulla.

2nd and 3rd roots: dorsal roots of coarse sensory fibres from the "Lobus medullae oblongatae s. Lobus posterior", from which the R. lateralis of the N. vagus arises.

4th root: arises caudal to the 2nd and 3rd and dorsal to the 1st, and is exclusively of fine sensory fibres.

5th root: small motor root arising immediately in front of VIII. Although he classes *Acipenser* with *Pleuronectes* as having five roots, it is clear from his description that the two fishes differ widely in regard to the first three roots. In *Acipenser sturio* the roots are as follows:

1st root: small, mostly fine-fibred, sensory.

2nd root: larger, mostly coarse-fibred, motor. These arise in the same position as the 1st root in *Pleuronectes*.

3rd root: large, dorsal, arising "aus dem Wulste, der der Medulla oblongata oben aufgesetzt ist, also aus dem Corpus restiforme", non-motor, coarse-fibred.

4th root: largest, of two bundles, non motor, mostly coarse-fibred.

5th root: small, arises immediatly in front of VIII, exclusively coarse-fibred, motor.

There can be no doubt that roots 1 and 2 in *Acipenser* are together equal to root 1 in *Pleuronectes*, that root 3 in *Acipenser* is equal to roots 2 and 3 in *Pleuronectes* and that roots 4 and 5 correspond in the two fishes. While he does not give the position of root 4 in *Acipenser*, his remark that the predominance of coarse fibres is a peculiarity in *Acipenser* leaves no doubt as to its identity, especially as the dorsal VII could not otherwise be accounted for. The condition of roots 1 and 2 seems to be the same in *Acipenser sturio* (STANNIUS), *A. ruthenus* (GORONOWITSCH), and *A. rubicundus* (present paper), the sensory and motor fibres being wholly separated into distinct roots. The question of the third root offers some difficulty. From STANNIUS' description of its origin in *Acipenser*, "aus dem Wulste, der der Medulla oblongata oben aufgesetzt ist, also aus dem Corpus restiforme", it seems to me that this root must come from the lobus lineae lateralis (Lobus trigemini of GORONOWITSCH). In *Acipenser rubicundus* and *ruthenus* this root is accompanied by another arising a short distance ventral from it, immediately ventral to the cerebellar crest, from the tuberculum acusticum (Lobus posterior medullae oblongatae of STANNIUS). It is easily seen from my figures and those of GORONOWITSCH that these roots are so distinct in both species investigated by us that it would have been impossible for STANNIUS to have overlooked one of them, if conditions had been the same in *A. sturio*. It therefore seems probable that the dorsal root which in *Pleuronectes* arises in two parts from the "Lobus posterior" (tuberculum acusticum), arises in *A. sturio* as a single root from the ridge overlying the „Lobus posterior", namely the lobus lineae lateralis. In *A. ruthenus* and *rubicundus*, then, we may have a condition intermediate between *A. sturio* and the Teleosts (*Pleuronectes*) in which the root is divided, one part still arising from the lobus lineae lateralis, the other from the tuberculum acusticum.

STANNIUS finds in sharks (*Raja*, *Spinax*, *Carcharias*) three roots in the V—VII complex. The first root is the same as in *Pleuronectes*. The third root (tab. 2, fig. 1, R. 2) is a very large dorsal root, "welche höher aufwärts entspringt . . . Sie tritt aus dicht hinter dem Cerebellum und etwas auswärts von ihm, zur Seite des Sinus rhomboidalis hoch oben aus einer einwärts gelegenen Erhabenheit oder einem inneren Wulste des Corpus restiforme". It is wholly coarse-fibred and sensory and evidently corresponds to the third root of *Acipenser sturio*. The second root of sharks lies close to VIII and consists of fibres of three kinds: coarse fibres from the "Corpus restiforme", fine fibres which arise nearer to VIII, and coarse fibres which accompany the fine. This root contributes fibres to both the trigeminus and the facialis, the fine fibres being confined to the N. palatinus and the motor fibres forming the motor VII. STANNIUS states that this root is equal to the third and fourth roots of Teleosts which possess four roots (4th and 5th of *Pleuronectes*). But it is evident that the coarse sensory fibres from the "Corpus restiforme" can not belong to roots 3 and 4 of Teleosts, or roots 4 and 5 of *Pleuronectes*, which consist entirely of fine sensory and coarse motor fibres and go to form the N. palatinus and motor VII. These "Corpus restiforme" fibres in sharks are part of the lateral line components which we are considering and are equivalent to root 3 of *Pleuronectes* and to a part of root 2 of other Teleosts. STANNIUS' root 3 of sharks is wanting as a distinct root in Teleosts. This is for the reason that the dorsal and inner ridge of the "Corpus restiforme" from which it arises in sharks is wanting in Teleosts.

My object in this somewhat extended analysis of STANNIUS' description is to identify the central nuclei into which the lateral line roots enter, as well as to identify the roots themselves. It is unnecessary to follow the distribution of these components. It is evident that in Teleosts the central body into which the lateral line root or roots enter, the "Lobus posterior medullae oblongatae", is that body which in all fishes is now known as the tuberculum acusticum. It is equally evident that in *Acipenser sturio* and the sharks described by STANNIUS there is another more dorsally situated ridge which projects into the cavity and which he calls a part of the "Corpus restiforme". He does not use the name "Lobus posterior" for this body. Into this most dorsal ridge there enters in *A. sturio* and the sharks a large nerve which he describes as

constituting the whole of what we now call the lateral line VII. I have shown that in the sharks there is a lateral line root arising from the "Lobus posterior" and bound up with the VII proper, and wrongly interpreted by STANNIUS. This corresponds to the ventral rootlet of the lateral line VII in *A. ruthenus* (*T. II v.* of GORONOWITSCH) and *A. rubicundus*, and it is possible that there is such a root also in *A. sturio*, so bound up with other roots as to have been overlooked by STANNIUS (cf. page 158). To summarize: there is present in all three species of *Acipenser* which have been studied and in the sharks studied by STANNIUS a lateral line root which enters a special dorsal thickening of the medulla which is undoubtedly the lobus lineae lateralis (L. trigemini of GORONOWITSCH). All these forms (except *A. sturio*?) agree also in the presence of a second lateral line root from the tuberculum acusticum. This latter is the only root of the lateral line VII in Teleosts.

In the work of later authors there is general agreement as to the origin and distribution of the lateral line X nerve. It arises always from the tuberculum acusticum and requires no further attention here. The roots of the lateral line VII have been described in sharks, Ganoids, Teleosts, *Protopterus*, and the tadpole. In sharks GEGENBAUR ('71) describes two roots, one from the lobus trigemini, the other from the acusticum (*Hexanchus*). JACKSON & CLARKE ('76) describe two similar roots in *Echinorhinus*. EWART ('89) describes in *Laemargus* 1) the ophthalmicus superficialis VII as arising from "the so-called trigeminal nucleus which occupies the most dorsal portion of the medulla", and innervating certain ampullae and mucous canals. 2) The buccal arises dorso-caudal to the trigeminus (hence probably from the acusticum), communicates freely with the ophthalmicus superficialis VII, and is distributed to ampullae and mucous canals. The ophthalmicus VII sends a component into 3) the common trunk of the palatine and hyomandibular and it is presumably these fibres which innervate ampullae and canals supplied by the hyomandibular. STRONG must be in error in speaking of 2) and part of 3) as lateral line roots. Certainly 1) and 2) are lateral line roots, and I see no evidence that 3) contains any lateral line fibres other than those received from 1). COLE ('96a) describes, in *Chimaera*, the superficial ophthalmic VII as having a ventral root and the buccal as having a dorsal root. Both supply ampullae and canals. The hyomandibular receives an anastomosis from the buccal and also supplies ampullae and canals. This agrees with EWART's description,

except for the inversion of the roots of the superficial ophthalmic and buccal. This I can not explain.

For the Ganoids the lateral line VII roots have been described in *Acipenser* und *Amia*. As I have already shown ('98b) these are GORONOWITSCH's roots *T. II d.* and *T. II v.* in *Acipenser*. I need not abstract his description, as it agrees with that given in the first part of this paper (page 80, 82). According to GORONOWITSCH, the roots unite within the cranium to form a ganglion which is entirely distinct from the ganglia on the V and VII proper, except that the VII sends a small connecting branch to this. The lateral line ganglion gives rise to the ophthalmicus superficialis VII and buccalis of other authors, and sends a branch to the hyomandibularis, and also a small branch to the ramus oticus of the VII. For *Amia* the root and rami of the lateral line VII have been described by ALLIS ('97). The root "enters the brain immediately in front of the acusticus, almost as a part of that root, the two roots issuing each by two or more rootlets from the summit of a slight swelling or eminence on the side of the medulla. From its under surface, close to its origin, or possibly as a separate root, a large branch is sent downward outward, and forward, to the posterior portion of the main trigemino-facial ganglion, where it turns outward and then outward and backward, traversing the ganglion and then issuing as a part of the truncus hyomandibularis". The main portion of the root passes on to form a Y-shaped ganglion in contact with the V—VII ganglion, but having no connection with it. From the Y-shaped ganglion arise the superficial ophthalmic and buccal rami. The root in *Amia* corresponds, of course, to the ventral of the two roots in sharks and *Acipenser*, and to root 2 of STANNIUS in Teleosts. It arises in *Amia* nearer to VIII than in other forms thus far mentioned. KINGSBURY's description ('97) of this root in *Amia* agrees with that of ALLIS.

For Teleosts two lateral line VII roots from the acusticum have been described by WRIGHT ('84) in *Amiurus*. KINGSBURY speaks of and figures a single root from the acusticum in *Amiurus*, "which as WRIGHT determined innervates the neuromasts", without explaining the disagreement between his description and that of WRIGHT. He also mentions this root in several other genera. C. J. HERRICK ('99) describes in *Menidia* two roots which correspond to roots 2 and 3 of STANNIUS in those Teleosts which have five roots in the

V—VII complex. In *Gadus* (COLE, '98b) there is a single root arising dorso-cephalad from VIII and very close to or even mingled with the latter.

In *Protopterus* PINKUS ('95) describes three roots of the lateral line VII, but he gives no clue as to their central connections. In the tadpole there is a single root described by STRONG ('95) as "dorsal VII" or VIIb. It leaves the medulla in close connection with the dorsal surface of the VIII root. Both root and rami disappear in adult Anura.

The auditory nerve needs only passing notice. It is always described as entering the medulla in more or less close proximity to the lateral line VII. The evidence for the idea of the genetic relation of the auditory to the lateral line organs brought forward by MAYSER ('81), BEARD ('84), and AYERS ('92) is strengthened by the central relations of the nerves innervating the ear and the canal organs, as will appear below.

Fasciculus communis components. — This system was first studied by OSBORNE ('89) and worked out much more completely by STRONG ('95). The latter author believed that it was related exclusively or almost exclusively to the alimentary canal and its appendages. In accordance with this, the fibres are sometimes referred to (e. g. C. J. HERRICK, '99) as visceral fibres. If this system were related exclusively to the viscera, it would be well to give it a name taken from its peripheral distribution, to correspond to the names given to the cutaneous components. But, as I shall show immediately, the system innervates at least one set of sensory structures which are found in the cutaneous area, the end buds. Whether these are of the same origin as other cutaneous sense organs, or of splanchnic origin is unknown. Until this is known, to use the term "visceral" for these components would be to make an unwarranted implication.

The innervation of the end buds. — Instead of the extended examination of the literature upon the end buds which I had written previous to the appearance of the papers of COLE ('98b) and C. J. HERRICK ('99), I can now give a very brief review leading to more certain conclusions than were possible in 1898.

WRIGHT ('84) showed that in *Amiurus* the rami lateralis and ophthalmicus trigemini were composed of communis components. GORONOWITSCH ('89) describes a N. rostri internus to the region of the barbules in *Acipenser* which is a ramus of the VII and made up

of communis components. STRONG ('95) describes the innervation of the end buds in the tadpole, where they are confined to the mouth and pharyngeal cavities. The rami innervating the regions in which end buds are found are composed chiefly or wholly of communis fibres and it can scarcely be doubted that the buds are innervated by these. GORONOWITSCH ('96) states that communis components enter the N. weberi (N. lateralis accessorius) and the R. ophthalmicus profundus. ALLIS ('97) finds the following rami apparently innervating end buds in *Amia*: R. ophthalmicus V, R. maxillaris V, accessory rami of V, *r. ghs* and *r. ghi* of V, and rami of IX and X. The first two of these rami he traced directly to end buds and he describes them as made up of communis fibres. The weight of ALLIS' evidence is very much weakened by a curious error in analyzing the ganglionic complex. The posterior dorsal portion of his anterior root in *Amia* is undoubtedly the dorsal V (Va of STRONG). According to ALLIS, the fibres of this root passed into the anterior portion of the ganglionic complex, into the portion from which the rami ophthalmicus and maxillaris arose, and "disappeared gradually as they approached the truncus maxillaris" (p. 594). He nowhere mentions these fibres in any nerve rami, but derives the two important rami of the V above mentioned wholly from the communis system. All other authors have described these rami as made up largely or exclusively of fibres from the root which ALLIS allows to be lost in the ganglion, and general cutaneous innervation requires the presence of this component. If the rami in question do contain communis fibres as ALLIS states, it is undoubtedly true that they also contain V or general cutaneous components also. If they contain both we must suppose that the communis fibres are destined for the end buds. COLE ('98b) treats the ramus lateralis accessorius at length, reviewing the literature and giving the results of anatomical and microscopical investigation in *Gadus*. He finds the nerve arising from the "trigeminal" ganglion, from the facial fibres of the hyo-mandibular trunk, from the vagus root, and from the roots of spinal nerves. From this it appears that at least the majority of the fibres in this nerve must be communis fibres since those of the facialis are such and those of the vagus are probably so. There is also, it seems from the description, a general cutaneous component from the V. The most probable interpretation of the facts in the present state of our knowledge is that the communis fibres innervate the end buds of the fins, while the V fibres are merely general cuta-

neous to the fins or the body. C. J. HERRICK ('97 and '99) has shown that in *Menidia* the communis components, in addition to their usual distribution to visceral structures, supply end buds by way of the ramus hyomandibularis and form the whole of the ramus recurrens VII (R. lateralis accessorius). This almost unanimous testimony of recent authors is perhaps conclusive on the subject of the innervation of the end buds.

Nerves of the communis system. — The first of these is the sensory VII proper, which forms the R. palatinus, part of the R. hyomandibularis, part or all of the R. lateralis accessorius, and in some cases at least contributes to various rami of the V or lateral line VII. It supplies the front part of the pharynx and a large part of the end buds on the surface of the head and body. In the descriptions of STANNIUS (cf. preceding pages) this is his root 4 in *Pleuronectes* and *Acipenser*, root 3 in most Teleosts, and the larger part of root 3 in sharks. With this goes always the last root of the V—VII complex which forms the motor part of the VII. The sensory and motor components are described by GEGENBAUR ('71) in *Hexanchus* as a single root, *Fa*. In *Echinorhinus* the sensory and motor roots are called by JACKSON & CLARKE ('76) V and VII respectively. By MARSHALL ('81) the VII is described in Elasmobranch embryos as having a common ganglionic root with the VIII, but separating from it immediately. The motor root is here evidently bound up with the sensory as in *Hexanchus*. EWART ('89) describes the common root of the palatine and hyomandibular as arising between the V and VIII. A lateral line component is added to it from the superficial ophthalmic VII. The ventral root of COLE ('96) in *Chimaera* giving rise to the palatine and hyomandibular is doubtless the same combined motor and sensory root as in other sharks.

In Ganoids the sensory and motor roots are separate. The sensory root is the root *Frd* of GORONOWITSCH ('89), which forms no anastomoses whatever with the V in the ganglion but sends a small bundle of fibres to the lateral line VII. GORONOWITSCH correctly describes this root as arising from the front end of the lobus vagi, which is here composed entirely of the fibres of this root. The motor component is GORONOWITSCH's *Frv*. ALLIS ('97) describes two roots to the median portion of the V—VII ganglionic complex in *Amia*. The anterior of these he homologizes with the "motor root VII ab of STRONG in *Rana*"; the posterior root "arises, as a bundle, at a high level in the brain, probably from the fasci-

culus communis of STRONG, and issues in front of and internal to the sense organ root". KINGSBURY ('97) confirms the above descriptions for *Acipenser* and *Amia*.

For Teleosts the root has been described by MAYSER ('81) as the "dorsal geniculate V" from the "Lobus trigemini" (= front part of *L. vagi*). KINGSBURY identifies the same root in numerous Teleosts. In the cod, COLE ('98b) describes two roots for the whole V—VII complex including the lateral line VII, but he has not worked out the several components in these roots. C. J. HERRICK ('97 and '99) describes a single root in *Menidia* for all the V—VII components except the motor VII. The sensory VII comes from the front end of the fasciculus communis, the whole of which goes to the usual sensory VII rami and the ramus lateralis accessorius.

In *Protopterus* (PINKUS, '95) the separate roots of the palatinus and hyomandibularis arise in front of VIII, by which they are partly separated from the lateral line roots. STRONG ('95) showed that the dorsal root (VIIaa) arises in the tadpole from the fasciculus communis (= lobus vagi of fishes) and forms the palatinus and mandibularis internus (chorda tympani) which supply the front part of the pharynx, including the end buds there situated. STRONG first pointed out that this root corresponds to the intermediary nerve of WRISBERG in man.

The other nerves of the communis system are the sensory IX and X. These have their end-nuclei in the lobus vagi in fishes (fasciculus communis in Amphibia) and their fibres go to innervate the mucous lining of the branchial and pharyngeal cavities, the intestine and other viscera, and to help form the ramus lateralis accessorius which innervates end buds on the body and fins (ALLIS, STRONG, HERRICK, and others). In some cases also IX and X communis fibres probably go to end buds by way of the lateral line X (HERRICK, '99).

### 1) Nucleus funiculi et trigemini spinalis.

This nucleus has not before been studied by the GOLGI method in fishes. MAYSER ('81) describing the Cyprinoids, says that in the dorsal tracts of the cord the column of GOLL is apparently absent. The dorsal tract partly ends in the enlarged dorsal horn at the cephalic end of the cord and partly joins the spinal V. The spinal V contains three kinds of fibres: rather fine with or without light medullation; medium, heavily medullated; and extremely fine fibres.

The first and second end in the substance of ROLANDO, the third continue into the cord and their fate is unknown. These fibres of the third set become mingled with the secondary vagus ("vago-trigeminal") tract, and I have no doubt that they correspond to the secondary vagus tract described in the present paper (page 87). If it is true that dorsal tract fibres pass forward into the spinal V tract, they must find endings in the acusticum. But it may be that the fibres of which MAYSER speaks are in reality spinal V fibres which pass through the nucleus to end in subsequent segments of the cord. This course for a part of the spinal V fibres would be not at all surprising and would account for the statement of authors (MAYSER, GORONOWITSCH, KINGSBURY) that the dorsal tracts do not wholly disappear at the enlarged anterior end of the dorsal horn. MAYSER described the spinal V as receiving a bundle of fibres from the X.

In the partial mingling of the spinal V and secondary vagus tracts *Acipenser ruthenus* agrees with the carp. GORONOWITSCH ('89) describes the enlarged anterior end of the dorsal horn and the medullated fibres surrounding it, as I have described them (page 75). The tract of coarse fibres seems to be continuous with the dorsal tract of the cord. In the medulla at the level of the IX and X roots this bundle of medullated fibres which he designates as the bundle *y*, receives arcuate fibres and gives some fibres to the dorso-lateral tract (= tuberculum acusticum). The bundle thus formed continues forward to the level of the roots of the trigeminus (*T. I*). GORONOWITSCH seems not to have traced any part of this bundle into the roots of the V nerve, but says that it passes between the dorsal and ventral roots and continues forward to end in the Rindenknotten (secondary vagus nucleus). The presence, in this bundle, of fibres which come from the vagus lobe and end in the secondary vagus nucleus proves beyond a doubt that it contains fibres corresponding to the secondary vagus tract of *Acipenser rubicundus* (page 87), while the relation of its coarse medullated fibres to the nucleus funiculi shows that it contains the spinal V tract which GORONOWITSCH has failed to trace into the V root. If so, the complex bundle corresponds to the secondary vago-trigeminal plus the spinal V tract of MAYSER. In *A. ruthenus* the fibres from the two sources are somewhat more intimately mingled than in the carp. Since writing the above, GORONOWITSCH's paper on *Lota* ('96) has come into my hands. In this G. recognizes the compound nature of his bundle and describes it as I have indicated above. In *A.*

*rubicundus* these two tracts are wholly separate, the secondary vagus tract lying considerably farther ventrally than in *A. ruthenus*. The fibres which GORONOWITSCH says leave the spinal V to enter the dorso-lateral tract (acusticum) are probably the bundles of neurites of cells in the acusticum which I have described as running with the spinal V (page 77). His arcuate fibres to the spinal V are probably arcuate fibres from the acusticum which run for a short distance with the spinal V (cf. pages 77 and 191).

VAN GEHUCHTEN ('94) has described the spinal V tract in the trout embryo, but did not describe the nucleus as such. He found collaterals from the V fibres shortly after entering the medulla which I have missed in *Acipenser*, probably owing to the obstacle offered to impregnation by the medullated tracts in the adult brain. VAN GEHUCHTEN describes also fibres which he ascribes to the X, turning caudad "pour constituer la racine descendante de la neuvième et de la dixième paire des nerfs craniens". The fibres give off collaterals toward cells which the author thinks belong to the central nucleus of the IX and X nerves. The cells send their neurites to the white column of the opposite side. Here it seems to me that VAN GEHUCHTEN has been misled by partial or imperfect impregnation. In his figure (fig. 13) he represents the descending root of the IX—X as superficial in position. All other authors are agreed in recognizing the vagus lobe as the center for these nerves in fishes. The vagus lobe borders on the ventricle and the descending root of the IX—X, so far as it exists in fishes, runs within the lobe. Further, the cells which constitute the end-nucleus do not send their neurites to the opposite side, but to the same side, forming the secondary vagus tract described by MAYSER, GORONOWITSCH, and myself (page 87). It seems to me very probable that the fibres described by VAN GEHUCHTEN are the spinal V components of the IX and X nerves. The bundle described as the descending root of the IX—X corresponds in position to the spinal V as described by MAYSER, KINGSBURY, and myself in Teleosts and Ganoids. The cells of the nucleus, as figured by VAN GEHUCHTEN, lie too far ventrally for either the nucleus of the IX—X or the spinal V. I think it more probable that they are commissural cells. I have examined numerous GOLGI preparations of *Coregonus* and *Catostomus* embryos which show the spinal V fibres and their collaterals, the spinal V components of the IX and X, and the end-branching of both at the junction of the cord and medulla, and they fully confirm

the above interpretation of VAN GEHUCHTEN's results. The nucleus funiculi et trigemini spinalis is not impregnated in these preparations.

KINGSBURY's ('97) description of the nucleus funiculi in *Amia* is as follows: "As the oblongata is approached the dorsal horns enlarge, gaining a size three or four times that characteristic of the myelic portion . . . The larger part of the dorsal fibres disappear and just caudad of the metatela a concentration of fine fibres on the dorso- und ventro-lateral sides of the cornua mark the first recognizable appearance of the spinal V tract. At this level the dorsal cornu and the gelatinosa rapidly disappear."

I think it is evident that the nucleus funiculi et trigemini spinalis is equivalent to the nuclei of GOLL and BURDACH and the tubercle of ROLANDO in man. The fibres from this nucleus have never been traced in fishes, but it is to be presumed that they join the internal arcuate fibres of which I shall speak in the next section, on the acusticum. The existence of a spinal VIII tract, composed of VIII and lateral line root fibres and ending in part in the same nucleus with the spinal V, indicates a close connection between the general cutaneous and the special cutaneous systems.

## 2) Tuberculum acusticum.

MAYSER ('81) describes the acusticum in Cyprinoids as composed of small cells except in the neighborhood of the VII root (his *V. gen. dors.*), where there are large cells with unusually long dendrites. He describes the lateral line X nerve as a posterior VIII whose fibres turn forward in the acusticum as described by STANNIUS. MAYSER proposed to regard the lateral line organs as accessory auditory organs. The anterior VIII as described by MAYSER probably includes the lateral line VII, which he has been unable to distinguish from the VIII. The fibres of this root spread throughout the tuberculum acusticum and probably reach the cerebellum. The latter point he was not able to determine because the acusticum goes over imperceptibly into the granular layer of the cerebellum. In addition, he describes three sets of arcuate fibres formed from the VIII root, two of which certainly go to the other side, while the third probably does so. He is unable to determine the place of ending of these arcuate fibres, and is in doubt whether to consider them VIII root fibres, since he can not believe that VIII fibres could come from the base of the medulla. I have stated that these arcuate fibres probably arise from cells in the acusticum. The

question is still an open one, however, the two latest papers on the Teleost brain having described VIII fibres going to the opposite side (cf. page 171 below).

VAN GEHUCHTEN ('94) describes a descending VIII tract impregnated with silver in the trout. This may be the spinal VIII, but as he does not describe the end-nucleus or denote its caudal extent, it is impossible to know. The fibres give off collaterals to the neighboring grey matter. He does not mention other bundles.

GORONOWITSCH describes the acusticum under the name of the dorso-lateral tract. He describes the entrance of the lateral line X, its ascending and descending tracts, the descending being the larger. The ascending bundle probably enters the cerebellum. The lateral line VII (*Trig. II*) enters as two roots, one (*T. II d*) into the "Lobus trigemini", the other (*T. II v*) into the dorso-lateral tract. The "Lobus trigemini" consists of a peripheral fibre layer and an internal mass of small and large cells whose processes form the greater part of the fibre layer. From the fibre layer arises the root "*T. II dors*". Arcuate fibres end in part among the PURKINJE cells and in part in the "Lobus trigemini" itself. The ventral root enters the acusticum and forms ascending and descending tracts, the ascending running to the cerebellum. The descending tract he supposed to be equivalent to the spinal V of Teleosts. The VIII enters the ventral part of the dorso-lateral tract and forms an ascending tract to the cerebellum and a descending tract whose ending was not determined. In addition, the root receives some fibres from the fasciculus longitudinalis posterior and some from cells which he calls Acusticuszellen. The fibres which GORONOWITSCH describes as arcuate fibres ending in the "Lobus trigemini", arise in that lobe and run with those from the acusticum as internal arcuate fibres (page 82). The fibres which are said to enter the VIII from the fasciculus long. post. and from the Acusticuszellen do not exist. I have shown, however, that some VIII fibres break up in end-branches around certain cells lying near the cavity which I take to be the Acusticuszellen.

KINGSBURY ('97) traced the incoming bundles of the VIII both caudad and cephalad for a short distance. The relation of the acusticum to the cerebellum is important. The molecular layer of the cerebellum extends caudad over the oblongata, "and in Ganoids and Teleosts, so far as investigated, it is associated only with the acoustic and lateral line system of nerves, the acusticum".

C. J. HERRICK ('99) describes a spinal VIII tract as follows (p. 205): "The VIII nerve and probably also the three lateral line roots send root fibres caudad, thus constituting the spinal VIII tract. These fibres form two close round bundles lying at the periphery of the oblongata. The sensory root of the vagus emerges just dorsally of them (fig. 17, *sp. VIII*). Immediately caudad of the level here figured they turn ventrad, forming external arcuate fibres to cross in the extreme ventral portion of the raphe. This decussation occupies the extreme ventral surface of the brain for almost the entire extent of the region of the lobus vagi." The ground for calling this a spinal VIII tract seems to be that it is a descending tract. It certainly is not homologous with the descending root of the VIII in man, since that root accompanies the spinal V to end in a nucleus on the mesial side of the nucleus gracilis (KOELLIKER, '96, p. 256; CAJAL, '96, p. 61—64). HERRICK is certainly right in saying that this tract is probably not homologous with the spinal VIII as described by me in *Acipenser*. This tract I described ('98b, p. 585) as follows: "Mesial to this nucleus [Nucl. fun. et trig. sp.], and imperfectly separated from it, is a second collection of cells which is the terminal nucleus for part of the fibres of a large bundle which runs backward parallel with the spinal V from the tuberculum acusticum. The large size of the bundle suggests that it is made up mostly of lateral line fibres. As indicated in figs. 1—3, the greater part of the fibres of this bundle end in the same nucleus with the spinal V, but I have not found spinal V fibres entering the smaller median nucleus. This bundle and nucleus are apparently homologous with the spinal VIII and its nucleus of human anatomy." I regret that my statement did not make it clear that this tract is composed of root fibres, most of which belong to the lateral line nerve. HERRICK has been misled by this and says ('99, p. 206) that this tract "appears from the description to be made up largely of secondary fibres from the tuberculum acusticum, and not, as here, and as in human anatomy, of direct root fibres". I hope the ambiguity is entirely eliminated from the present description (page 75). HERRICK goes on to homologize my spinal VIII with a secondary VIII tract described by him (p. 206) which lies deep in the medulla and runs to the cerebellum, while my spinal VIII runs to the caudal end of the medulla. I have no doubt that the spinal VIII in *Acipenser* is homologous with that of human anatomy, while HERRICK's is not. I know of no fibres in *Acipenser* which could be

homologized with HERRICK's spinal VIII. Descending root fibres similarly placed in *Acipenser* end in the acusticum, while secondary arcuate fibres from the acusticum which are of much finer calibre than the VIII and lateral line root fibres run in a superficial position and cross the middle line in the extreme ventral part of the raphe, as do the fibres described by HERRICK (p. 205; cf. page 80 of this paper).

I have shown that the V also ends in large part in the acusticum. The fibres of what I have called the deep descending tract of the V are at least in part indistinguishably mingled with the VIII and lateral line fibres, and undoubtedly find their endings in the same intimate relations. HERRICK's description of the deep tract of the V is scarcely satisfactory. He says (p. 201): "A large bundle accompanies the motor root nearly to the middle line and constitutes the 'deep portion of the descending V' of JOHNSTON ('98). Most of these fibres, both sensory and motor, pass at once to the opposite side through the commissura accessoria, but some of the motor fibres terminate in, or more strictly, arise from, the motor V nucleus and the fasciculus longitudinalis dorsalis of the same side. The sensory fibres of this bundle probably also, in part, cross to the opposite side, though they could not be separately followed. Some of them appear to end in a compact nucleus of very small cells lying very near to the motor V nucleus and a little farther caudad. This I take to be the chief sensory nucleus of the trigeminus. It should be stated, however that my knowledge of this nucleus and its connections is not as precise as that of the other roots described. No considerable number of trigeminal fibres turn cephalad from the nerve. The nucleus lying under the cerebellum to which JOHNSTON traced sensory trigeminal fibres in *Acipenser* was found, but no fibres were traced to it, nor were the descending fibres described by him and by GORONOWITSCH discovered. No GOLGI preparations were made, and I can not deny the presence of such fibres in relatively small numbers, as this region has not been exhaustively studied." Without GOLGI preparations I regard the description of root fibres passing to the other side as lacking sufficient foundation. HALLER ('98) also describes such fibres, but the great number of other statements in his paper which require confirmation make one hesitate to accept his testimony on this point. I do not know any cells in *Acipenser* corresponding to HERRICK's chief sensory nucleus of the trigeminus, and can not agree with HERRICK that the deep de-

scending fibres of V "apparently correspond with those to the chief sensory nucleus of *Menidia* and other forms. There is no evidence that they terminate in the tuberculum acusticum proper" (p. 204). I think my description makes it clear that the tract in question does end in what I consider to be the tuberculum acusticum. The differentiation of the common nucleus of the VIII, lateral line, and V nerves into tuberculum acusticum proper and other distinct nuclei, however far it may have gone in Teleosts, has not taken place in *Acipenser* (cf. succeeding paragraphs).

HERRICK's reference to descending fibres from the cerebellum to the V described by GORONOWITSCH and myself is an oversight, since no such fibres have been described. Neither my previous description ('98b, p. 586) nor that in the present paper (page 76) makes mention of such fibres. The description by GORONOWITSCH ('89, p. 513) is as follows: "Die feinfaserige dorsale Wurzel des Trigeminus I bekommt ihre Fasern aus einem aufsteigenden und absteigenden System. Wie bei den vorigen Nerven konnte ich den Ursprung des aufsteigenden Systems nicht ermitteln. Ein Theil der Fasern des absteigenden Systems läuft eine Strecke weit proximal, wendet sich fast senkrecht dorsalwärts zu dem seitlichen Theile des Cerebellum, wo er bald verschwindet. Ein anderer Theil ist bis zum Mittelhirn zu verfolgen", which (he thinks) probably corresponds to MAYSER's descending V root. When it is remembered that GORONOWITSCH uses the terms ascending and descending in the opposite sense to that which HERRICK and I give them it is evident that GORONOWITSCH's descending tract from the cerebellum is exactly the same as my ascending tract which ends in the nucleus "lying under the cerebellum", as HERRICK describes it. GORONOWITSCH's description, as far as it goes, agrees with mine, except that I do not find any mid brain root of the V. GORONOWITSCH has apparently become confused among the great number of tracts intermingled at the junction of the mid brain and cerebellum, and has probably traced one of the parts of the tractus tecto-cerebellaris, under the impression that it was the continuation of part of the V fibres. This is a mistake easily made in trying to trace these tracts in haematoxylin preparations.

Internal and external arcuate fibres. — HERRICK describes ('99, p. 206) secondary fibres from the acusticum crossing to the opposite side and forming a tractus bulbo-tectalis, which agrees with my description (page 79). It seems to me that these

fibres agree with the internal arcuate fibres of human anatomy and may rightly be given that name here. HERRICK also mentions a secondary bundle, mainly of uncrossed fibres, which runs to the cerebellum. I have not found this bundle in *Acipenser*. Other secondary fibres from the acusticum which run to the opposite side in a superficial position may be given the name of external arcuate fibres, although they reach the surface directly from the acusticum, instead of running by way of the raphe and ventral fissure as in human anatomy. Whether they are homologous with the external arcuate fibres of human anatomy will depend upon their destination, which I have been unable to make out.

Morphological unity of dorsal horn, acusticum, and cerebellum. — The argument for this conception rests upon the close connection between these structures, their isolation from the lobus vagi, the comparison of the nerve elements in the several nuclei, and the connections of these nuclei with other parts of the brain by means of the neurites of their cells. The nucleus funiculi is the common nucleus for the spinal V and the dorsal tracts of the cord in all Vertebrates. Considering the nerves which end in this nucleus, two facts point to close connection with the acusticum. First, the spinal V is only a part of a large nerve, the remainder of which ends in the acusticum. Second, the lateral line and VIII nerves hold exactly the same relation to these two nuclei. The nucleus funiculi and the acusticum both serve as common end-nuclei for parts of all three nerves, V — VIII — lateral line. On the other hand, turning to the connections with the cerebellum, we find all the cutaneous nerves ending partly in the cerebellum also. Finally, I have shown that the acusticum and cerebellum are directly continuous and that no dividing line can be recognized. This has been stated also by MAYSER, GORONOWITSCH, STRONG, and KINGSBURY, although not based by these authors on minute study by modern methods.

In contrast to the close connection of these nuclei with one another stands the marked isolation of all of them from the lobus vagi. No author has described anything to indicate continuity, similarity of internal structure, or community of function between the acusticum and the vagus lobe. GORONOWITSCH ('96, p. 7) indeed says that in ordinary histological preparations the „Lobus trigimini” (= part of acusticum) has an appearance very similar to that of the lobus vagi. That this is certainly very wide of the mark must be

at once evident on comparison of the accompanying photographs of these two structures (Photos. 8—13) which are taken from haematoxylin sections. GORONOWITSCH also figures and describes ('89, fig. 46; '96, figs. 14 and 9) fibres passing from the vagus lobe into the acusticum and others into the "Lobus trigemini". I have shown that these fibres are only neurites from cells in these nuclei passing by the lobus vagi on their way to the base of the medulla. The only other similarity between the acusticum and the lobus vagi at present known to me consists in the fact that in the Mammalian brain the cells surrounding the fasciculus solitarius are said to send arcuate fibres to the raphe in the same way as do the cells of the VIII nuclei. But as we do not know the destination of these fibres, it is unnecessary to discuss this distant similarity between the two centers. Finally, the descriptions given in the earlier part of this paper (cf. page 83 ff.) have shown that the lobus vagi differs as widely as possible in its internal structure from the other centers under consideration. HERRICK ('99) states as clearly as I have here and in my previous paper ('98b) that the lobus vagi is entirely separated from the other sensory centers in the medulla.

A comparison of the nerve elements described in the several nuclei will show that they fall into the following natural groups, each of which is represented in all the nuclei, with certain exceptions noted below.

1) Cells of medium or large size whose dendrites ramify freely among the afferent sensory fibres and whose neurites pass to the base of the cord or medulla to make connections with other centers. These are the larger cells found in the dorsal horn and nucleus funiculi, the medium and large cells in the acusticum with little or no connection with the cerebellar crest, and similar cells in the granular layer of the cerebellum.

2) Large cells whose dendrites are marked by characteristic small spines and are situated in the molecular layer. These are the PURKINJE cells of the acusticum, lobus lineae lateralis, and cerebellum. They are a modification of the cells of group 1) (cf. page 191 ff. below). That these cells seem to be absent from the dorsal horn is due simply to the absence of the fine fibres in sufficient numbers to form a molecular layer and cause the development of the peculiar dendrites.

3) Small cells whose neurites form longitudinal tracts to end at higher or lower levels within the same set of nuclei. These

are to be regarded as connective elements, establishing connections between successive segments of the cerebro-spinal axis. These are the granule cells in the cerebellum and the small cells found in the dorsal horn in all Vertebrates which send their neurites into the dorsal tracts, where they bifurcate to run up and down the cord to re-enter the grey substance at other levels. The absence of these elements in the acusticum is to be explained by the presence of the cerebellar crest. A large part of the root fibres of the nerves runs through the acusticum to the cerebellum, and the granule cells have become largely or wholly restricted to the cerebellum and send their neurites to the PURKINJE cells of the acusticum.

4) Cells with short neurites. I have described these for the cerebellum and both parts of the acusticum in *Acipenser*, and they have been found in the cerebellum and dorsal horns in many Vertebrates.

There is, then, a remarkable similarity — amounting, as it seems to me, to a unity — of structure throughout the entire region of the dorsal horn, acusticum and cerebellum. It has already been pointed out by GORONOWITSCH, KINGSBURY, HERRICK, and myself that the cerebellar crest is simply a part of the molecular layer of the cerebellum. I have also shown that the acusticum is a continuation of the granular layer of the cerebellum.

The course taken by the neurites which leave these nuclei to go to other parts of the brain or cord is not so well understood as the points above mentioned. However, from the nucleus funiculi and acusticum the neurites form internal arcuate fibres. The course of the neurites of the corresponding cells in the cerebellum (PURKINJE cells) has become secondarily modified in all probability in all Vertebrates.

I think it has now been shown satisfactorily that the dorsal horn of the cord is continued in the hind brain by the acusticum and cerebellum, that all these parts must have had the same structure in the primitive Vertebrate brain, and that in the brain of *Acipenser* there still exists a relatively near approach to this primitive condition. It is to be noted further that there is an almost perfect functional isolation of these centers from the lobus vagi. The centers under consideration receive the endings of all general and special cutaneous components (except those to end buds) and send their secondary fibres chiefly to the tectum. The only connection whatever between these centers and their tracts and the lobus vagi and its tracts in

*Acipenser* consists in the few collaterals given off by the fibres of the secondary vagus commissure while passing through the cerebellum.

Comparison with the acoustic centers of man. — To make this comparison it is necessary to consider the great changes which have taken place in the peripheral nerves concerned. Of these nerves the V is the most constant in Vertebrates, but it has become separated with its sensory nucleus from the central apparatus of the VIII nerve in the higher forms. The VIII and lateral line nerves, although more closely related to one another than to the V, present the most extreme differences between the lower and higher Vertebrates. In fishes the lateral line nerve is much larger than the VIII, while in Mammals the VIII has increased greatly in size and become differentiated into two portions, and the lateral line nerve has long ago wholly disappeared. In *Acipenser* both nerves end in the acusticum, cerebellum, and nucleus funiculi, and the VIII has in addition the Acusticuszellen as a part of its central nucleus. In higher forms, with the disappearance of the lateral line nerves there disappear also the greater part of the direct fibres to the cerebellum. The spinal VIII tract remains, but there are considerable modifications in the chief enters of the VIII. In *Acipenser* the cells of the acusticum and the Acusticuszellen send their neurites as arcuate fibres to the opposite side. These arcuate fibres are undoubtedly homologous with at least a part of the fibres of the corpus trapezoides, and probably correspond to those which arise in the tuberculum laterale and pass to the other side. If so, the tuberculum laterale is to be considered homologous with a part of the tuberculum acusticum in fishes. Its relatively smaller size in the higher Vertebrates, as compared with other structures in the medulla, would be explained by the separation of the V, and by the absence of the lateral line nerves. The greater development of the auditory organ in higher Vertebrates has led to modifications and development of the auditory centers of which little is foreshadowed in the primitive acusticum of *Acipenser*. The only suggestion which I can make is that the Acusticuszellen correspond in position to the principal nucleus of the VIII in Mammals, on the floor of the IV ventricle, and they may constitute the fundament of that nucleus.

Further considerations upon the relation of the acusticum to the cerebellum and upon the nature and origin of the PURKINJE cells will be found in the section on the cerebellum (page 186).

3) *Lobus vagi*.

MAYSER ('81) indicates the general relations of the *lobus vagi* as follows: "Subst. gelat. Rolando des Rückenmarks, *Lobi vagi* und *Lobus trigemini* hängen kontinuierlich mit einander zusammen und haben auch denselben histologischen Bau. . . . Zwischen den *Lobi vagi* et *trigemini* einerseits und den Hörhöckern andererseits besteht keine Gewebscontinuität, vielmehr sind sie durch Bindegewebe und die austretenden Nervenwurzeln von einander getrennt." The *lobi vagi* et *trigemini* of MAYSER are now recognized by all authors as one body under the name of *lobus vagi*, the cephalic part of which is greatly enlarged in some fishes and has been known by the names *lobus trigemini* and *lobus impar*. The entire separation of this from the *tuberculum acusticum* which MAYSER points out has not been held in mind by all authors. I have insisted on it ('98b) and have shown (page 83 ff., above) that there is not only no continuity of tissue but the widest difference in structure between the two bodies. The inadequacy of the old methods has led MAYSER into error in connecting the *substantia gelatinosa* with the *lobus vagi*. I have shown that in *Acipenser* these nuclei are separated by connective tissue, that their structure is different, and that the *substantia gelatinosa* is connected with the *acusticum*. MAYSER's description of the secondary vagus tract in the carp and its relation to the spinal V have been discussed above (page 165).

I have already commented upon VAN GEHUCHTEN's description of what he calls the "descending root of the IX and X" (page 167).

KINGSBURY ('97) gives the results of macroscopic examination and the study of histological sections of the brains of several Ganoids and Teleosts. This author has cleared up certain inconsistencies and errors of the earlier literature and fixed the homology of parts which had been variously interpreted by different workers. Two of his statements regarding the *fasciculus communis* are worthy of notice as supporting the description which I have given: 1) the *fasciculus communis* is always mesial to the other sensory systems (*acusticum* and spinal V) in the medulla and at its caudal end is connected with its fellow across the middle line; 2) in most fishes examined its "caudal limit was apparent and MAYSER's view that this as well as the spinal V was continuous with the *gelatinosa* of the myel, is questionable". In some cases,

however, KINGSBURY found the caudal limit of the fasciculus communis not easy to determine.

The description of the caudal portion of the lobus vagi in *Acipenser* given above (page 83) differs from my previous description ('98b) in that I have worked out the nucleus of the commissure and the cervical bundle since the preliminary communication was published. I got the first satisfactory results in this region by the study of the brain of *Amia*, Teleosts, and the frog and I shall give in their proper sequence in the following pages the results of these comparative studies. In a series of frontal sections of an adult *Amia* brain I find that in haematoxylin sections through the commissura infima Halleri the fasciculus communis appears to be in connection with both the dorsal horn and the central grey matter. It may be that the commissure contains decussating fibres from other sources than the lobus vagi, as suggested by MAYSER. I have seen some indication in GOLGI sections in *Acipenser* that fibres from the nucleus funiculi may cross here. Caudad from the commissure the communis system continues as paired fibre bundles accompanied by cells, imbedded as a whole within the dorsal raphe of connective tissue and quite separate from the dorsal horns or tracts. These bundles and cells gradually disappear.

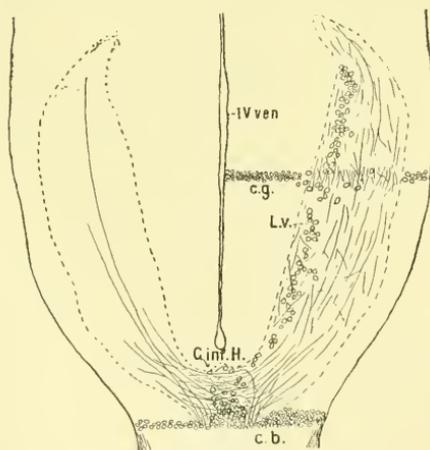


Fig. V.

I have also examined Teleost embryos (*Coregonus* and *Catostomus*) sectioned in the three planes and stained with the EHRlich-BIONDI triple stain. The following features of the fasciculus communis were common to both genera. The lobus vagi appears distinctly divided into a cell layer adjoining the central cavity and a fibre layer lateral to it (Fig. V). Cells and fibres are sharply differentiated, the cells (nuclei) being stained green and the fibres red. The commissura infima H. is easily made

out in *Coregonus* and is very strong in *Catostomus*. At the level of the commissure the fibre layer is apparently in communication with the acousticum and the nucleus funiculi. This is due at least in part

to the fibres of the secondary vagus tract which run through the internal part of the acusticum and the nucleus funiculi to reach the lateral tracts. The fibre layer grows smaller caudally and turns mesad as a compact bundle to form the commissure. This seems to form an abrupt caudal limit to the fibre layer, but upon close examination it is seen that a part of the fibres continue caudally without crossing. They are very soon lost to view among the cells occupying the median dorsal part of the cord. Situated among these cells at the mid dorsal line are the giant cells recently described in various fishes by FRITSCH, TAGLIANI, SARGENT, and others. These cells are in no way related to the fasciculus communis, as I have previously ('98b) suggested they might be.

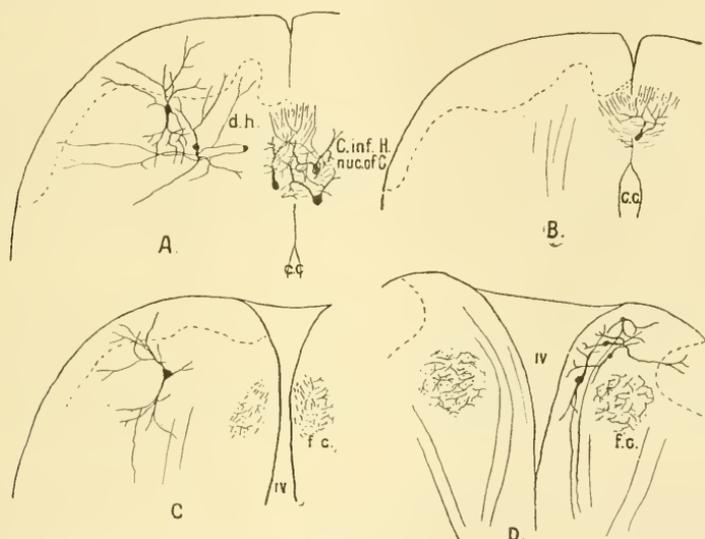


Fig. W.

In the *Amphibia* the communis system was described by STIEDA ('75) in *Axolotl* and the frog (quoted by STRONG, '95, p. 183) and by KÖPPEN ('88) in the frog. These authors agree in placing the caudal limit of this tract at the point of transition from cord to medulla, where it holds a position mesial to the dorsal horns or the substantia gelatinosa (imbedded in the gelatinosa, KÖPPEN). OSBORN ('88) describes two tracts which he calls the fasciculus communis and fasciculus solitarius. His fasciculus communis is the system now under consideration, and the adoption of the name by STRONG has led to its general use for the sensory center of the

VII, IX and X nerves in lower Vertebrates. OSBORN'S fasciculus solitarius lies lateral and ventral to the dorsal horn, running parallel with the spinal V, which OSBORN recognized, and issues with the X nerve. This tract, present in *Cryptobranchus*, seems not to have been found in any other form. It is possible that the secondary vagus tract and spinal V are mingled in *Cryptobranchus* as in some fishes (cf. page 165 ff.). His fasciculus solitarius corresponds in position to the secondary vagus tract in *Acipenser* and other fishes, but his statement that it passes out in the X nerve would seem to indicate that he was in reality dealing with the spinal V component of the X, now well known in fishes and Amphibia.

STRONG ('95) describes the fasciculus communis in the tadpole and homologizes it with the fasciculus solitarius of higher Vertebrates and with the lobus vagi of fishes. He failed to recognize that the so-called lobus trigemini of Teleosts was a part of this system. STRONG at one place considers the supposition that the fasciculus communis is to be taken together with the spinal V as representing the dorsal horn of the cord, but his description, so far as it goes, gives no ground for assuming similarity of structure or continuity of tissue between the fasciculus communis and the dorsal horn.

Besides STRONG'S work no study of this region has been made in the Amphibia by the GOLGI method. I have examined several series of GOLGI sections of the frog's brain and find the fasciculus communis having the general position and relations figured by STRONG ('95, tab. 11). It is noteworthy that not only is the fasciculus communis in the frog surmounted by the acusticum, but the internal arcuate fibres from the acusticum pass mesial to the fasciculus communis or pierce it. It is this fact that accounts for the gradual retreat of the fasciculus from the central cavity as it runs forward. In this respect the fasciculus in Amphibia and in higher Vertebrates differs markedly from the lobus vagi of fishes. I have not noticed that this difference has been pointed out or commented upon. In the fishes, without exception so far as I know, the lobus vagi borders directly on the central cavity throughout its whole course, until its fibres bend laterad to pass out in the VII nerve. The acusticum lies dorso-laterad and the arcuate fibres pass lateral to the lobus vagi. The extraordinary change in the relative size of these two structures in the Amphibia, as compared with the fishes, has brought about a change in relative position as well. In the Amphibia the

small fasciculus with its accompanying cells is quite overtopped by the large acusticum, and the great number of arcuate fibres from the latter nucleus take the shortest course to the ventral raphe, so that most of them run mesial to the fasciculus communis. I regard this as only an example of nerve fibres being determined in their course by mechanical advantage. In Mammals the arcuate fibres pass on both sides of the fasciculus communis.

At the caudal end of the medulla in the frog the communis bundles of the two sides approach one another as has been shown by STRONG in his fig. 31, and then decussate in a large commissura infima Halleri (Fig. W). This commissure is hence to be considered as a crossing of root fibres of the IX and X nerves to the other side. In my previous paper ('98b) I stated that in *Acipenser* these are secondary fibres from the lobus vagi. This was probably an error. Among the decussating fibres are a considerable number of cells, which, in the only series in which they appear, have taken a peculiar rough impregnation. These cells form a definite unpaired nucleus, the nucleus of the commissure of CAJAL (see below). It has not before been described in lower Vertebrates. Continuing caudally from the commissure is an unpaired bundle of fibres (or paired bundles very closely apposed) lying upon the dorsal commissure and covered by the coarse medullated fibres of the dorsal tracts. No cells related to this bundle were impregnated and the fibres gradually grew less numerous and disappeared within one millimeter. This corresponds to the fibres described above in *Acipenser*, *Amia*, *Coregonus*, and *Catostomus* and is probably homologous with CAJAL's cervical bundle in Mammals.

In Mammals, following the description of S. RAMÓN Y CAJAL ('96) which confirms the work of KÖLLIKER, HELD, CRAMER and earlier authors and adds some new facts, and is accepted by EDINGER, the fasciculus solitarius is a direct central continuation of the fibres of the sensory roots of the glossopharyngeus and vagus. The fibres do not show true bifurcations but give off collaterals and end-branches to the two nuclei known as the upper or outer sensory nucleus (ala cinerea) and the vertical nucleus (grey mass accompanying the fasciculus). The fasciculus solitarius divides into two bundles at the caudal end of the fourth ventricle: a) three-fourths of the fibres cross the middle line in the commissura infima Halleri and end in the nucleus of the commissure (CAJAL); b) the remainder of the fibres continue into the cervical cord giving off

collaterals first to a grey mass anterior (ventral) to the nucleus of BURDACH and later to a grey mass lying close to the posterior commissure. This bundle continues as far as the end of the pyramidal decussation.

It is evident that the fasciculus solitarius with the upper and vertical nuclei in Mammals are directly homologous with the lobus vagi in fishes and with the fasciculus communis and its accompanying cells in Amphibia, or so much of these structures as are related with the IX and X nerves in the lower Vertebrates. The nucleus of the commissure (CAJAL) is undoubtedly homologous with the nucleus which I have described in *Acipenser*, *Amia*, and *Rana*. The cervical bundle is probably better developed than in the lower Vertebrates. Neither commissure nor cervical bundle have been described before in the lower Vertebrates.

Since writing the above the final paper of C. J. HERRICK ('99) on *Menidia* has appeared. The close agreement of our independent results on *Acipenser*, *Amia*, *Coregonus*, *Catostomus*, *Menidia*, *Mugil*, and *Rana* gives strong support to the conclusion that the conditions described by CAJAL for Mammals will be found common to all Vertebrates. This must go far toward clearing up the question of visceral centers in the cord, of which I speak in the succeeding paragraphs.

Conclusions on the lobus vagi. — The questions of present interest regarding the lobus vagi are those raised in my preliminary paper on the hind brain of *Acipenser*, namely: a) its relation to the dorsal horn of the cord and to the other sensory nuclei in the medulla; b) its homologue or representative in the cord; and c) does it serve as the end nucleus of a specific variety of fibres in the peripheral nerves? The first of these questions can be answered definitely. There is no evidence of any continuity of tissue, similarity of minute structure, or correspondence in the course and destination of the secondary tracts on which to base the conclusion that the lobus vagi or its homologue is a continuation or representative of the dorsal horn or any part of it, or that the lobus vagi or its homologue is directly related to or to be compared with the acusticum. In all Vertebrates this system forms a separate and distinct sensory center which serves as the end nucleus of the VII (nerve of WRISBERG), IX, and X nerves. In fishes the secondary tract from this nucleus is an uncrossed tract running to a definite nucleus in the cephalic end of the medulla. In Vertebrates above the fishes

I believe that this tract has not been recognized. It will be much more difficult to recognize because from the *Amphibia* onward the tract must be small and probably scattered among the arcuate fibres after decussation, and because the fasciculus communis (fasc. solitarius) is itself imbedded among the nuclei from which those fibres originate. I believe, however, that further investigation will bring to light a secondary vagus tract in higher Vertebrates comparable to that in fishes.

b) No final conclusions can at present be reached with regard to the second and third questions. In discussing the representative of the lobus vagi in the cord in my previous paper ('98b, p. 596—597) I made the statement that it did not continue into the cord, since it was mesial to the dorsal horns and ended in the dorsal raphe immediately behind the commissura infima Halleri, and that there was no demand for such a center in the cord since it was the center for splanchnic nerves and no sensory fibres supplying the viscera entered the cord. The former statement seems to require modification in accordance with the above description of the cervical bundle. At the time of writing the paper referred to, CAJAL's paper ('96) was not accessible to me and I had no preparations in which these structures attracted my attention. The cervical bundle with the cells accompanying it seems to be a direct continuation of this system. CAJAL has followed it only to the end of the pyramidal decussation, that is to about the level of the first cranial nerve. It is very desirable that further attempts be made to trace these tracts through the cord. In the statement that there was no need for this system in the cord, I was in error owing to too little acquaintance with the literature of the sympathetic system. The evidence for the existence of sensory fibres in the dorsal roots of the spinal nerves distributed to viscera by way of the sympathetic system is reviewed by HUBER ('97). The central course and ending of these fibres is unknown. The most natural hypothesis is that they are of the same character as the sensory fibres of the VII, IX and X cranial nerves distributed to viscera, and that the sympathetic fibres should find in the cord a special end-nucleus similar to that of these cranial nerves in the medulla. The cells of this nucleus, if it exists, should be found continuous with the cervical bundle and its cells, and may be situated in the vicinity of the dorsal commissure or of CLARKE's column.

The third question is the main one raised by the following

hypothesis which I stated in my previous paper: "That all sensory structures of ectodermal origin are supplied by components of the V (including V components running in other nerves), VIII and lateral line nerves, and that all fibres supplying such structures have their central endings in the nucleus funiculi, tuberculum acusticum, or the cerebellum . . . . On the other hand, all sensory structures of entodermal origin are supplied by VII, IX and X components and all fibres supplying such structures find their central endings in the lobus vagi." This hypothesis had its origin wholly in the results of my work on the central system (see '98b, p. 594). As I worked on the structure of the medulla and the central endings of the cranial nerves it occurred to me that it was as legitimate to proceed from their central as from their peripheral distribution in attempting to discover their functions and homologies. Wide differences in the central relations of two components in the cranial nerves constitute good ground for the expectation that they will be found to differ in their peripheral distribution and their functions. It has been known since the work of STRONG that the fasciculus communis components in the VII-IX-X nerve group are at least chiefly engaged with sensory impulses which arise in the viscera and commonly result in involuntary movements. The V-VIII-lateral line nerve group innervate cutaneous sense organs and carry stimuli which more often lead to sensations and voluntary movements. The functions of the communis system are organic, general, or internal; those of the cutaneous components are somatic, definite or conscious, and external, related to environment. In the central relations of these components I found fundamental differences amounting to complete functional isolation. I therefore concluded that in their distribution they would be found as completely isolated.

In expressing this hypothesis I made an unconscious assumption which can not as yet be regarded as beyond doubt, namely that all "organic" functions are mediated by entoderm or entodermal derivatives. In further criticizing the hypothesis it will be necessary to look at its physiological and morphological import separately. The only facts which seem to be opposed to the hypothesis in either of its aspects relate to the innervation of end buds, including taste buds. The buds in the mouth and pharynx are undoubtedly in part gustatory and in part serve to test the water with reference to respiration. Do the buds on the external surface have similar functions? Some attention to the feeding habits of *Acipenser* leads me to think

that they do. *Acipenser* has four long slender barbules dependent from the under surface of the rostrum in front of the mouth. These are innervated by communis components and, I suppose, are richly supplied with end buds as the barbules are in *Amiurus*. The barbules are dragged on the bottom as the fish swims slowly about in search of food. The presence of food in the aquarium produces evident excitement in the fish but his movements are entirely aimless, with the exception of a persevering hunt up and down the floor of the aquarium with the barbules. At the instant that these touch an earthworm or other suitable food body, the mouth is quickly protruded and the food sucked up. The reflex is rapid and unmistakable. It is scarcely possible that it is a tactile sense by which the animal distinguishes between food and other bodies. The barbules are innervated by both cutaneous and communis components (GORONOWITSCH, '88, p. 481—482). The cutaneous components are tactile, the communis components are gustatory. The buds situated on the fins and back in various fishes are in the best location to detect in the water chemical indications of the presence of food or of substances which would be injurious to the respiratory function. The end buds on the fins would give earlier warning about either of these than could be received through the buds of the mouth and pharynx. Upon these grounds I believe that the hypothesis in question stands, so far as its physiological import is concerned: the lobus vagi serves as the center for a specific variety of fibres which mediate visceral or organic functions alone.

With regard to the morphological aspect of the hypothesis further investigation will be necessary for either confirmation or rejection. We have no definite knowledge as to the origin of these buds. STRONG has shown ('92) that the suggestion that they are related to the special cutaneous organs is negatived by their innervation by communis components. The buds in most or all forms are situated chiefly in the ectodermal territory, but those on the body have wandered back from the head, and the central area for the buds is in and about the mouth. Even here many of them are in ectodermal area. It is possible that the buds have been derived from the mouth or vicinity of the mouth of the ancestor of the Vertebrates, from which region they have spread into the mouth and pharynx, and over the head and body in fishes. A careful embryological investigation of this region might throw some light on this interesting question.

## b) Cerebellum.

FUSARI ('87) describes in the molecular layer of the cerebellum of Teleosts PURKINJE cells irregularly arranged in the inner part of the layer and in the Grenzschrift, and smaller cells with dendrites unlike those of the PURKINJE cells scattered throughout the layer. All the neurites are directed centrally; some make up the Grenzschrift, others pass through it and break up in the granular layer, while some form a central layer within the granular. Many neurites of the second kind of cells go toward the periphery and form a layer upon the surface but eventually join the central tracts. The Grenzschrift is formed wholly of fibres. The granular layer contains small rounded cells whose neurites are soon lost, cells whose neurites behave like those of the molecular layer, cells with short neurites, and cells whose neurites enter the central layer of fibres. The arrangement of cells and fibres in the valvula is as in the molecular layer.

SCHAPER ('93) describes in detail the PURKINJE cells of the Teleost cerebellum in both young and mature condition. The neurites run into the central fibre mass. Collaterals go to the molecular layer or among the PURKINJE dendrites. The cells described by FUSARI as PURKINJE cells were probably other cells which lie among the PURKINJE cells and send their neurites to break up in the granular layer. The granule cells correspond to the small granule cells of the Mammalian cerebellum. Their neurites always enter the molecular layer where they undergo T-division, one branch going to either side of the brain. The cells of the molecular layer are bipolar with dendrites of extraordinary length parallel with the surface. Their neurites run among the PURKINJE cells and are lost. They may end in baskets around the bodies of the PURKINJE cells, in which case these cells would correspond to the Mammalian Korbzellen. Small multipolar cells are also present whose neurites were not found. Two kinds of fibres enter the cerebellum and end in the molecular layer. One ends with a delicate end-brush, with varicosities and often with end-knobs. The other ends with an "äusserst zarten Geflecht" immediately outside of or between the PURKINJE cells. SCHAPER found no fibres ending in the granular layer or the fibre bundles.

SCHAPER's account of the development of the cerebellum in Teleosts ('94a and b) shows that the cerebellum is derived from a

paired Anlage in the cephalic end of the medulla. I have given evidence that the cerebellum is continuous with the acusticum and that it must be derived from the acusticum. Beyond this and the formation of the valvula by a transverse fold, the similarity between *Acipenser* and the Teleosts is probably slight. SCHAPER ('94b) states that the valvula is not to be reckoned as a cerebellar structure, as it has not the characteristic histological structure of the cerebellum, but it is to be referred to the velum medullare anterius of higher forms. This interpretation will certainly not apply to *Acipenser*, since the structure of the valvula is identical with that of the body of the cerebellum, it receives fibres from the same sources as do other parts of the cerebellum, and its granule cells send their neurites into the molecular layer. The body of the cerebellum is formed in Teleosts by the great thickening of the lateral parts which eventually fuse together in the median plane. In *Acipenser*, although there is considerable thickening of the cephalic end of the acusticum (acusticum proper and ascending V nucleus of my description) which is continuous with the body of the cerebellum, the structure of the body shows that it has been formed chiefly by an infolding along the median line, extending caudally from the mid-brain-cerebellar furrow. It appears probable that at an early stage of development the cerebellum of *Acipenser* consists of paired lateral lobes extending up from the cephalic end of the acusticum and connected across the dorsal surface by a commissure (composed of neurites of granule cells). Such a stage would correspond closely with the condition in the 57 day trout embryo figured by SCHAPER ('94a, figs. 5—7; '94b, tab. 18, figs. 7—9). Further growth of these lateral portions results in Teleosts in thickenings which fuse in the median plane. In *Acipenser* further growth leads to an infolding along the mid dorsal line by which the outer surfaces of the two lateral portions are brought into apposition, and the molecular layers thus brought together fuse into the common median molecular mass and keel of the adult. The lateral portions also bulge out to form the lateral lobes.

In Selachians SCHAPER ('98) finds that the granular layer is not everywhere present. The neurites of the PURKINJE cells enter the granular layer either directly or after a longer or shorter course over the membrana limitans interna. He has found no collaterals although he notes that SAUERBECK ('97) figures what may be collateral branching of PURKINJE neurites. The cells of the molecular

layer have short neurites and are to be compared with the small cortical cells of man. In the granular layer are small and large granule cells. The small are like those of Teleosts. Their neurites enter the molecular layer. Here SCHAPER has not been able to trace them to the T-branching characteristic of these fibres in all other Vertebrates, but he is convinced that certain T-branchings which he figures are the same as those in Teleosts. His figure suggests to me rather that he has to do with collaterals given off at right angles from the main fibre in its horizontal course, and not the main fibre giving rise to two horizontal branches. SCHAPER's failure to trace these fibres to their T-branching taken with my failure to find such branching in *Acipenser*, suggests that in Selachians and cartilaginous Ganoids these fibres do not branch as they do in higher Vertebrates. My preparations have given me splendid opportunities for finding these branchings, especially in the region of the commissure (fimbria), where they should certainly be found if they exist at all in *Acipenser*. The large granule cells in Selachians are cells of the II type. The very large size of the cell bodies and the coarseness of the dendrites makes it difficult to compare them with the II type cells which are so numerous in *Acipenser*. SCHAPER says that the cell body "in size often exceeds that of the PURKINJE cells". If by this he means to compare them with a restricted portion of the body of PURKINJE cells, such as appears in my photographs or in fig. 2 of his Anzeiger paper on Teleosts, then the same might be said of the largest of the II type cells in *Acipenser*. This can scarcely be his meaning since the PURKINJE cells which he figures in Selachians have large compact bodies. I have described two or three varieties of II type cells in the granular layer in *Acipenser*, and it may be that these cells are subject to considerable variation, of which the large cells in Selachians are an extreme example.

In a recent paper SCHAPER ('99) points out the presence of the characteristic molecular and granular layers and PURKINJE cells in the cerebellum of *Petromyzon*.

SCHAPER's treatment of the afferent fibres to the cerebellum is very unsatisfactory. Whether from imperfect impregnation or from working on sections made from small pieces of brain tissue, he was able to recognize only a few afferent fibres. In Selachians he identified only one such fibre with certainty, although in Teleosts he gives a more extended description as quoted above. In all cases

he finds the "ascending" fibres ending in the molecular layer. He does not say on what he bases the identification of these fibres, but apparently it is upon the appearance of the fibre without tracing it to its origin. As I know from my own study, it would be very difficult in this way to be sure of the character of any fibre which had an ascending course in a given section. In work on the fish cerebellum it is not too much to expect that the source of fibres should be made out in order to determine their character. In *Acipenser* I have described the endings of many different tracts of fibres in the cerebellum. In every case the fibres have been traced with perfect certainty from their origin, or at least from without the cerebellum, into the cerebellum and their endings have been studied in one and the same continuous and complete series of sections. In all cases, too, the descriptions rest not on the findings in one series, but in several series. In no case have I found any considerable number of fibres ending in the molecular layer. The only fibres which I have succeeded in tracing to the molecular layer are those of the tractus tecto-cerebellaris I, a few of whose fibres reach the molecular substance of the keel in the caudal end of the body. Here, however, the sharp limit between the molecular and granular layers is lost. In the case of the other tracts from the mid and 'tween brain, all fibres break up in the granular layer. In the case of the VIII, lateral line and V root fibres the branching is simple and never passes beyond the layer of PURKINJE cells. This is what is to be expected from the origin of the cerebellum and its adult relations to the acusticum. As I have pointed out ('98b, p. 600) the acusticum with the cerebellar crest is strictly comparable with the cerebellum. That VIII or lateral line root fibres should end in the molecular layer of the cerebellum is as little to be expected as that they should end in the cerebellar crest. If it be true that the ascending fibres in Teleosts end in the molecular layer, there must be a great difference in the functioning of the several nerve elements in the cerebellum of Teleosts and Ganoids. In *Acipenser*, as I interpret the structure, in-coming impulses arrive in the granular layer, where they are received by the granule cells and by the cells of the II type. The latter serve to spread the impulses more widely among the granule cells. These in turn send the impulses along their very slender neurites to the molecular layer, where the dendrites of the PURKINJE cells are especially developed to receive impressions from the myriads of fine fibres as they course among these dendrites. In the molecular layer

there are a few cells of the II type which serve for further spreading of the impulses, and some probably for making connections directly with the bodies of PURKINJE cells (see below). The PURKINJE cells send their neurites beyond the limits of the cerebellum to make connections with the motor apparatus. In Teleosts, according to SCHAPER'S account, the ascending fibres must make connections directly with the PURKINJE cell dendrites or at least with the II type cells of the molecular layer. In this case the granule cells, and indeed the whole granular layer, seems to have no function to perform. It is of course possible to suppose that the impulses are first received by the large oval cells which lie among the PURKINJE cells and send their dendrites into the molecular layer, and are transmitted to the granules by the short neurites of the oval cells. If so, the further course of the impulses would be as traced above. But SCHAPER is by no means sure that the cells in question are cells of the II type, and he has not described them in Selachians. If they are cells of the II type and if their neurites end in the granular layer, it does not appear that they are numerous enough or evenly enough distributed to receive all in-coming impulses. Aside from physiological difficulties it does not seem to me probable that such great differences can exist in the minute structure of the cerebellum in Teleosts and Ganoids, and I am therefore inclined to the opinion that SCHAPER has been mistaken in his identification of ascending fibres and that at least the greater number of such fibres must end in the granular layer as in *Acipenser*.

SCHAPER mentions one kind of cell whose neurite is lost among the PURKINJE cells, which he thinks may correspond to the Mammalian Korbzellen. In seeking an explanation for the peculiar variety of cells of the II type described on page 95 I have been struck by the close similarity between the neurites of these cells and those of the Korbzellen. A comparison of Phot. 39 with KÖLLIKER'S fig. 535 ('96) will serve to bring out the resemblance. The thickenings of the neurite and the manner of branching and the formation of indefinite baskets by the terminal branches all suggest strongly that these are true Korbzellen.

The course and destination of the PURKINJE neurites has been a most perplexing question. It has been impossible to trace them far enough from their cells, owing to their sinuous course and the irregularity of the cell bodies, to determine in which layer they run. So far as my preparations go they lead me to think that the fibres in

question run in the molecular layer (cf. page 93). This is contrary to what we should expect from the structure of the cerebellum in higher Vertebrates and from SCHAPER's descriptions of the cerebellum of fishes. However, there is one other fact which tends to support my observations. I have mentioned above (page 83, 99) two bundles of fine fibres which leave the molecular layer at the caudo-lateral limit of the cerebellum, or beginning of the cerebellar crest. One of these bundles runs into the internal part of the acusticum, following the course of the internal arcuate fibres from the lobus lineae lateralis. The other bundle leaves the outer border of the cerebellar crest and runs cephalo-ventrad over the external surface of the medulla at its cephalic end. Although these fibres are fine and non-medullated it can not be thought that they are the neurites of granule cells, and there are no other cells in the cerebellum from which they could come except the PURKINJE cells. According to the theory of the phylogenetic origin and development of PURKINJE cells given in the next paragraph, it is to be expected that the PURKINJE neurites would take the same course as the neurites of the large cells in the acusticum. This is probably the case for most of the PURKINJE cells in the acusticum and lobus lineae lateralis, and possibly also for some of those in the cerebellum. The bundle of fibres mentioned above which runs through the internal part of the acusticum may be such fibres. But the differentiation of the PURKINJE cells even in so primitive a brain as that of *Acipenser* is sufficient to lead us to expect a new course for the neurites of at least a part of these cells. In the acusticum I have described fibres from the PURKINJE (and other large?) cells running for some distance with the spinal V. I have suggested (page 73) that these may be the fibres which go to the lower olive. If so, they may represent the early connection of the PURKINJE cells with the olive. The bundle of fine fibres which run over the lateral surface of the cephalic end of the medulla, a little caudal to the commissura ansulata, is about in the position of the pons of higher Vertebrates. It is possible that this is the earliest representative of the pons. I am unable to offer any explanation of the PURKINJE neurites running in the molecular layer.

It is perhaps possible to indicate in a general way how the cerebellum has developed from the anterior end of the acusticum, and how it has come to have its characteristic structure and great importance. I have shown that in the most general and fundamental

respects the development of the cerebellum in *Acipenser* must be the same as in Teleosts, where it has been so admirably described by SCHAPER. The theoretical considerations which I have to present here are from the phylogenetic point of view and are based on the structure of the adult brain.

In trying to picture the primitive condition of the acusticum, we have to think of it as containing the large cells (not PURKINJE), granules, and cells of the II type. In front of the choroid roof of the IV ventricle there would be a strong commissure formed of the neurites of the granule cells, which connected the acustica of the two sides. This dorsal commissure of the acustica would then constitute the Anlage of the cerebellum. A few cells added to this commissure by migration from the acustica would produce a cerebellum of the type found at present in such forms as *Protopterus* (BURCKHARDT, '92) and the Urodeles (FISH, '95). It is to be considered further that the acusticum in the early Vertebrates was very much smaller than in the present fishes, and presented as simple an internal structure as that of the dorsal horn of the cord. The history of the acusticum and cerebellum in Vertebrates is governed by two things: first, the history of the cutaneous sense organs of the head (including the ear) and the cranial nerves supplying them; and second, the history of the special senses of sight and smell and the fibre tracts serving to bring the centers for these special senses into relation with the motor apparatus of the base of the brain and cord.

The increase in number and differentiation of the cutaneous sense organs resulted in an increase in the size of the acusticum and its commissure, the cerebellum. At the same time certain central tracts which entered the cephalic end of the acusticum exercised a greater influence on its growth and differentiation. From the optic center, the tectum, an important tract entered the region destined to become the cerebellum. With it came also tracts from the lobi inferiores, which are important nuclei in the descending paths from the olfactory and optic centers. Both the tectum and the lobi were connected directly with the base of the medulla, by the tractus tecto-bulbaris and tractus lobo-bulbaris, respectively. The function of the cerebellum toward these centers and their tracts must be one of coördination only. The cerebellum contains no primary motor elements, but at no place in the brain are so many tracts of such different character brought together. The cerebellum

must perforce become a great coördinating center for the efferent impulses in response to cutaneous and special senses. That it shall serve this function there must be a great increase in the number of associative elements. These elements are the granule cells and the cells with short neurites primarily, and secondarily the newly developed PURKINJE cells. The structure of the adult acusticum and cerebellum in fishes shows that the PURKINJE cells are not primitive in their character, but are among the youngest cells in the cerebellum. Their development was due to the increase in associative elements. As the granule cells increased in number their neurites came to form a definite layer on the external surface of the cerebellum, the molecular layer. There was then a continuous tract of comparatively short fine fibres connecting the grey matter of the dorsal region of successive segments throughout the cord, medulla and cerebellum (cf. page 174). In the cerebellum this tract is much more voluminous than in the cord, and forms a definite layer which continues back over the acusticum as the cerebellar crest. Now those large cells in the acusticum and cerebellum whose dendrites happened to be imbedded in this layer began to take on a peculiar character by the development on their dendrites of fine spines. At first only a part of the dendrites of a given cell developed these spines because only a part of the dendrites were surrounded by the fine fibres. This condition is still present in the acusticum of *Acipenser*. Gradually the spiny dendrites became more prominent and in the cerebellum where the dendrites of any given cell were entirely surrounded by fine fibres the typical PURKINJE cells were developed. It is worthy of notice that in the acusticum of *Acipenser* the PURKINJE and transitional cells may have a double function. They may receive impulses from afferent sensory fibres and also from the neurites of granule cells. In the valvula also are cells which hold similar relations to mid brain tracts and fibres of the molecular layer. The tendency has been for the granule cells and the cells of the II type to receive the in-coming impulses and transfer them, either directly or by way of the Korbzellen, to the PURKINJE cells which continue to give rise to descending or motor stimuli. The need of coördinating apparatus is greatest in the cerebellum, and the granule cells, molecular layer and PURKINJE cells have come to be restricted to the cerebellum.

The anterior crus of the cerebellum. — By this I mean all those tracts of fibres which connect the cerebellum with parts

of the brain anterior to it. I use the term in the same sense as the German Bindearm when used in its widest meaning. This word has been used in such a great variety of senses that it should be avoided. These tracts pass in *Acipenser* through a comparatively narrow bridge of tissue connecting the cerebellum with the lateral walls of the mid brain and medulla. I have given on page 135 a summary of the tracts which enter the cerebellum by way of this bridge. It would not be profitable to collect all the statements in the literature concerning these tracts for purpose of comparison, since my statement is such that the comparisons can readily be made. I shall, however, compare one or two of the more recent descriptions of this crus, although these as well as earlier ones have been more or less fragmentary. EDINGER described the Bindearm in his first 'tween brain paper ('92) as follows: "Etwas lateral und caudal [from the fasc. long. post.] entspringen die Processus ad cerebellum, die Bindearme. Man sieht sie jederseits nahe der Hirnbasis bis fast an die caudale Grenze des Mittelhirns ziehen. Da wenden sie sich plötzlich medianwärts und kreuzen in einer mächtigen Kreuzung — Bindearmkreuzung — mit den gleichen Fasern von der andern Seite. Nach der Kreuzung ziehen die Bindearme in das Cerebellum. Bei keiner Thierart konnte der Ursprung und der vollständige Verlauf der beiden letzt genannten Bündel mit der Sicherheit festgestellt werden, wie es bei den Selachiern möglich war." In *Amphibia* the Bindearme, "dorsal vom Abgange des Infundibulum vom Zwischenhirn entspringend", run caudally, become compact bundles which cross behind the III nerve, and enter the cerebellum. In the 5th edition of the *Vorlesungen* EDINGER applies the name Bindearm to the tractus tegmento-cerebellaris, from the nucleus ruber tegmenti, crossing at the level of the III nerve. In the *Teleosts*, EDINGER says in the same paragraph, two tracts go from the 'tween brain, "ein feinfaseriger caudaler und ein starkfaseriger frontaler Zug, der erstere in das Cerebellum, der letztere in den als Valvula cerebelli bezeichneten Abschnitt unter dem Mittelhirndache, Tractus diencephalo-cerebellaris". In his last 'tween brain paper ('99) he uses the term Bindearm in the same sense but says that the decussation was not seen. In the next paragraph he mentions other bundles which arise in part from the mid brain and in larger part from the trigeminus nuclei and enter the front part of the cerebellum, crossing in the velum just before sinking into the substance of the cerebellum (*Decussatio veli*).

The latter bundles may correspond to my bundle *y* (page 99). The tractus tegmento-cerebellaris, I have shown (page 115), is not a crossed tract in *Acipenser*. The tracts from the 'tween brain doubtless correspond to my tractus lobo-cerebellaris (page 134), the coarse fibres being the crossed tract, the fine fibres the uncrossed. I have explained elsewhere (page 218) that EDINGER failed to recognize this tract in the decussations behind the chiasma.

HALLER ('98) describes the Bindearm in the trout as made up of crossed and uncrossed fibres. The uncrossed fibres form two tracts, the upper and lower anterior Bindearme. The fibres of the upper arise in the cerebellum (from PURKINJE cells probably) and break up in the nucleus opticus lateralis. This is in all probability EDINGER's tractus diencephalo-cerebellaris, and corresponds to the crossed lobo-cerebellaris of *Acipenser*. It certainly does not arise in the cerebellum, as HALLER describes. The lower anterior tract runs from the cerebellum to the lobus inferior. This is no doubt the direct tractus lobo-cerebellaris corresponding to the caudal part of the tractus diencephalo-cerebellaris of EDINGER, which does not arise in the cerebellum, but ends there. The crossed fibres are diffuse and are lost after crossing in the ansulate commissure. These probably make connections with the commissural cells of the base of the brain. A small bundle of crossed fibres runs to the thalamus.

## B. Mid Brain.

### a) Tectum opticum.

The tectum was first studied in fishes by the GOLGI method by FUSARI ('87). Following him P. RAMON ('90), BURCKHARDT ('92), VAN GEHUCHTEN ('94), NEUMAYER ('95), SAUERBECK ('96), MIRTO ('95 and '96) and F. MAYER ('97), applied the same method to fishes. The optic lobes have been exhaustively studied in Amphibia and Reptiles by P. RAMON ('94), and in birds by S. RAMON Y CAJAL ('90b and '91), by VAN GEHUCHTEN ('92) and by KÖLLIKER ('96, p. 413—422). In Mammals incomplete investigations have been made by TARTUFERI ('85), P. RAMON ('90) and KÖLLIKER ('96, p. 423—427).

FUSARI studied the tectum of several Teleosts by the GOLGI method. He describes seven layers as follows, from within outward:

- 1) Layer of ependyma, neuroglia, and blood vessels.
- 2) Granular layer, containing besides granule cells which he can not interpret, spindle-shaped neuroglia cells whose processes rise to

the surface. These so-called neuroglia cells are probably my type A cells, the neurites of which FUSARI has missed.

3) Layer containing numerous large stellate cells and bundles of nerve fibres. The neurites of the cells join the bundles of nerve fibres in the same layer. These cells correspond to at least a part of my cells D. A large part of the fibres of this layer belong, according to FUSARI, to the Stabkranz. These fibres, if they exist, must be the Mantelbündel of EDINGER ('92) in Selachians, whose fibres cross close behind the chiasma and join the lateral part of the pallium with the tectum (?). I have described above (page 128) a small bundle of coarse fibres to which I have given the name of Mantelbündel, but these would represent only a very small fraction of the fibres of the middle zone in *Acipenser*. It therefore seems to me that FUSARI was dealing not with fibres to the fore brain (Stabkranz) but with the tractus tecto-lobaris.

4) A thick layer of spindle and oval cells, some with short and others with long neurites. The long neurites join the fibre bundles of the third layer. The cells with short neurites doubtless correspond to those of my cells A which are removed from the central cavity. The cells with long neurites probably correspond to part of my cells D, the disposition of both dendrites and neurites being similar.

5) Layer of optic fibres, mostly longitudinal.

6) A thin layer of round cells, few in number.

7) A superficial vascular layer beneath the pia.

BURCKHARDT's results are too meager to require attention.

VAN GEHUCHTEN ('94) has described the tectum of the trout as composed of three layers: ependymal, granular, and molecular. The granular layer is much thicker in proportion to the molecular than in *Acipenser*, due probably to the embryological character of the trout material. VAN GEHUCHTEN describes four types of nerve cells which he says were not described by FUSARI. These are:

1) Ovoid cells in the granular layer with single vertical dendrites from which the neurites go off to join a layer of fibres separating the granular and molecular layers. These correspond to part of FUSARI's spindle-shaped glia cells and to my cells B.

2) Similar cells with single vertical processes which VAN GEHUCHTEN considered to be neurites, without dendrites. These are my cells A, the single process being the dendrite and the neurite has not been impregnated in VAN GEHUCHTEN's preparations.

3) Pyramidal or stellate cells with ascending dendrites and neu-

rites going into the fibre layer mentioned above. These may well be classed with FUSARI's stellate or spindle cells whose neurites take the course described, and with part of my cells D. VAN GEHUCHTEN says that the neurites of all these cells are directed laterally. In *Acipenser* I find some of them going mesially from their cells to cross in the dorsal decussation.

4) Large bipolar cells horizontally placed near the periphery. These correspond to cells in the same position in *Acipenser*, but were apparently not found by FUSARI.

SAUERBECK ('96) describes in the tectum of Selachians 1) greatly expanded but slightly branched cells in the middle layer, 2) spindle-shaped cells with slightly branched dendrites directed toward the external and internal surfaces, 3) tangentially disposed cells in the outer layer.

F. MAYER ('97) finds three layers in the tectum of Ammonoetes, of which the two outer layers are destitute of cells. The external layer contains optic fibres and fibres destined to the decussatio transversa. The middle layer is made up of the end branches of optic fibres and the dendrites of cells situated in the inner layer. The inner layer contains three kinds of cells: cells with single dendrites whose neurites go to the tractus tecto-bulbaris, posterior commissure, or the dorsal decussation to end on the other side; bipolar cells whose neurites go via the decussatio transversa to the cortex; and colossal cells. MAYER does not describe cells of the II type, nor cells giving rise to centrifugal fibres in the optic nerve. These are doubtless to be found among his cells of the first kind. It is interesting to know that the fibres to the fore brain come from the bipolar cells. The same may be the case in *Acipenser*, but the small size of the bundle to the fore brain, if it be such, makes it difficult or impossible to determine the origin of the fibres. In higher forms there are many more bipolar cells, including probably several species of cells, so that it will be difficult to identify the cells which give rise to the fore brain bundle in different Vertebrates.

Three papers have appeared from the brothers CAJAL on the subject of the optic lobes, two of which I have read, S. RAMON Y CAJAL ('91) on birds, and P. RAMON Y CAJAL ('94) on Amphibians and Reptiles. S. RAMON recognizes in birds fifteen layers which for the most part correspond to zones described by STIEDA. P. RAMON recognizes fifteen layers in *Rana*, ten layers in Reptiles, and (judging

from an imperfectly lettered figure of *Barbus* which appears in his description of the Reptilian tectum) a smaller number in fishes. These papers are too long for me to give citation and discuss in detail. VAN GEHUCHTEN's paper ('92) on birds I know only from KÖLLIKER's references. In the following paragraphs I shall refer to all these papers, comparing the different types of cells in the various forms with those described in fishes by VAN GEHUCHTEN, FUSARI, and myself.

The four types of cells which I describe for the tectum of *Acipenser* (page 73), leaving aside the torus longitudinalis, represent as generalized types all the kinds of cells described in forms above the fishes. Cells A in *Acipenser* are cells with short neurites which break up in the middle zone of the tectum. Similar cells are found in Teleosts (VAN GEHUCHTEN), frog (P. RAMON), Reptiles (P. RAMON), birds (S. RAMON), and Mammals (KÖLLIKER), although they were overlooked by FUSARI, and their neurites escaped VAN GEHUCHTEN in Teleosts. In Teleosts, Reptiles, and birds some cells with short neurites lie in the outer half of the tectum. In all forms below the birds, however, these cells are always fusiform and vertical, as are the most of them in birds. Taking the fusiform cell of *Acipenser* as the primitipe type, the others may all be derived from it on the supposition that they have gradually migrated farther from the central cavity and those which have migrated farthest (stellate cells in birds) have become stellate simply because they are now near the surface and there is neither space nor necessity for the vertical fusiform condition. It is of the greatest importance that the neurites and dendrites have maintained the same disposition in the tectum throughout all the forms described. Always the dendrites ramify near the surface while the neurites break up in the middle third, just outside the middle fibre zone when such exists. The place of end-branching of the neurites is such that they may come into connection with the greatest number of dendrites of cells whose neurites go to other parts of the brain or to the opposite side of the tectum. The disposition of the dendrites and neurites determines the function of the cells in the central system in the great majority of cases, at least in the lower Vertebrates. This is, therefore, the proper basis of classification of cells in brain nuclei.

The cells B in *Acipenser* find exact counterparts in all classes (VAN GEHUCHTEN, P. RAMON, S. RAMON, KÖLLIKER), although they were not found by FUSARI. Everywhere their neurites join the most

superficial zone of fibres, and, although the cell body is somewhat farther from the cavity in birds than in fishes, the cells are always vertically placed and the degree of similarity between these cells in all classes of Vertebrates is remarkable. According to S. RAMON, the neurites of these cells go out in the optic nerve to end freely in the retina. The presence of cells of the same description in all Vertebrates is evidence for the existence of the efferent fibres in all.

The cells D in *Acipenser* send their neurites (except those crossing in the dorsal commissure?) beyond the tectum to other parts of the brain. These are the neurites which form a large superficial bundle at the lateral border of the tectum and form the tractus tecto-lobaris and tractus tecto-bulbaris (page 125—127). These cells present considerable variety of form in *Acipenser*, but I have classed them all together upon the basis of the disposition of the neurites and dendrites. Upon the same basis, I believe, most or all of the cells in all Vertebrates whose neurites leave the tectum to other parts of the brain, may be brought into one class and homologized with the cells D in *Acipenser*. In all animals as far as investigated the most of these cells are stellate and there is a tendency for the dendrites to be directed toward a common middle zone in the tectum. The dendrites of the cells near the cavity ascend to this zone, while those of the cells near the periphery descend to about the same level. In the case of vertical fusiform cells, those near the cavity have the peripheral process better developed, while those near the periphery have the internal process larger. These cells may all have been derived from the germ zone near the cavity and migrated to their respective positions. In every case the position of the in-coming fibres with which the cells are in relation has determined the position and development of their dendrites. The neurites probably gain their definitive positions earlier than do the cells. Consequently the neurites of centrally situated cells run outward to their fibre layer, while the cells nearer the periphery send their neurites inward to the same layer. In higher Vertebrates the variety of form as well as the number of these cells is greatly increased. The greater variety of form requires no special explanation, and the increased number is readily accounted for by the development of the cerebral tracts. It is probable that the fibres to the occipital lobe come from some of the cells of the general type now under discussion.

Fusiform cells disposed horizontally, cells E in *Acipenser*, are

found in all Vertebrates investigated (VAN GEHUCHTEN, P. RAMON, S. RAMON), except Mammals. Their neurites take a horizontal course and without doubt leave the tectum. These cells are probably closely allied to those last mentioned.

Thus it seems possible to reduce all the cells described by the CAJALS to three or four generalized types such as are found in *Acipenser*. With regard to the large number of layers described by these authors, it must be said that they have no physiological significance and are rather confusing than otherwise. VAN GEHUCHTEN describes only three layers in fishes and birds, and KÖLLIKER recognizes six in the chick and five in man. These layers probably have some physiological significance and are at least an aid to description.

In all Vertebrates there are three main classes of cells in the tectum: II type cells, cells sending neurites to the retina, and cells sending neurites to other parts of the brain. The II type cells are the chief ones to receive impulses from the optic fibres, and they are consequently very numerous in lower Vertebrates. In the higher Vertebrates, where many of the optic fibres end in the thalamus nuclei, the II type cells are relatively few. The cells giving rise to efferent fibres are the chief ones to receive impulses from the secondary sensory tracts. These have become relatively much more numerous in the higher Vertebrates and have doubtless been differentiated into several varieties with reference to their functions. The collaterals on the efferent fibres are much better developed in the higher Vertebrates than in the lower, so that they must to a considerable extent take the place of the II type cells in the function of association. The efferent fibres have shifted their position from the middle zone in fishes to the internal zone in higher Vertebrates, displacing outward the II type cells and those whose neurites go out in the optic nerve.

*Torus longitudinalis*. — SALA ('95) has studied the torus longitudinalis of Teleosts (*Tinca*) by the method of GOLGI. The cells are small, 10—14  $\mu$ , irregularly disposed, and have each an irregular dendrite which divides and subdivides. The neurites form a bundle running upward and outward, dorsal to the dorsal decussation. The bundle breaks up into several bundles which enter the outer (optic) fibre layer. The fibres probably go to the optic nerve. I have described these cells above (page 103) as if they were common cells of the tectum, although restricted to the mid dorsal region. The cells

in *Acipenser* differ from those in Teleosts in that their neurites enter the middle fibre zone, and, so far as I can judge, comport themselves as do the other fibres of that zone. The fact that they enter the superficial fibre zone in Teleosts is not sufficient evidence that they go to the optic nerve. It is possible that in Teleosts as in *Acipenser* many fibres which go to the medulla or the lobus inferior, run in the superficial zone. It seems to me more probable that these cells have the same relations as do the cells D in the tectum of *Acipenser*. I believe that their peculiar form is to be accounted for by the conditions of their growth. Two factors have probably combined to prevent these cells from gaining a robust growth. First, the regions of the dorsal and ventral fissures are areas of retarded growth. The presence of slender cells of a primitive type near the middle line in the lobus inferior and the fore brain, as well as in the tectum, suggests that the restricted growth is due to some external influence retarding the growth of the nerve cells, such as mechanical pressure or a high degree of rigidity on the part of the glia. A second factor which may have operated in the same direction is the presence of the large-celled nucleus along the whole length of the tectum in the lowest Vertebrates (*Petromyzon*, F. MAYER, '97). The enormous cells of this nucleus must have crowded the other cells and prevented large growth. In fishes in which the large-celled nucleus has receded to the cephalic part of the tectum, the cells of the torus are still small as the result of inheritance. In higher Vertebrates the torus is wanting, although it is represented by a rudiment (an ependymal thickening) in Reptiles and possibly in all Vertebrates (RABL-RÜCKHARD, '87). The absence of the peculiar cells of the torus in the higher Vertebrates is not consistent with SALA's view that their neurites become centrifugal fibres to the retina, since these fibres exist in higher Vertebrates. My results in *Acipenser* make it doubtful whether SALA has properly identified the cells which give rise to the centrifugal fibres of the optic nerve.

*Torus semicircularis*. — These ridges are considerably larger in *Acipenser rubicundus* than in *A. ruthenus*, as described by GORONOWITSCH. EDINGER ('96a) has made a comparative study of this region and finds a nucleus common to Teleosts, Amphibians, Reptiles, and birds, to which he gives the name nucleus lateralis mesencephali. From this arises a large lateral longitudinal bundle which traverses the medulla and probably enters the cord. I have suggested (page 105) that the cells of this nucleus are to be classed

with the cells D of the tectum. I have found no cells of the II type, and the neurites of all the cells go to the medulla in the tractus tecto-bulbaris, the greater number running in the crossed tract through the ansulate commissure. The gross relations in *Acipenser* indicate that the torus semicircularis is an in-folding or thickening at the base of the tectum. As regards its minute structure, its cells correspond to only a part of the cells of the tectum, and I have not traced optic fibres into it. It may be that it receives only secondary sensory tracts and is to be compared with that part of the tectum which is in relation with these tracts (middle zone). In higher Vertebrates this group of cells becomes farther separated from the tectum proper and is to be regarded as a separate nucleus. This is opposed to EDINGER's interpretation which derives this nucleus from the central grey matter of the mid brain.

## b) Fibre Tracts connected with the Tectum.

### 1. Centripetal Tracts.

Tractus opticus. — The optic tracts in *Acipenser* cross completely in the chiasma. This is the usual condition in the Vertebrates below the birds (EDINGER, '96b, p. 137) and my description is confirmed by the recent work of FRITZ ('99) on Amphibia. Optic fibres have been found ending in the corpus geniculatum by BELLONCI ('88?, quoted by EDINGER, '99), in *Rana* by GAUPP ('97), in *Rana*, *Lacerta* and *Emys* by P. RAMON ('94), in *Chamaeleon* by P. RAMON ('96, quoted by EDINGER, '99), in Reptiles by EDINGER ('99), in the pigeon by EDINGER WALLEMBERG ('99), and in Mammals by various authors. EDINGER states that he has found optic fibres ending in no thalamus nuclei except the corpus geniculatum and corpus ectomammillare (in Reptiles, '99). Endings have been found in the nucleus anterior in *Rana* by P. RAMON ('94) and by GAUPP ('97). The latter is the only thalamus nucleus in which optic fibres end in *Acipenser*. The great body of the optic tract passes on to the tectum, where its manner of ending is similar to that described by P. RAMON ('94) in Amphibians and Reptiles, and by S. RAMON ('91) in birds. A rudimentary corpus quadrigeminum posterius has recently been described by GAUPP for the frog ('97), and according to EDINGER ('96b, p. 107) is present in all Vertebrates. There is in *Acipenser* a special group of cells in this position, but the wall is thin and the cells are crowded and difficult to study.

Tractus bulbo-tectalis. — MAYSER ('81) describes a "Lemniscus REIL", an "untere Pyramide", and an "intermediäres System" between the two, which doubtless correspond to part or all of the tractus bulbo-tectalis and tecto-bulbaris.

EDINGER ('96b) describes two tractus acustico-tectales, one through the lower olive via the fillet to the tectum, the other crossing beneath and through the fasciculus longitudinalis posterior. The latter (dorsal) is strongly developed in the lower Vertebrates, while the former (ventral) is well developed only in the higher Vertebrates. The dorsal tract corresponds to the tractus bulbo-tectalis in *Acipenser* (page 127). It has been described also by C. J. HERRICK ('99, p. 206). It is possible that the ventral tract may be represented in *Acipenser* by the superficial arcuate fibres from the acusticum which I have suggested above (page 80) were external arcuate fibres.

Tractus thalamo-tectalis. — This tract has been described by EDINGER ('99) as coming from the nucleus rotundus thalami in Reptiles. Although he has not described this nucleus and bundle in detail in his special paper on the 'tween brain of fishes and Amphibia ('92), in the Vorlesungen ('96b) he describes them and says that the nucleus "ist auch bei den Fischen ein mächtiges Ganglion", and that "das Aussehen dieses Kernes und seine Verbindungen sind überaus charakteristisch und überall unverändert". In *Acipenser* the condition is more primitive than in the forms studied by EDINGER in that the nucleus is not defined and the tract, if present at all, is diffuse and difficult to follow.

The Mantelbündel are described by EDINGER ('99) as coming from the lateral part of the cortex, crossing in the decussatio post-optica, and going to the dorso-caudal part of the mid brain. In the *Torpedo*, *Triton*, and *Salamandra* he says expressly that the bundle runs to the tectum.

The tracts in the dorsal part of the thalamus, part of which may enter the tectum, will be treated below (page 213).

## 2. Centrifugal Tracts.

These are the tractus tecto-bulbaris and tractus tecto-lobaris, both of which are in part crossed tracts (page 125, 127), the tractus tecto-cerebellaris, and perhaps smaller tracts to the thalamus and fore brain. MAYSER ('81) describes, in addition to the bulbar tracts above mentioned, tracts to the lobus inferior, part of which cross

in the decussatio transversa (commissura inferior GUDDEN), to the nucleus anterior (?), and perhaps to the fore brain.

AUERBACH ('87) describes tracts which go to the reticular formation of the base of the mid brain, to the commissura inferior GUDDEN, to the anterior decussation of the regio subthalamica, and to the torus semicircularis.

EDINGER describes the cerebellar and bulbar tracts in the Vorlesungen ('96b) and in his first paper on the 'tween brain ('92) says that the decussatio transversa in Selachians and Amphibians (MEYNERT's commissure in Mammals) is composed of fibres from the tectum. In his second paper ('99) he states that the fibres of the decussatio transversa probably come from a ganglion on the dorsal outer side of the thalamus in Reptiles and cross to the ganglion of the opposite side and to the ganglion isthmi. EDINGER WALLEMBERG ('99a) describe this decussation in birds as formed by a bundle coming from the ganglion isthmi or from some more caudal source, which after crossing ends in the corpus ento-pedunculare. These are perhaps the same bundle and nucleus as described in the Reptilian brain (EDINGER, '99). It is clear, however, that this bundle has no relation to the bundle forming the decussatio transversa in Selachians and Amphibians. This bundle EDINGER finds arising in the tectum, but he does not give its destination. In *Acipenser* I find only one tract in this position and it forms only a very small part of the decussation behind the chiasma (cf. page 220 below). Only the most anterior part of this decussation is formed of fibres coming from the tectum, and these follow close along the border of the optic tract. It has been impossible for me to follow the bundle with certainty after crossing. I have been in doubt whether to call it a part of the tractus tecto-lobaris cruciatus, or a tract to the fore brain. Since EDINGER describes only a part of the decussation behind the chiasma it is difficult or impossible to identify his tracts. In *Acipenser* there is probably one tract between the tectum and fore brain. Whether there is a second in lower Vertebrates I am in doubt. EDINGER says that the tract which he calls Mantelbündel may not have the same origin in Amphibians as in Selachians, but he traces it into the tectum in both. This can not be decided until the extremely complicated decussations behind the chiasma are unravelled and especially until the tracts which EDINGER overlooked are described in Selachians and Amphibians.

MAYER ('97) mentions fibres arising from the bipolar cells in

the tectum and going via the decussatio transversa to the cortex in *Ammocoetes*. He also describes the bundle to the medulla. He does not mention a crossed portion of this bundle, nor does he mention a bundle to the lobi inferiores.

HALLER ('98) describes an anterior and posterior uncrossed tract to the lobus inferior, which are equivalent to the uncrossed tract in *Acipenser*. He also describes a crossed 'tween brain tract coming from the tectum, crossing above the chiasma, and ending in the median part of the 'tween brain. I am in doubt whether this tract is properly described. As figured by HALLER it bears a close resemblance to the crossed tractus lobo-cerebellaris et bulbaris in *Acipenser*.

### 3. Associational Fibres.

The functions of association in the tectum are performed by cells whose neurites pass to the opposite side in the dorsal decussation. Such cells have been mentioned by CAJAL ('91), EDINGER (96b), and MAYER ('97). Cells are present in the tectum of *Acipenser* whose neurites enter the dorsal decussation, but it is impossible to distinguish these cells in form and appearance from those whose neurites are destined to other parts of the brain. It is to be expected that there would be large provision for association in a center in which tracts from so many sources end. However, this function is probably served to a large extent by collateral fibres, which are more numerous, longer, and more richly branched in the tectum than in any other part of the brain of *Acipenser*.

#### e) Commissura ansulata.

The only attempt at a complete analysis of this commissure which has come under my notice is in EDINGER's recent 'tween brain paper ('99). He divides all the bundles crossing in this region in *Lacerta* into four groups, beginning at the anterior:

1. Bundles of the ventral part of the decussatio retroinfundibularis.
2. a) A fornix component and fibres from the ganglion hypothalamicum.
- b) Slightly more caudal, fibres from the central grey.
3. a) In the midst of the out-going fibres of the III nerve, large decussations from the deep fibre layer of the tectum, including several kinds of fibres.

- b) Dorsal to this a fine-fibred decussation in the central grey of the aqueduct.
4. In the region of the corpus interpedunculare, in ventro-dorsal succession:
- a) Decussation of MEYNERT's bundle in the ganglion interpedunculare.
- b) Commissura ansulata, mostly a decussation of deep lateral tracts.
- c) Bindearmkreuzung.
- d) Commissure of fine fibres in the Bodengrau of the aqueduct.

Comparing this with my analysis of the decussations in the same region, EDINGER's 1 is too far forward in *Acipenser*, if present at all, to be considered a part of this complex; 2a is probably not present in *Acipenser*, while 2b corresponds to my 1. EDINGER's 3a corresponds to my 2, 3 and 4, my analysis of the tectal bundles being carried farther than EDINGER's. His 3b and 4b, c and d, I can not identify in *Acipenser*. His 4a is of course my 8, while my 5, 6 and 7 have not been seen by EDINGER.

### C. "Tween Brain.

#### a) Ganglia habenulae and their Tracts.

MAYSER ('81) describes the taenia, the ganglion, and the bundles of MEYNERT. The latter bundles pierce the commissura ansulata in several parts which reunite. The medial fibres then decussate and end in the cephalic part of the corpus interpedunculare. The lateral fibres pass farther back and decussate caudal to the corpus. "An einer schräg nach hinten abfallenden Horizontalreihe von *Cyprinus barbuis* sieht diese Kreuzung so aus, wie wenn man die Finger beider halb hohl gemachten Hände zwischen einander steckt." He does not know whether the fibres of the opposite sides join one another, or whether the fibres end in relation with cells which escape notice in this complex region, or in relation with cells, "welche in den nächsten Frontalebene hinter dem Ganglion interpedunculare dicht gedrängt zu beiden Seiten der Raphe liegen". The last he considers very improbable. It is possible that the nucleus here rejected by MAYSER is the same as that in which the bundles of MEYNERT do end in *Acipenser*.

AHLBORN ('83) describes the ganglia habenulae and MEYNERT's bundles in *Petromyzon*. The right bundle of MEYNERT is very

much larger than the left and AHLBORN notes a difference in the arrangement of the fibres in the ganglia similar to that described above for *Acipenser* (page 110). He speaks also of a crossing of a part of the fibres of each bundle to the opposite side which does not exist in *Acipenser*. The manner of ending of these bundles in the base of the mid brain is interesting. Opposite the point of exit of the III nerve a part of the fibres decussate "und bildet hier einen asymmetrischen, eigenthümlichen, hellen und äusserst feinkörnigen Körper, welcher der Haubeneinschnürung direct aufgesetzt ist". The remainder of the fibres continue on backward, one bundle on either side of the corpus interpedunculare, and gradually turn upward and inward, presumably to end deeper in the base of the brain. Immediately behind the corpus interpedunculare the bundles of the two sides approach one another, unite and continue for a short distance in the raphe, and finally end in a cone-shaped point. The corpus interpedunculare is thus embraced between the two bundles, but "ein Eintreten von Fasern des MEYNERT'schen Bündels in dieses Ganglion habe ich nicht beobachtet und halte es auch nicht für wahrscheinlich".

In this description AHLBORN really gives no indication of the actual place of ending of the bundles of MEYNERT. I am not sure that work of this kind can be relied upon for any certain results in so enormously complicated a region as this. Ordinary histological sections unaided by GOLGI series are almost or wholly worthless for the study of the ending of these bundles. Indeed, after a complete study with GOLGI series it is extremely difficult in haematoxylin sections even to recognize the limits of the various structures involved. As AHLBORN was the first to find the bundles in question extending caudally beyond the corpus interpedunculare, it is worth while to examine his description. In *Petromyzon* the decussation, which involves the greater part of the fibres, takes place in front of the corpus interpedunculare, in *Acipenser* by far the greater part of the decussation lies in the corpus. AHLBORN could not trace the fibres beyond their decussation and leaves it to be inferred that they end in his lightly staining body. Of the fibres which do not decussate he finds many at the sides of the corpus turning upward and inward, presumably to end in deeper parts of the base of the brain. In *Acipenser* it is the decussating fibres which turn upward and inward, after decussation. In *Petromyzon* the direct fibres continue in a mid ventral position until they gradually disperse to their endings.

In *Acipenser* the non-decussating fibres turn laterally, while in the region of the raphe caudal to the corpus interpedunculare are situated the fine-fibred bundles from the medulla (bundle *x*). I hope soon to investigate whether these are actual differences between the brains of *Acipenser* and *Petromyzon*.

OSBORN ('88) in studying *Cryptobranchus* traced the bundles of MEYNERT to the corpus interpedunculare and a little beyond and refers to the fact that AHLBORN had traced them into the medulla. These are the only cases in which the bundles have been traced beyond the corpus interpedunculare, except in *Acipenser* (my preliminary papers '98a, b).

GORONOWITSCH ('89) describes the ganglion, superior commissure, and the course of MEYNERT's bundles. He could follow the latter only to the proximal border of the ganglion interpedunculare and could not make out the terminal relations described by MAYSER. The end nucleus of the bundles of MEYNERT appears in figs. 54—56, but is not lettered.

BURCKHARDT ('91) says that in *Triton* and *Ichthyophis* the bundles of MEYNERT run from the ganglion habenulae to end in the base of the mid brain.

EDINGER ('92) gives the following description of the termination of these bundles in Selachians: "Die Hauptmasse [of the corpus interpedunculare] wird von dem im Corpus quer daher ziehenden und sich unter einander verflechtenden Fasern der Fasciculi retroflexi ausgemacht. Die einzelnen Ausläufer dieser Bündel verschränken sich, von rechts und links her kommend, so unter einander, dass es wahrscheinlich ist, dass sie sich unter einander verbinden. Wenn man beide Arme ausstreckt und die Finger der Hände dann in einander faltet, dann hat man das Bild des hier geschilderten Systems. . . . Zwischen den Fasern liegen zahlreiche rundliche Körner und eine krümelig feinkörnige Substanz." EDINGER calls this group of cells the "Corpus interpedunculare" because he is not sure that it is a true ganglion.

VAN GEUCHTEN ('94) studied these bundles by the method of GOLGI in embryos of the trout. His description and figures of their origin from the cells in the ganglia habenulae agree closely with my own. I quote in full his description of the ending of the bundles in the corpus interpedunculare: "Arrivée à ce niveau, chaque fibre du faisceau de MEYNERT se coude horizontalement en dedans; elle se divise et se subdivise un grand nombre de fois pour s'entrelacer

avec les branches de division des fibres voisines et avec celles qui proviennent des fibres du côté opposé. Dans cette entrelacement complexe de fines fibrilles nerveuses, il n'est cependant pas difficile de poursuivre de temps en temps les différentes branches qui résultent des divisions d'une fibre unique et de constater, en toute évidence, qu'elles se terminent par des bouts libres légèrement épaissis. . . . La structure interne du corps interpédunculaire est rendue plus complexe:

1) Par les prolongements périphériques de nombreuses cellules épendymaires étendues entre la cavité ventriculaire et la surface antérieure du cerveau moyen;

2) Par les prolongements protoplasmiques de grand nombre de cellules nerveuses qui viennent se mettre en contact dans ce corps pédunculaire, avec les ramifications terminales des fibres des faisceaux rétro-réflexes. Nous n'avons pas encore pu établir pour le moment la destinée du prolongement cylindraxil de ces derniers éléments nerveux."

I presume that the cells here spoken of are in the corpus interpedunculare and are the same as those mentioned by EDINGER, although VAN GEHUCHTEN says nothing to indicate the position of the cell bodies. If they are situated in the corpus the trout differs in this respect from *Acipenser*, for the corpus interpedunculare in the latter form possesses only a very few small cells which are poor in dendrites.

P. RAMON gives a description of the cells of origin of the bundles of MEYNERT in the frog which agrees closely with the accounts given by VAN GEHUCHTEN and myself for the fishes. He finds some of the fibres of the superior commissure ending in the ganglia habenulae, although the great majority of them seem to be simple commissural fibres.

EDINGER in the 4th and 5th editions of the *Vorlesungen* describes the corpus interpedunculare of the dog as made up of five nuclei, an anterior pair of pear-shaped nuclei, behind which are a pair of lateral nuclei whose caudal ends are connected by a median nucleus. The three caudal nuclei receive the end branches of the bundles of MEYNERT, the cephalic nuclei a pair of bundles from the "Haube des Mittelhirns".

The ganglion interpedunculare in Mammals has been studied by the GOLGI method by S. RAMON Y CAJAL ('96) and by KÖLLIKER ('96). According to CAJAL the ganglion contains a large number of large

cells with richly branched dendrites and thick neurites which enter the Haubenkreuzung, and smaller cells with short neurites. The bundles of MEYNERT present more complicated endings in the ganglion than in lower Vertebrates. The fibres give off few collaterals as they enter the ganglion, cross to the opposite side and after a longer or shorter course cross back again, and may cross and re-cross the middle line several times. In the latter part of their course the fibres give off numerous collaterals which break up among the cells of the ganglion, and the fibres finally terminate in two or three branches. In addition to the bundles of MEYNERT a smaller number of coarser fibres enter the ganglion interpedunculare from the overlying white substance and break up in an extensive and complex end-branching. The source of these was not made out.

KÖLLIKER's studies of the ganglion interpedunculare in Mammals gave results agreeing on the whole with those of CAJAL, although not so detailed. In man, however, KÖLLIKER finds that the ganglion is wholly lacking and that the bundles of MEYNERT appear to be in a degenerating condition.

EYCLESYMER & DAVIS ('97) in studying the development of the epiphysis and paraphysis in *Amia*, "found nerve fibres passing from the superior commissure into the stalk of the primary vesicle" and also into the secondary vesicle (primary and secondary epiphyses). This confirms the results of CHARLES HILL ('94) on Teleosts and *Amia*, except that HILL followed the nerve fibres to the posterior commissure.

HALLER ('98) states that in *Salmo* the bundles of MEYNERT receive some fibres from the region of the 'tween brain behind the ganglia habenulae, and end in the corpus interpedunculare as described by MEYNERT (Mammals), VAN GEUCHTEN and EDINGER.

EDINGER in his last paper on the 'tween brain of Reptiles (99) says that the tractus habenulo-peduncularis comes mostly from the inner (anterior) part of the ganglion habenulae, and describes several other bundles to and from the ganglion. The course and ending of the bundles of MEYNERT are described as in the same author's earlier papers, and reference is made to the work of VAN GEUCHTEN and CAJAL, with which EDINGER's results agree.

EDINGER & WALLEMBERG ('99a) working independently on the pigeon, one by the methods of WEIGERT and GOLGI, the other by the degeneration method, find that the tractus habenulo-peduncularis ends in part in the capsule of the nucleus rotundus, the remainder

ending in the nucleus trapezius of WESTPHAL and MÜNZER-WIENER, lateral to the ganglion interpedunculare.

It is evident that the bundles of MEYNERT have not that degree of constance in their relations which EDINGER attributed to them in 1896 (Vorlesungen, p. 123). The investigations by the GOLGI method upon Selachians, Teleosts, frog, and Reptiles have given entirely consistent results. But the conditions in *Acipenser* and the pigeon make it necessary to review the whole subject of the structure and function of the habenular apparatus. The constance of its connection with the olfactory centers suggests that the ganglion habenulae is a part of the olfactory apparatus. That this can not be its only significance is pointed out by EDINGER ('96b, p. 124), since it is present in Mammals which have scarcely any olfactory nerves. Other fibres enter the ganglia in some Vertebrates and further investigation of such fibres must be made before any final conclusions can be drawn regarding the significance of these ganglia. I have shown that fibres from the pineal gland enter the ganglia in *Acipenser*. However important the pineal organ may have been in early Vertebrates, it can scarcely be thought that it exercises any considerable influence on the ganglia habenulae in recent forms. EDINGER ('92) mentions bundles connecting the ganglia habenulae in Selachians with the thalamus and tectum, as well as with the fore brain. I have been unable to find these bundles in *Acipenser*. EDINGER ('99) also describes in the Reptiles a medullated bundle from the commissura habenularis to the epiphysis, and two habenular tracts not before described, a tractus habenulo-diencephalicus and a tractus habenulo-periventricularis. Whether these are present in higher Vertebrates and form important parts of the habenular apparatus, awaits further investigation. In Mammals KÖLLIKER finds a large part of the fibres of the stria medullaris ending in the ganglia habenulae. These fibres probably come from the 1) Ammons-horn via fornix, 2) ganglion basale and neighboring ganglionic masses, 3) stratum zonale and the interior of the thalamus, including probably fibres of the optic nerve, and 4) from the nucleus intermedius (KÖLLIKER).

From these facts the conclusion may be drawn that in the lower Vertebrates the ganglion habenulae belongs to the central mechanism of the parietal eye and the olfactory organ (the relation with the parietal eye being the older?), and that in the higher Vertebrates, beginning with the Reptiles, it has come to serve as a part

of certain indirect paths or coördinating mechanisms, and perhaps as an optic center. This accounts for the presence of the ganglia and the bundles of MEYNERT even in those Mammals which have poorly developed olfactory organs.

In its internal structure the ganglion habenulae shows greater complexity in the Mammals than in lower forms. Its structure is identical in the trout, sturgeon, and frog, as I have noted above. It has not been investigated in Reptiles and birds, but has been studied by the GOLGI method in Mammals by D. S. RAMON and by KÖLLIKER ('96). RAMON (as cited by KÖLLIKER) described a small-celled median part and a large-celled lateral part, and found that the fine fibres of MEYNERT's bundles came from the small cells and the coarse fibres from the large cells. The existence of the two kinds of cells is confirmed by KÖLLIKER. In many lower Vertebrates the right ganglion is larger than the left. In *Acipenser* the difference is great and is due (page 112) to a larger part of the tractus olfacto-habenularis entering the right ganglion. With this is correlated a larger number of cells in the right ganglion and a much larger number of fine fibres in the right bundle of MEYNERT.

The termination of the bundles of MEYNERT requires further investigation. The failure of VAN GEHUCHTEN to trace the fibres through the corpus interpedunculare in the trout to a nucleus similar to that in which it ends in *Acipenser* may have been due to the fact that his material was embryological, so that the fibres had not reached their full growth. This explanation is insufficient, however, for the young rabbits, rats, mice, cats, and dogs investigated by S. RAMON Y CAJAL, EDINGER and KÖLLIKER. Although CAJAL's material may have presented some embryological features, the structure of the ganglion interpedunculare itself suggests that the relations in Mammals differ materially from those in fishes and perhaps also in Reptiles. The ganglion in Mammals is larger and more complex, containing well developed cells of both the I and II types, and it also receives fibres from other sources than the bundles of MEYNERT. The corpus interpedunculare in *Acipenser* is an almost insignificant body. In Teleosts it seems to be better developed. Its much greater size and complexity in Mammals suggests that it may have gradually grown more important until in Mammals it has become the chief, if not the only, nucleus of MEYNERT's bundles. This is rendered very doubtful, however, by the very careful and accurate work of EDINGER & WALLENBERG ('99a) on birds, where the bundles

of MEYNERT not only avoid the corpus interpedunculare to end in a neighboring nucleus as in *Acipenser*, but even give part of their fibres to the nucleus rotundus. If the Trapezkern of WESTPHAL should prove homologous with the end-nucleus in *Acipenser*, we might expect to find both this nucleus and the corpus interpedunculare present in fishes, Amphibians, and the lower Reptiles, and that a divergence has taken place in the descendants of the Reptiles such that the ganglion interpedunculare has become more important in the Mammals, while the other nucleus has become predominant in the birds. The statement of KÖLLIKER that in man, in the absence of the corpus interpedunculare, the bundles of MEYNERT are in a state of degeneration requires confirmation. It is possible that here there is a second nucleus. Until further human and comparative investigations on the subject of this second nucleus are made the manner of ending of MEYNERT'S bundles must remain imperfectly understood. Further investigations are also desirable upon the destination of the fine fibres which in *Acipenser* seem to go to the cerebellum. These have not been mentioned by any other author. I have retained the name "bundles of MEYNERT" because I believe that it is better to use the old name until the bundles are better understood.

## b) Thalamus.

### 1. Dorso-cephalic Part of Thalamus.

As appears from the description (page 112) the part of the thalamus lying immediately ventral to the ganglia habenulae has a complex structure, including three nuclei and several sets of fibres. Most of the structures which I have described in this region have not been described before. The relations of the nucleus anterior have been set forth by EDINGER in the Vorlesungen ('96b) and in his last paper on the 'tween brain ('99). The nucleus to which EDINGER gives the name nucleus praetectalis (ll. cc.) he thinks probably belongs to the tectum. I have applied the same name to a group of cells in the same position which send their neurites into the tectum. I can not regard this as belonging to the tectum, but as EDINGER does not describe the neurites of his nucleus praetectalis it is possible that I have not found the same nucleus in *Acipenser*. Apparently this dorsal region corresponds in whole or in part to the nuclei medius, dorsalis, lateralis, and intermedius and a part of the stria medullaris in Mammals (KÖLLIKER, '96, p. 472).

Of these the nucleus medius occupies the same relative position as that to which I have given the name nucleus praetectalis in *Acipenser*. The transverse band of fibres which I have called the epiphysial decussation (page 108) has been mentioned by only one author. HOLT ('91) in his paper on the development of the Teleost brain describes a transverse band of fibres continuing forward from the posterior commissure (or tectum) to the dorsal wall of the pineal body, whose fibres come from the thalamus and part of which enter the pineal stalk. This he calls the "Labium invaginatum of the optic ventricle". In position relative to the pineal stalk, superior commissure, posterior commissure, and tectum this corresponds perfectly to my epiphysial decussation. The commissure of the epiphysis in Mammals is possibly the same.

The epithelial cells in the wall of the epiphysial sac which give rise to neurites and among which are found free endings of fibres running in the epiphysial decussation have not been described before. I have no definite idea as to the probable function of these cells. The epithelium forms a membrane roughly similar to that of the saccus vasculosus, but there is no fundamental similarity between the two. In its minute structure it is to be compared rather with the corpus mammillare, in the caudal wall of which the cells present almost as simple an epithelial form as do these. I believe that these cells are to be regarded as forming a nucleus of the typical character, receiving the end-branches of nerve fibres and giving rise to other fibres which transmit secondary impulses. Whether the epithelial character of the nucleus indicates that it is in a primitive condition or that it is degenerating is an open question. If VAN GEHUCHTEN'S ('94) theory of the origin of nerve cells by migration of epithelial cells from the ventricular surface is true, then this nucleus is probably to be regarded as a poorly developed nucleus which may become larger and more important in higher forms. The theory of VAN GEHUCHTEN is supported by my work on the nucleus taeniae and the corpus mammillare (cf. page 141, 118).

## 2. Central Grey of Thalamus.

The central grey in *Acipenser* shows very slight differentiation into special nuclei. I have given to the whole central grey the name nucleus diffusus, which has been applied by EDINGER to the undifferentiated part of the central grey in Reptiles. I have distinguished cells giving rise to the fasciculus longitudinalis posterior and others

sending their neurites probably to the tectum, indicating the presence in the diffuse central grey of the nucleus of the fasciculus and the nucleus rotundus. I can not agree with EDINGER's statement in the *Vorlesungen* (5th ed., p. 130) that the nucleus of the fasciculus longitudinalis posterior certainly belongs to the hypothalamus in fishes, since it lies wholly within the thalamus in *Acipenser*.

In addition to these I have described a relatively distinct nucleus closely applied to the ventricular surface at the angle between the thalamus and hypothalamus, which receives the fibres of the afferent saccus bundle. As I shall show below (page 222 ff.), this nucleus is part of a vaso-regulator mechanism governing the pressure in the cerebro-spinal fluid. It is probable that the fibres from this nucleus, which I have traced caudad into the base of the mid brain, go to a vaso-motor center in the medulla.

### 3. Nucleus ruber tegmenti.

This nucleus corresponds in position to the nucleus of the same name in higher forms (birds and Mammals) and in the entrance into it of fibres from the central grey of the thalamus. I have discussed the tractus tegmento-cerebellaris above (page 115, 136, 195).

### c) Hypothalamus.

The histology of the nuclei in the hypothalamus has not been studied with any degree of fulness by modern methods. The authors who have given most attention to this region in recent years, EDINGER, S. RAMON Y CAJAL and KÖLLIKER, have confined their descriptions chiefly to the general relations of the nuclei and the disposition of the fibre tracts. DAVID ('92a) has described several collections of cells and figured the cells in different parts of the lobi inferiores of Teleosts and Ganoids. His descriptions are so brief and fragmentary as to be of little value.

#### 1. Fibre Tracts.

In the hypothalamus in fishes there are longitudinal and decussating tracts arising from and ending in two distinct nuclei, the lobus inferior and the corpus mammillare with the ectomammillare. The longitudinal tracts set up connections with the fore brain, tectum, cerebellum, and medulla. The decussations are chiefly or wholly decussations of longitudinal tracts.

The longitudinal tract which has been best known is the tractus strio-thalamicus of EDINGER. I leave the detailed examination of this until I come to the fore brain. The tract contains both ascending and descending fibres. The ascending fibres go from the corpus mammillare to the epistriatum of the same and opposite side; the descending fibres come from the olfactory nuclei and from the striatum. The only other tract entering the lobus inferior is the tractus tecto-lobaris. I have discussed this above (page 127).

The bundles arising in the lobus inferior have been very imperfectly described. EDINGER in the 5th edition of the *Vorlesungen* mentions a tractus lobo-cerebellaris frontalis et caudalis, in two bundles coming respectively from the cephalic and caudal portions of the lateral wall of the lobus inferior and running to the cerebellum. These bundles correspond to a part of my tractus lobo-cerebellaris et bulbaris (page 125). EDINGER has not seen the crossed portion which decussates behind the chiasma, and has overlooked the fact that a part of the bundle continues into the medulla. He does, however, describe a tractus thalamo-bulbaris et spinalis (p. 67 and 127). It seems probable that this and the tractus lobo-cerebellaris et bulbaris which I have traced out with great completeness and entire certainty in *Acipenser*. The radiatio thalami which EDINGER describes in his last paper on the 'tween brain ('99) is probably the bulbar portion of the same system in Reptiles. Its origin by two bundles, one medial and one lateral (near the geniculatum), and the fact that they run somewhat dorsally and turn ventrally at the level of the commissura posterior, indicates a close similarity to this tract in *Acipenser*.

Our knowledge of the tuber cinereum of man is too incomplete to admit of detailed comparison with the lobus inferior of fishes. There is correspondence of position, and the longitudinal bundle through the tuber to the corpus mammillare may correspond to the ascending fibres of the tractus strio-thalamicus of lower Vertebrates, or to descending fibres from the olfactory nuclei (KÖLLIKER).

The physiology of the lobus inferior of fishes is relatively simple. It receives tracts from the olfactory and optic centers and sends tracts to the motor centers of the medulla (and cord?), and to the cerebellum to set up secondary connections with the motor centers.

The corpus mammillare probably receives a share of the fibres from the olfactory centers in fishes, and in all animals above fishes

certainly at least a part of the fornix ends here. In addition, the corpus mammillare receives a bundle from the nucleus anterior, tractus thalamo-mammillaris or bundle of VICQ D'AZYR in Mammals. EDINGER describes this as a constant bundle from the Amphibia onward and it has been described above for *Acipenser*. In Mammals, the recent descriptions by S. RAMON Y CAJAL ('96) and KÖLLIKER ('96) represent this bundle as composed of collateral fibres from the Haubenbündel of the corpus mammillare. The fasciculus mammillaris princeps arises from the corpus mammillare, runs dorsally, its fibres divide into two branches, the bundles thus formed diverge, one ending in the dorsal part of the thalamus (bundle of VICQ D'AZYR), the other ending in the vicinity of the nuclei of the III and IV nerves. EDINGER's investigations extend over all classes of Vertebrates and his description of the tractus thalamo-mammillaris is certainly correct for fishes. No bundle is clearer in my preparations than this. On the other hand, the descriptions of CAJAL and KÖLLIKER are so exact that they must be accepted for Mammals. It is therefore necessary to recognize two sets of fibres: the bundle of VICQ D'AZYR in Mammals having the structure described by CAJAL and KÖLLIKER, and the tractus thalamo-mammillaris as described by EDINGER and myself, present at least in the lower Vertebrates. In his last 'tween brain paper ('99) EDINGER describes the tractus thalamo-mammillaris in Reptiles as coming from the nucleus anterior, and describes also a tractus tegmento-mammillaris which apparently corresponds to the Haubenbündel of CAJAL and KÖLLIKER.

Fibres go out from the corpus mammillare in two tracts, the ascending fibres of the tractus strio-thalamicus and the tractus mam-millo-bulbaris (page 118). The former were first described in fishes by VAN GEHUCHTEN ('94) in the trout. The latter has been described by EDINGER in birds ('96) as the tractus mam-millo-peduncularis. The peduncularis corporis mammillaris of KÖLLIKER ('96, p. 515) is possibly the same bundle in Mammals.

The physiology of the corpus mammillare is somewhat more complex than that of the lobus inferior. Impulses are received from secondary olfactory and optic centers (olfactory nuclei and cortex, and nucleus anterior). A relatively small number of fibres are sent to the medulla (in Mammals to the base of the mid brain), presumably to motor nuclei. The greater part of its fibres pass up to the epistriatum, from which impulses are sent to the striatum, and thence pass to the central grey of the thalamus where they may reach motor

elements in the nucleus of the fasciculus longitudinalis. Thus the corpus mammillare not only carries out reflexes but serves certain functions of coördination as well.

Decussations occur in the hypothalamus in two regions, immediately behind the chiasma and in the corpus mammillare. Decussations or commissures behind the chiasma occur in all Vertebrates but there appear to be several different tracts crossing here which are not homologous throughout the Vertebrate series. In Mammals there have long been known two commissures in this position, the commissures of MEYNERT and of GUDDEN, the former dorsal to the latter. Attempts have been made to homologize the decussations found in various lower Vertebrates with these commissures. The destinations of the fibres crossing in these commissures in Mammals are not well known. GUDDEN traced the commissure of MEYNERT into the midst of the pes pedunculi. KÖLLIKER gives nothing further regarding it and EDINGER (96b) says: "Ihr Anfang und Ende sind nicht genügend sicher bekannt." The fibres of GUDDEN'S commissure have been traced by various authors to the corpus geniculatum mediale and externum, the thalamus and the posterior corpus quadrigeminum. The comparison of these commissures with decussating bundles in lower Vertebrates has evidently rested mainly on the position of the latter bundles at their point of crossing.

The most work upon these decussations has been done by EDINGER. He describes ('92) in Selachians and Amphibians a decussatio transversa and a decussatio postoptica, both behind the chiasma, the former dorsal to the latter. The decussatio transversa he traces in some Selachians to the dorso-caudal part of the mid brain, and in other Selachians and Amphibians to the tectum. This he homologizes with MEYNERT'S commissures in Mammals. In the Vorlesungen (5th ed., p. 117, 134) he traces the decussatio transversa to the most caudal part of the mid brain, perhaps the ganglion isthmi. Here, contrary to his statement in '92, he uses "GUDDEN'sche Kreuzung" as synonymous with "Decussatio transversa". On p. 267 of the same work he traces the commissura inferior of GUDDEN to the posterior corpus quadrigeminum, which is in agreement with his results on Selachians and Amphibians. For Reptiles EDINGER'S description ('99) is somewhat more definite. He describes an end-nucleus for the decussatio transversa dorsal and medial to the geniculatum laterale and not sharply defined from the nucleus diffusus.

In describing the decussation itself he says that its fibres probably run from a ganglion on the dorsal outer side of the thalamus, crossing above and behind the chiasma, to the ganglion of the opposite side and to the ganglion isthmi. I presume that the fibres to the ganglion isthmi are the same as those described in the Vorlesungen as perhaps going to that ganglion. These can not correspond to the bundle which in 1892 EDINGER traced with certainty to the tectum. The commissural fibres between the nuclei on the dorso-lateral surface of the thalamus in Reptiles are entirely new, so that there are three distinct tracts which EDINGER has referred to the decussatio transversa. The thalamus tract in Reptiles may correspond to that part of GUDDEN's commissure which KÖLLIKER and others have traced to the corpus geniculatum mediale, thalamus, and nucleus lentiformis. A difficulty in the way of this interpretation is that EDINGER recognizes in addition to the nucleus of the decussatio transversa a doubtful geniculatum mediale, caudal to that nucleus. If we consider these together as equal to the geniculatum mediale in Mammals, EDINGER's results on the decussatio transversa in Reptiles are in entire agreement with the descriptions of KÖLLIKER and others in Mammals. In this case we are without an explanation of EDINGER's statement that the commissure of GUDDEN in Mammals runs to the posterior corpus quadrigeminum.

The work of EDINGER & WALLEMBERG ('99a) on birds brings in new elements of complexity. The decussatio transversa is described as formed by fibres coming from the ganglion isthmi or from some source further caudally, which run parallel with the tractus isthmo-striatus and after crossing end in the ganglion entopedunculare. They describe also a decussatio inferior of MÜNZER-WIENER dorsal to the chiasma. It is formed by fibres which end or arise in the nucleus lateralis. A bundle goes to the posterior quadrigeminum, and perhaps fibres go to the nucleus intercalatus, nucleus dorsalis anterior, and nucleus entopeduncularis. The bundle to the posterior quadrigeminum recalls EDINGER's decussatio transversa of Selachians and Amphibians, and the ending of the other fibres in the nucleus lateralis and thalamus nuclei recalls the nucleus of the decussatio transversa of Reptiles and suggests homology with the GUDDEN's commissure of Mammals (KÖLLIKER and others).

To sum up, in the work of EDINGER (including E. & W. on birds) fibres having their origin or ending in the following nuclei are described under the name of the decussatio transversa: 1) dorso-

caudal part of mid brain (Selachians); 2) caudal part of tectum (Selachians and Amphibians) or posterior quadrigeminum (birds and Mammals); 3) ganglion isthmi (Reptiles); 4) ganglion isthmi or some source further caudally (birds); 5) nucleus on the dorso-lateral surface of the thalamus (Reptiles). With these are probably to be included the fibres described in birds under the name of decussatio inferior, to 6) nucleus lateralis, other thalamus nuclei, and the posterior quadrigeminum.

The decussatio postoptica is described by EDINGER only in Selachians and Amphibians. It is a decussation of his Mantelbündel ventral to the decussatio transversa, the fibres going to the tectum. He homologizes it with the decussatio transversa Halleri in Teleosts and with the commissure of GUDDEN in Mammals.

The decussatio postchiasmatica which EDINGER mentions in the Vorlesungen (5th ed., p. 134) has been shown by EDINGER & WALLENBERG to be a part of the opticus in birds.

FRIEDRICH MAYER ('97) states that in *Petromyzon* the fibres of the commissura transversa belong to the Stabkranz, coming from the medulla and tectum.

HALLER ('98) describes the postoptic decussation in *Scyllium* and *Salmo* as made up of two parts, an inferior including what he calls the Mantelbündel (= part of the tractus strio-thalamicus?) and fibres from the nucleus rotundus; and a superior consisting of fibres from the tectum, mostly crossed, to the ventral 'tween brain nucleus. This he calls EDINGER's Mantelbündel. He describes also a 'tween brain tract from the tectum crossing above the chiasma. This description does not agree in any particular with the description of any other author.

In my description of the 'tween brain tracts in *Acipenser* (page 129 ff.) I have shown that the postoptic decussations are composed of fibres of the tractus lobo-cerebellaris et bulbaris, tractus tecto-lobaris, and perhaps the tractus strio-tectalis. The fibres of the last named tract constitute less than one-twentieth part of the whole decussation. Granted that they constitute a bundle connecting the fore brain and tectum, it must correspond to EDINGER's Mantelbündel and to his decussatio postoptica in Selachians and Amphibians. It is so closely applied to the other bundles that it can not be designated a separate decussation. The tractus tecto-lobaris makes up perhaps one-fifth of the whole decussation in *Acipenser*. This corresponds to EDINGER's decussatio transversa in Selachians and Am-

phibians, and to what EDINGER calls GUDDEN'S commissure in Mammals. The first of the above mentioned bundles, which constitutes the greater part of the decussation in *Acipenser*, has not been mentioned by EDINGER, unless the tract of EDINGER & WALLENBERG in birds coming from the ganglion isthmi or from some more caudal source is this tract imperfectly traced out. The fibres of F. MAYER'S commissura transversa in *Petromyzon*, coming from the tectum and medulla, may be the same as the tractus tecto-lobaris and tractus lobo-cerebellaris et bulbaris in *Acipenser*, although they can not be certainly compared until MAYER'S full description appears.

This review shows clearly that there are numerous decussations behind the chiasma which are not homologous throughout the Vertebrate series. One tract, the tractus tecto-lobaris, seems to be constant from fishes to Mammals. It has been described more or less completely in *Petromyzon*, Selachians, *Acipenser*, Amphibians, and Mammals. It has been traced and described in detail only in the present paper. In admitting its existence in Mammals I assume that it has been correctly traced by EDINGER, without attempting to decide whether it or the bundles described by KÖLLIKER and others represent GUDDEN'S commissure. The character and homology of the Mantelbündel in lower Vertebrates require further investigation. The decussation of the tractus lobo-cerebellaris et bulbaris was overlooked by EDINGER and has been described for the first time in the present paper. It should be found in all lower Vertebrates at least, and its large size suggests that it may be found in higher forms as well.

In higher Vertebrates new elements appear in the postoptic decussation due apparently to the higher development of the thalamus optic centers. In Reptiles, birds, and Mammals a bundle crosses behind the chiasma which seems to be a true commissure between paired nuclei on the dorso-lateral surface of the thalamus, the corpus geniculatum mediale (?). Other thalamus nuclei in birds and Mammals contribute fibres to or receive fibres from the postoptic decussations.

The nomenclature of these decussations is in a most unsatisfactory state. Until further investigations are carried out it is impossible to make any general statement of homologies. I have pointed out that EDINGER has applied the name decussatio transversa to several bundles which differ widely from one another in origin and destination. Other authors have used various names and the confusion is as great as it can well be. In the present state of

our knowledge it seems to me that it would be best to give to all the decussations in this position some general name to indicate their position, and designate each one by the name of the tract involved (together with the animal or group in which it has been studied and the name of the author when these details are necessary). With this in view I have spoken of the decussations behind the chiasma as the postoptic decussations. For the several parts of the whole decussation I suggest the use of the names *decussatio postoptica tractus lobo-cerebellaris et bulbaris*, *dec. postopt. tractus tecto-lobaris*, etc.

I can do little more than mention the several other decussations in the hypothalamus described by EDINGER. *Decussatio infundibularis*, formed by the *tractus saccus vasculosus* (see next section). *Decussatio retroinfundibularis* in Reptiles, corresponding in position to the premammillary decussation described above (page 138) for *Acipenser*. My study of this has given such unsatisfactory results that I can not attempt to determine its character or homology. Decussation of ansulate fibres in Reptiles dorsal to the *decussatio transversa*. Commissure of the central grey in Selachians. This is possibly the same as the *decussatio retroinfundibularis* in Reptiles. *Decussatio suprainfundibularis* in birds. F. MAYER ('97) mentions an infundibular commissure in *Petromyzon* in which cross part of the ascending fibres from the 'tween brain to the fore brain.

## 2. *Saccus vasculosus*.

The saccus and hypophysis have been the subject of many embryological and anatomical investigations which it is unnecessary for me to review. The structure in adult *Acipenser* suggests that there is present here, in addition to the ectodermal and infundibular portions of the pituitary body described by DOHRN ('83) and LUNDBORG ('94) in *Petromyzon*, Teleosts and Amphibia, the third or ectodermal portion described by VON KUPFFER ('93). If so, *Acipenser* agrees with Amphibia and Mammals (VON KUPFFER). The mingling of the tubes of the infundibular portion with those of the glandular portion has not before been described. WALDSCHMIDT ('87) says that in *Polypterus* the hypophysis is very large with numerous openings into the infundibulum, but that there is no *saccus vasculosus* in the sense in which that term is used in Teleosts. The numerous openings into the infundibulum show that the tubes of the saccus are imbedded in the tissue of the hypophysis. A figure

of EDINGER's Vorlesungen (5th ed., fig. 77) suggests that a condition similar to that in *Acipenser* obtains in *Scyllium*. It would be interesting to know whether the entodermal portion of the hypophysis comes into closer relations with the saccus than does the ectodermal portion, and whether the saccus tubes penetrate only into the entodermal portion.

Nerve elements have been described in the saccus by several authors. KRAUSE (Mikr. Anatomie, p. 437, cited by KÖLLIKER, '96, p. 603) describes fine varicose fibres descending into it from the walls of the infundibulum. RAMON ('94, cited by KÖLLIKER, '96, p. 604) describes in the mouse fibres coming from a nucleus situated behind the chiasma and forming a close plexus throughout the whole saccus. BERKELEY ('95) describes several forms of cells in Mammals, including cells of the II type and cells with several neurites. The neurites were traced toward the infundibulum but were not traced into it. BICKFORD ('95) in a paper on the hypophysis of *Calamioichthys*, in which she seems to have wrongly identified the various structures concerned, mentions processes presumably from nerve cells, running from the corpus mammillare down among the tubes of the saccus. EDINGER ('92) found in Selachians a bundle of coarse (medullated?) fibres coming from the dorsal part of the 'tween brain (or mid brain?), crossing at the point of separation of the lateral lobes and infundibulum, running backward into the saccus and breaking up there. He thinks that these fibres are very probably connected with those in the hypophysis.

The fibres described by KRAUSE and RAMON probably correspond to those which enter the saccus in *Acipenser* from the cephalic wall of the inferior lobes and form a plexus beneath the epithelium of the saccus (page 123). There is nothing in *Acipenser* that could correspond to the fibres described by EDINGER. He has apparently not found these in other Vertebrates than the Selachians. It is impossible to compare the structure described by BERKELEY or any part of it with the apparatus in *Acipenser*. What is probably the most important part of the nervous apparatus in the saccus of *Acipenser* which has not been described before. I refer to the ciliated cells and their fibres which end in what I have called the nucleus of the saccus bundle in the 'tween brain (page 114).

RABL-RÜCKHARD ('83) describes the saccus and hypophysis in the trout. He considers the saccus a tubular gland which is probably engaged in the production of cerebro-spinal fluid, or at least

mingles its secretion with that fluid. WALDSCHMIDT ('87) attributes the same function to the saccus in *Polypterus*. DE CYON ('98) in an experimental investigation on the hypophysis of Mammals finds that pressure or electrical stimulation produces immediate variation of blood pressure with noticeable augmentation of the heart. His explanation of this as the result of a reflex effect upon the thyroid by way of the X nerve, I do not understand. He further attributes to the hypophysis the production of a chemical agent similar to iodothyrene, which acts on the heart in the same way as does the iodothyrene, and upon the vagus and sympathetic in such a way as to protect the brain.

In some of the large blood vessels of the brain of the common bullhead (*Cottus*) stained by the intra vitam methylene blue method, I have found isolated cells similar to the ciliated cells of the saccus. These were found in the winter of 1896—97, since which time I have not been able to give them further study. At the same time I found fine nerve fibres in the walls of the same vessels. I believe that both structures are part of an apparatus governing the blood pressure in the vessels of the brain. Fibres in the walls of the blood vessels of the pia which probably have a similar function have been described by HUBER ('99) in Mammals.

The apparatus in the saccus probably has a similar function. There are in the saccus all the conditions of an efficient organ for supplying the cerebro-spinal fluid: an expanded sac with numerous subdivisions, offering a large surface over which the cerebro-spinal fluid is separated from lymph by a thin membrane; and an epithelial lining containing sense cells whose afferent fibres presumably set up connections with the cells of origin of the efferent fibres which enter the saccus from the inferior lobes. I have not made out the central connection between the afferent and efferent fibres but it seems probable that they constitute a reflex apparatus in which the efferent fibres play the part of secretory fibres. The saccus may also produce indirect effects on the action of the heart and on blood pressure by way of the X nerve. The fibres passing caudally from the cells of the end nucleus of the saccus bundle (page 115) are probably the means of making connections with the vaso-regulator mechanisms in the medulla.

## D. Fore Brain and Olfactory Lobes.

### a) Corpus Striatum.

This complex body, as EDINGER has shown in his Untersuchungen, consists in the lower Vertebrates of two parts, a striatum proper and an epistriatum. I have shown ('98a) that these two parts differ in their minute structure in fishes, the epistriatum being made up of cells of the II type whose neurites end among the cells composing the striatum. In the Mammals and man cells of the II type are present in the nucleus lentiformis, as shown by RAMON Y CAJAL ('94 and '95) and by KÖLLIKER ('96, p. 615 ff.) This similarity of structure between the fish and Mammal suggests a greater constancy of structure in the Vertebrate striatum than would appear from the literature. EDINGER ('88, '96a, '96b) has been unable to make out the minute structure of the epistriatum in any class of Vertebrates. In the Selachians and Amphibians he did not distinguish the epistriatum ('88). In his second paper, on the Reptilian fore brain ('96a) he says that the epistriatum seems to have developed by invagination of the cortex at the lateral limit of the cortex dorsalis. He goes on to say that the epistriatum cells are like those of the cortex. They are conical in form and have the dendrites directed toward the ventricle while those of the cortical cells are directed toward the surface, the difference being due to the in-rolling by which the epistriatum was formed. His figures, however, do not show this disposition of the dendrites, nor do they justify the author's statement that the epistriatum is confined to the caudal end of the fore brain in Reptiles, since EDINGER figures cells in the cephalic part of the fore brain like the cells of the epistriatum in *Acipenser*. The supposition that the Reptilian epistriatum has arisen by invagination from the base of the cortex dorsalis is shown to be false by the fact that the epistriatum is well developed in *Acipenser* where the dorsal cortex is in its earliest beginnings. EDINGER'S GOLGI preparations were unsatisfactory for tracing the neurites of the epistriatum cells, but they appeared to go to a plexus which formed a sort of tangential fibre layer over the whole structure.

LÖWENTHAL ('94) describes and figures both I and II type cells in the "hemispheres" of Amphibians and Reptiles.

VAN GEHUCHTEN ('94) describes the striatum in the trout embryo as composed wholly of cells of the I type whose neurites go

to form the descending fibres of the basal bundle. He was unable to find the cells of the II type which he says had been described by BELLONCI. I have indicated in my preliminary communication ('98a) that VAN GEHUCHTEN was in error in overlooking short neurites, by reason possibly of imperfect impregnation in his preparations.

F. MAYER ('97) describes in *Ammocoetes* a striatum whose cells give rise to "centrifugale Fasern, welche in den Hypothalamus, ins Nachhirn und weiter abwärts verfolgt werden", and a "cortex" containing cells whose dendrites come into contact with the end-branches of the fibres from the mitral cells, and whose neurites form the tractus cortico-habenularis. I will not attempt to criticize MAYER's results at this time, as I have begun the investigation of the brain of the brook lamprey. The preliminary examination of my preparations does not seem to bear out MAYER's interpretation of fore brain structures. (Cf. page 235 below.)

The fibre tracts in the fore brain have been worked out chiefly by EDINGER. He describes ('88) the basal bundle connecting the corpus striatum with the thalamus in *Ammocoetes*, Teleosts, Selachians, Amphibians, and Reptiles. In Teleosts and Sealachians the basal bundles have a decussation at their entrance to the thalamus, and in Selachians, Amphibians, and Reptiles a part of the bundles continue to the medulla. In ('92) the results of ('88) are for the most part confirmed, but the bulbar portion of the basal bundle is less prominent in the description. In his second paper on the fore brain ('96a) EDINGER describes the basal bundle in Reptiles as consisting of a large bundle to the thalamus and a small bundle to the base of the mid brain. In the meanwhile VAN GEHUCHTEN ('94) described ascending fibres from the hypothalamus in the basal bundle of the trout. In the 5th edition of the *Vorlesungen* EDINGER states that all the descending fibres of the basal bundles end in nuclei of the thalamus and metathalamus, and gives them the name tractus strio-thalamici. In his last paper ('99) on the 'tween brain of Reptiles, EDINGER makes the whole of the tractus strio-thalamicus end in the hypothalamus. EDINGER & WALLENBERG ('99a) find the descending fibres in the bird having the following disposition: those from the striatum end in the nucleus spiriformis mesencephali; those from the occipital pole end in the formatio reticularis of the mid brain; those from the putamen end in the nucleus rotundus; those from the nucleus taeniae end in the nucleus entopeduncularis and central grey; those from the dorso-lateral part of the hemisphere in the

nucleus anterior ventralis. The ascending fibres which arise in the nucleus dorsalis thalami end in the frontal part of the hemisphere; those from the nucleus dorsalis et anterior ventralis end in the caudatum; those from the isthmus or medulla end in the putamen; and those from the nucleus entopeduncularis end in the striatum. F. MAYER ('97) describes fibres in *Ammocoetes* from the striatum to the medulla (partly direct, partly crossed in the anterior commissure) and to the infundibular region. Ascending fibres from the hypothalamus end in the striatum and the cortex. In Mammals (KÖLLIKER, '96, p. 621) descending fibres run from the nuclei lenticularis and caudatus.

Few parts of the brain present a more constant structure throughout the Vertebrate series than does the corpus striatum. It everywhere consists of both I and II type cells, in lower Vertebrates imperfectly separated into two nuclei, in higher Vertebrates divided into several nuclei in which the distribution of II type cells is not fully known. In lower forms the centripetal fibres come from the hypothalamus, olfactory lobe (cf. page 230 ff. below), and from the cortex. These fibres all enter the nucleus of II type cells, epistriatum, by which the impulses are widely distributed among the cells of the striatum proper. In this way all the impulses entering the corpus striatum, whether olfactory or other, are likely to produce similar motor reactions. It appears that the corpus striatum in lower Vertebrates has simple functions connected with the first two sensory nerves. In higher forms it comes to receive fibres from lower sensory centers in addition to those from the olfactory and optic nuclei, and from the earliest appearance of the cortex the corpus striatum receives fibres from it. In fishes the corpus striatum exercises no "higher" functions than those of other parts of the brain. In higher forms it comes more under the influence of the cortex and forms a part of a more highly organized apparatus which we usually designate by the name of cerebrum.

The few experimental investigations upon the physiology of the fore brain known to me tend to bear out this interpretation. STEINER ('86) found that a fish (*Squalus*) whose fore brain had been removed, moved about and remained quiet by turns, avoided obstacles, saw, ate worms, refused twine of the size of a worm, etc. Experiments performed by THORNDIKE ('99) upon the ability of fishes to learn paths to places where food has been found, indicate considerable powers of motor memory. In the light of STEINER's experiments it does

not appear that this memory is necessarily dependent on the fore brain, since in STEINER's fish all functions seemed to be intact except the olfactory sense and its influence on the motor reactions. It would be interesting to perform similar experiments with STEINER's operated fish.

## b) The olfactory Apparatus.

### 1. The olfactory Lobe.

The nerve elements in the lobe have been studied by the GOLGI method in fishes by VAN GEHUCHTEN ('94), SAUERBECK ('96) and F. MAYER ('97), in Amphibia by BERDEZ ('93) and P. RAMON ('94), in Reptiles by CALLEJA ('93), P. RAMON ('91), LÖWENTHAL ('94) and EDINGER ('96), in birds by P. RAMON ('90), in Mammals by GOLGI ('75), S. RAMON ('90), VAN GEHUCHTEN & MARTIN ('91), CONIL ('92), RETZIUS ('92), KÖLLIKER ('91 and '96), and MONTI ('95).

In fishes VAN GEHUCHTEN figures the endings of a few olfactory fibres. SAUERBECK mentions the impregnation of a few mitral cells in his preparations of the Selachian brain. F. MAYER ('97) describes the olfactory lobe in *Ammocoetes* as follows: "An dem Aufbau der Glomeruli olfactorii betheiligen sich ausser der Aufsplitterung je einer Riechnervenfaser, sowie einer oder mehrerer Mitralzellen, auch die Verästelungen der den Ventrikel bekleidenden Ependymzellen. Alle drei Bestandtheile bilden ein dichtes Faserwerk, in welchem die Nerven frei, mit feinen, kölbchenartigen Anschwellungen endigen. Nach innen von den Glomeruli folgt eine breite Schicht, welche die Mitralzellen, Nervenfasern, sowie Ependymzellen enthält. Ausser den Mitralzellen, welche unter einander keine bedeutenden Verschiedenheiten zeigen, besitzt der Lobus olfactorius keinerlei Ganglienzellen." The fibre layer contains two kinds of fibres, the neurites of mitral cells running to the "cortex", and fibres coming from the commissura superior, being neurites of cells in the thalamus and hypothalamus.

P. RAMON ('94) gives an excellent detailed description of the olfactory lobe of *Rana*. The superficial zone of olfactory fibres contains occasional small nerve cells which are comparable to the small mitral cells of Mammals. Beneath this zone are the olfactory glomeruli, each of which receives a variable number of peripheral fibres. The mitral cells are distributed without orderly arrangement in the glomerular zone. Each mitral cell has several widely ex-

panded dendrites whose branches break up in numerous glomeruli. The neurites of these cells form two bundles, an internal which goes to the anterior commissure, and an external which turns outward at the posterior border of the olfactory lobe and becomes continuous with the lateral fasciculus in the fore brain. This external bundle is equivalent to the external root of the olfactory tract in Mammals. Within the mitral cell layer is a fibre layer composed of the neurites of the large and small mitral cells and forming the internal and external roots of the olfactory tract. The granular zone occupies all the space between the mitral cells and the ventricular epithelium. The granules are spherical cells with usually two processes which are sharply characterized by the possession of small spines. These processes "are directed toward the periphery and end closely applied to the surface of the glomeruli, without penetrating into the interior. It is to be noticed that, as the granular zone is much more extensive than the others, some of these elements are to be seen which seem to have no relation to the glomeruli, since they lie outside the area of distribution of olfactory fibres. It is known that these corpuscles are without axis cylinders. In spite of this lack they are to be considered as important anatomical factors in the constitution of the olfactory lobes, bearing in mind their presence in all Vertebrates, preserving their peculiar morphological characters". Within the granular zone is the epithelial or ependymal zone.

The results of BERDEZ ('93) on the frog are known to me only through references made by LÖWENTHAL (see below).

I have been unable to secure the paper of P. RAMON ('91) on the olfactory lobe of Reptiles.

LÖWENTHAL ('94) describes the olfactory lobe of the lizard. The olfactory fibres divide before entering the glomeruli, and two or more fibres may enter the same glomerulus. The glomerular zone contains small cells whose processes form glomeruli and which possess neurites. These correspond to the small cells in this zone in Mammals. The same cells are present in Amphibia (BERDEZ). Within the glomerular zone is a gelatinous layer with large cells (mitral cells). These cells are elongated horizontally, not vertically as in Mammals, and send several neurites to supply glomeruli. The neurites of both these and the small cells have a centripetal course. Following this is a layer of nerve fibres and within it a layer of grey matter. The cells of this layer are irregularly globular with blunt angles. Their processes are relatively few and very slender,

and always rise toward the periphery. All processes have the same appearance, an axis cylinder can not be distinguished. The branches of the processes can be followed to the immediate vicinity of the glomerular layer. The processes are provided with spines. The cells are the same as the granule cells of Mammals, with which they agree in having a small number of long filiform processes, in that the axis cylinder is not recognizable, and in forming many superimposed layers. Within this layer is the ependymal epithelium.

EDINGER's description ('96a) of the olfactory apparatus in Reptiles presents some important points of difference from the descriptions of other authors. He divides the olfactory lobe into two main layers or zones, a *formatio bulbaris* on the exterior, and a lobe proper consisting of a cortex continuous with the cortex of the fore brain. The cells of this cortex are poorly impregnated but are like the small pyramidal cells of the fore brain cortex. For exact description of the olfactory lobe E. recognizes seven layers from without inward: 1) *fila olfactoria*, 2) *glomeruli*, 3) *mitral cells*, 4) layer of fibres from the mitral cells, 5) cortex, 6) fibre layer of cortex, 7) *ventricular epithelium*. In comparing this with the fore brain cortex he says that the mitral cells are equivalent to a variety of pyramidal cells whose dendrites go to meet the *fila olfactoria* as do those of the pyramidal cells to meet the tangential fibres. The mitral cells, however, like many cortical cells send off only fibres which end within the cortex. The fibres from the mitral cells form two tracts, a *tractus bulbo-corticalis* to the cortex of the olfactory lobe and to the *area parolfactoria* of the fore brain; and a *tractus bulbo-epistriaticus*. EDINGER is somewhat in doubt whether any fibres run directly from the bulbar formation to the epistriatum, that is, whether the second tract really exists. From the cortex of the lobe and from the *area parolfactoria* a second set of fibres pass on to the epistriatum, constituting a *tractus cortico-epistriaticus*. It is difficult or impossible to distinguish between the origin of these latter fibres in the lobus cortex and the fibres of the *tractus bulbo-corticalis*. The ending of both in the epistriatum is very clear. The remaining tracts described by EDINGER may best be considered in later paragraphs dealing with the *area parolfactoria*, cortex, and tracts to the *ganglia habenulae*.

In Mammals the work of numerous investigators has established the following facts. The olfactory fibres branch as they enter the olfactory lobe and may enter two or more *glomeruli*, in which they

end freely without forming a network. Each mitral cell supplies only one glomerulus, occasionally two. The neurites traverse the granular layer and turn backward. Collaterals are present on their whole course, or at least on the horizontal part. Usually each glomerulus receives in addition to the dendrite from one mitral cell several dendrites from larger or smaller Pinselzellen. These are situated either superficial to the glomeruli or among and beneath them. Their neurites take a centripetal course and give off collaterals just beneath the mitral cells. Beneath the mitral cells is a layer of fibres, granules, and cells of the II type. The granule cells are small, oval, pyramidal, or fusiform, and have their long axis with their chief processes placed vertically. Their character is in dispute. S. RAMON ('90) considers them nervous, the peripheral process serving as neurite. VAN GEHUCHTEN holds them in doubt, denying that the peripheral process is a neurite, and being unable to find a neurite. KÖLLIKER considers them certainly neuroglia. The peripheral processes are covered with spines, and according to KÖLLIKER break up beneath the mitral cells, but according to S. RAMON and VAN GEHUCHTEN & MARTIN ('91) among the small Pinselzellen just beneath the glomeruli. The granules have a few small central processes. The stellate cells of the II type have neurites ending outside of the mitral cells.

Comparing these results it is to be noted that in all important respects the relations of the olfactory fibres, glomeruli, and large and small mitral cells are identical in all Vertebrates. The presence of II type cells in the deep layers has been noted only in Mammals, and it is not very probable that the cells of the II type in *Acipenser* are the same as these. This is, however, a minor point and the main question in the interpretation of the olfactory lobe is concerning the character and homology of the numerous cells lying beneath the mitral cell layer, present in all Vertebrates in great numbers, and presenting constant anatomical characters at least from the Amphibia onward. P. RAMON has very properly pointed out that in spite of the apparent absence of neurites on these cells, they must be important factors in the constitution of the olfactory lobe.

In my preliminary paper ('98a) I made a strong point of the evidence for the nervous character of the granule cells in *Acipenser*, being at that time inclined to homologize them alone with the granule cells in Mammals. This would leave no means of accounting for the large number of other cells in the granular zone, a difficulty

which I still see no way of meeting. But these cells are present in all my preparations, and both their contribution to the formation of glomeruli and their neurites have been demonstrated with entire certainty in a very great number of cases. Further, they are present and show the same relations in *Petromyzon* and the frog, in both of which I have found them in GOLGI preparations. These are the same as the ependyma cells of F. MAYER in *Ammocoetes* and the granule cells of P. RAMON in the frog. Both these authors traced the peripheral processes to the glomeruli. P. RAMON'S statement that many of these cells have no connection whatever with glomeruli seems to oppose the view here presented. It may be, however, that these cells form small glomeruli into which the dendrites of mitral cells do not enter, as is the case in *Acipenser*, and that these have been overlooked by RAMON.

EDINGER'S description of these cells in Reptiles is very unsatisfactory, owing to poor impregnation which has not allowed him to study them in such detail as might be desired. Undoubtedly the cells which he describes as making up the cortex of the olfactory lobe are the same as the cells now under consideration. He gives no indication of the extent or disposition of the peripheral processes of these cells, but his description of the tracts to the epistriatum makes it seem to me most highly probable that these cells have the same relations as in *Petromyzon*, *Acipenser* and *Rana*. He states that part of the mitral cell neurites run to the area parolfactoria and end there. This agrees with the results of all other authors. Of the remaining mitral cell neurites, most if not all end in this cortex of the lobe. From this "Lobus cortex" fibres run to the epistriatum, perhaps accompanied by some mitral cell fibres. This ending of mitral cell neurites in the inner layer of the olfactory lobe finds no counterpart in any Vertebrate, and, considering EDINGER'S statement that the cells of this so-called cortex were poorly impregnated and that it was difficult to distinguish between the fibres arising from them and the fibres of the mitral cells, I believe that he is mistaken with regard to the mitral cell neurites. I regard it as more than probable that the neurites of mitral cells always go either to some part of the olfactory area or to the epistriatum, and never end within the olfactory lobe. If, however, we accept EDINGER'S statement that the cells of his cortex give rise to neurites which run to the epistriatum, these correspond to the fibres of the olfactory tract in *Acipenser* which come from the cells of the granu-

lar zone. Viewed in this way, the olfactory tract in Reptiles loses its complex composition and becomes comparable to that of other Vertebrates. EDINGER's description of the lobe implies that he regards the internal cellular zone ("Lobus cortex") as a forward extension of the area parolfactoria and hence as belonging to the fore brain proper, rather than to the olfactory lobe. How this relation would come about is difficult to see, and the fact that this conception would deprive the lobe entirely of the layer of granule cells which is constant in all other Vertebrates seems to me to be a fatal objection to it.

The relations of the peripheral processes of these cells is a difficult problem which requires further investigation. In lower Vertebrates (*Acipenser*, *Petromyzon*, *Rana*) they are long, slender, widely expanded, not profusely branched, not conspicuously marked with spines, and very little thickened when they enter glomeruli. In Mammals they are not widely expanded and have not been traced quite to glomeruli. In the absence of complete investigations on the intermediate forms, especially Reptiles, it is impossible to know what change has taken place in the relations of these peripheral processes. In view of the apparent absence of neurites from the granules in Mammals, it is possible to suppose that a large part of the cells in the granular zone in *Acipenser* have lost their connection with glomeruli and have ceased to transmit impulses to the fore brain. On this hypothesis they must serve connective functions (glia, KÖLLIKER) although they do not resemble the glia in other parts of the brain. VAN GEHUCHTEN & MARTIN have described glia cells side by side with the granules. Such a change of function as this hypothesis implies seems very improbable. It is possible that some of the cells of the granular zone in *Acipenser* have come to lie nearer the surface in Mammals and are reckoned with some of the varieties of mitral cells or "kleine Pinselzellen". There is much greater variety among these cells in Mammals than in *Acipenser* and it seems scarcely possible that the large stellate cells in *Acipenser* with their widely expanded dendrites should become reduced to the typical granules of Mammals. The smaller stellate cells of the glomerular zone may be compared with some of the superficial "Pinselzellen". The peculiar "cells of CAJAL" in *Acipenser* can not at present be compared with known cells in Mammals. On this second hypothesis there remain a large number of cells of undoubted nervous character in *Acipenser* (granules, spindle cells,

and many stellate cells of the granular zone) which must be compared with the granules in Mammals. The latter cells should be reinvestigated with a view to discovering their neurites if they exist.

## 2. The olfactory Tract.

By all authors this tract has been represented as composed of the neurites of mitral cells and "Pinselzellen" alone, together with centrifugal fibres from the fore brain. I have shown that in the lower Vertebrates at least the tract contains neurites from a variety of other cells in the olfactory lobe. There is general agreement that the fibres of the tract end in the area olfactoria, nucleus taeniae, epistriatum (except EDINGER, discussed above). The crossed portion of the tract has been described by OSBORN ('88), EDINGER, F. MAYER, and others.

## 3. Area olfactoria.

EDINGER is the only author who had made a complete study of this region by modern methods previous to my preliminary communication ('98a). According to EDINGER's description of the Reptilian fore brain ('96b), the area includes groups of cells in the base of the fore brain, at the anterior end, along the ventral surface, and at the posterior end. The posterior group, the nucleus taeniae, has been described by C. L. HERRICK ('91) in Teleosts as the nucleus occipito-basalis, and is the same as KÖLLIKER's nucleus supraopticus in Mammals. I have discussed above the relations of this area and have shown that the fibres of the olfactory tract end here and in the epistriatum. From the area olfactoria, according to EDINGER, tracts run to three other centers: the epistriatum, the cortex, and the ganglion habenulae. The tract to the epistriatum, part of the tractus cortico-epistriaticus, is open to the same criticism which I have made upon the tract from the "Lobus cortex". In my opinion, all connections between the olfactory lobe and the epistriatum are made directly by neurites of cells which are in immediate relation with the olfactory fibres in the glomeruli. The tract to the cortex, tractus olfactorius septi, comes from the front end of the area olfactoria and runs upward and backward in the septum to the Ammonshorn region of the cortex. This is the largest tract connecting the cortex with other parts of the brain in Reptiles. It is scarcely to be expected that this tract will be represented in fishes, and yet the few fibres described above (page 144) which connect the

membraneous pallium in *Acipenser* with the base of the fore brain may possibly be compared with it. The tract to the ganglion habenulae, tractus olfacto-habenularis, comes from the olfactory area along the base of the fore brain including the nucleus taeniae, and runs beneath and behind the commissura anterior. This tract is more extensive in *Acipenser*, the groups of cells at the anterior end of the fore brain contributing to it a large bundle of fibres which runs above the anterior commissure. In my preliminary paper ('98a) I stated that this tract probably contained fibres from the region to which I gave the name "cortex", and for these fibres I used the name tractus cortico-habenularis. EDINGER (Bericht, '97—98) has made an objection to this and I am convinced on further thought that the name is inappropriate, since any cells in the base of the fore brain which receive olfactory fibres and give rise to fibres to the ganglia habenulae are necessarily cells of the area olfactoria. If any cells of this region deserve the name of cortex, they are only the ones which give rise to commissural fibres to the epistriatum of the other side. I therefore withdraw the name tractus cortico-habenularis as applied in the previous paper (cf. page 145).

In addition to the above mentioned tracts, there are in *Acipenser* tracts from each part of the area olfactoria to the hypothalamus (cf. page 144). Although EDINGER states in a review of my preliminary paper that "Die Faserung aus den Ganglien des Vorderhirns folgt dem allgemeinen Fischtypus" (Bericht, '97—98), it does not appear that the bundles from the olfactory nuclei have been described in detail before. They are presumably contained in EDINGER's tractus strio-thalamicus, but the origin of a part of the fibres of that tract in the olfactory nuclei had not been pointed out, nor had the course and place of ending of such fibres been described.

### c) Cortex.

The problem of the origin of the cerebral cortex and its homology in lower Vertebrates has been re-opened in recent years, chiefly by STUDNIČKA. His papers have been answered by RABL-RÜCKHARD and others (for papers on both sides, see list at end). STUDNIČKA has been recently supported by two authors, F. MAYER ('97) and HALLER ('98). The opposed views, as I understand them, may be stated thus: according to RABL-RÜCKHARD's hypothesis, the basal ganglion of the fish fore brain corresponds to the corpus striatum of the higher Vertebrate brain, while the membraneous roof cor-

responds to the cerebral cortex and is the fundament in which the cortex is developed. According to the AHLBORN-STUDNIČKA hypothesis, the membranous pallium never can give rise to a massive cortex and the substance from which the cortex is developed is found in the corpus striatum.

In order to discuss these views it is necessary first to define what is meant by cortex. We can at once eliminate from the discussion all parts of the cerebral hemisphere of Mammals which are not connected with the olfactory function. Since the part of the cortex which serves the olfactory sense is the first to be developed it is the only part of interest in the present connection. To define the cortex by its position — dorsal to the corpus striatum in the situation of the membranous pallium of fishes — is not sufficient. The cortex does not all lie dorsal to the corpus striatum. The cortex is distinguished by its connections, and solely by its afferent or sensory tracts. The cortex receives sensory (olfactory) fibres of the third order, not of the second order. This is made clear by setting down the steps in the path by which olfactory impulses reach the cortex:

lower Vertebrates: fila olf. — lobus olf. — area olf. — cortex

Mammals: fila olf. — bulbus olf. — lobus olf. — cortex.

The cortex is sharply distinguished from the olfactory area by the fact that the latter receives fibres from the mitral and other cells of the olfactory lobe and sends fibres to the cortex. The neurites of mitral cells (or other cells in direct relation with the fila olfactoria) never reach the cortex. The cortex is not so sharply distinguished from the olfactory area by its efferent (motor) tracts. The area olfactoria sends fibres to the ganglia habenulae, lobi inferiores, probably to the central grey of the thalamus, and possibly to the corpus mammillare. The cortex also sends fibres to the ganglia habenulae and the corpus mammillare, these fibres running in a definite system known as the fornix. In addition, the cortex gives rise to commissural fibres crossing in the anterior commissure.

F. MAYER's description of the *Petromyzon* brain is so brief that it is impossible to know, in the absence of figures, on what facts he bases his statement that the dorsal and lateral parts of the striatum represent the cortex and that the cells in this region are to be considered cortex cells in consequence of their relations. This is not supported by his description. His "cortex cells" receive the neurites of mitral cells in his "tractus olfacto-corticalis" and send their neu-

rites to the ganglia habenulae through the commissura superior (F. MAYER, '97, p. 651). Cells of this description must belong to the area olfactoria.

It is unnecessary for me to review STUDNIČKA's papers, except to refer to one ('98) in which he cites the facts in my preliminary paper ('98a) as supporting his view. He considers that the existence of a group of cells on the lateral surface of the striatum which is probably in connection with the olfactory bulb and with the ganglia habenulae, supports the hypothesis that the cortex is derived from the striatum. STUDNIČKA has apparently been misled here by the use of the word "cortex". The connections on which he lays stress are only the usual connections of cells of the area olfactoria. As will appear below, the basis for my use of the word "cortex" was the commissural character of the cells, and I have indicated that I was in error in applying the name "tractus cortico-habenularis" to the fibres to the ganglion habenulae. In a footnote STUDNIČKA states that my description of nerve cells in the membraneous roof is no evidence of the homology of that membrane. The fuller description in this paper and the following comment will, I think, show that these cells are not to be passed over so lightly.

It is difficult or impossible to compare the cells in *Acipenser*, to which I have given the name cortex, directly with any cells heretofore described. The cells are in two distinct groups, one lying on the lateral surface of the striatum and sending their neurites to the opposite side through the anterior commissure; the other lying in the membraneous roof near the junction with the olfactory lobes and connected by a small bundle of fibres with the area olfactoria or the striatum. The neurites of the first group of cells seem to form the pars corticalis of the anterior commissure. This pars corticalis is not accurately understood in any Vertebrate. In Reptiles EDINGER ('96a) describes a ramus transversus corticalis of the anterior commissure, but it is uncertain whether it connects the cortex of the two sides with one another, or connects the cortex with the striatum or epistriatum of the opposite side. In *Acipenser* the cells in question are special cells of association between the olfactory centers of the two sides, receiving the short neurites of the epistriatum cells and perhaps olfactory tract fibres, and sending their neurites to the epistriatum of the other side. A comparison of EDINGER's figs. 76 and 100 in the 5th edition of the Vorlesungen with Phot. 3 and Pl. 13 of this paper will show that there has been a great increase

in size of the area olfactoria and parolfactoria in Reptiles as compared with *Acipenser*, and that the growth of the cortex in connection with this area has resulted in a marked upward flexure of the base of the fore brain. In *Acipenser* the base of the fore brain is parallel with the longitudinal axis of the whole brain, while in Reptiles it is nearly at right angles to the longitudinal axis. The pallial commissures (psalterium) which are situated in Reptiles dorsal to the commissura anterior, if present in *Acipenser*, would lie cephalad from the commissura anterior in the region of the nuclei postolfactorii. It is from the cortex adjoining this region in Reptiles that the fibres of the fornix arise. In order to affirm the existence of a fornix in *Acipenser* it would be necessary to find cells in this region which are not immediately, but secondarily, connected with the mitral cells and which send their neurites to the ganglia habenulae or the corpus mammillare. This has not been done (cf. page 235). However, I think there can be no doubt that a part of the cortex is developed in this region, and believe that it is represented by the associational cells in *Acipenser*. These probably correspond to the cortex lateralis of Reptiles.

The second group of cells probably corresponds to the cortex dorsalis or medio-dorsalis of Reptiles (EDINGER, '96a). If it be admitted that these cells in reality represent any part of the cortex of higher Vertebrates, then we find here in progress the actual transformation of a membranous pallium into a massive one. This amounts to demonstrative evidence in favor of the RABL-RÜCKHARD hypothesis.

#### d) Commissura anterior.

The elements entering into this commissure have been discussed in part in the above pages. In lower Vertebrates it consists of 1) ascending fibres from the hypothalamus to the epistriatum, 2) fibres from the olfactory lobe to the various olfactory nuclei in the fore brain, and 3) fibres crossing from the superficial cells of the corpus striatum (cortex lateralis) to the epistriatum of the opposite side. The hypothalamus constituent is either absent or unobserved in Mammals. The olfactory portion corresponds to the anterior or olfactory horn in Mammals. The partially isolated portion of the olfactory bundle corresponds to the separate olfactory commissure of *Petromyzon* (EDINGER, '88). The cortico-epistriaticus portion corresponds to the pars corticalis in Reptiles or to the pars epistriaticus, or perhaps to a combination of the two (EDINGER, '96b, p. 148).

#### IV. Summary of Results.

1) The review of the literature of the cranial nerves shows that since the work of STRONG, COLE, and HERRICK both the central relations and the peripheral distribution of all the chief components are known. The V nerve is general cutaneous and components of this system run also in the roots of the IX and X nerves. The lateral line VII and X supply canal organs (typical and modified). The central relations of the lateral line and VIII nerves add support to the hypothesis that the ear is derived from canal organs. The VII, IX and X nerves make up the fasciculus communis system which supplies viscera and the end buds both in the mouth and on the surface of the head and body.

2) The study of their minute structure and connections shows that the centers for the V, VIII, and lateral line components are intimately related morphologically. The close similarity of structure argues that they have had a common origin, and it is possible in *Acipenser* to trace the peculiar structures of the acusticum and cerebellum, notably the PURKINJE and granule cells, back to simpler elements such as exist in the dorsal horns of the cord. All these centers are intimately bound together and it is reasonable to conclude that they have been differentiated from a common fundament in primitive Vertebrates which was the direct cephalic continuation of the dorsal horn.

3) The V, VIII, and lateral line nerves all send a part of their root fibres to the nucleus funiculi. The VIII and lateral line fibres end in part in this nucleus and in part in a special nucleus mesial to it. This tract and its special nucleus are homologous with the spinal VIII tract and nucleus in man. The fact that the nucleus is only partially separated from the nucleus funiculi is additional evidence for the morphological unity of the dorsal horn and the acusticum.

4) The lobus lineae lateralis ("Lobus trigemini" of GORONOWITSCH) is shown by its structure to be an integral part of the acusticum.

5) The cerebellum has been developed from the cephalic end of the acusticum. The acusticum and cerebellar crest are to be compared directly with the granular and molecular layers of the cerebellum, respectively. The degree of development of the cerebellum is related to the activity of the animal. The correlation,

however, is not directly between the development of the cerebellum and the size of the limbs, as OSBORN ('88) has stated the case for the Amphibia. The degree of development of the cerebellum stands in relation with the activity of the animal because an active life demands a high degree of perfection of the organs of sight, hearing, and cutaneous sensation. The size and number of these organs are the factors which determine directly the size and complexity of the cerebellum.

6) The PURKINJE cells of the acusticum are connected, by cells of transitional character, with the ordinary large cells of the acusticum. Their peculiar dendrites have been developed in response to the need for making connections with the very numerous fine fibres of the cerebellar crest. The same cause has operated in the cerebellum where the development of the PURKINJE cells began earlier and has progressed farther.

7) The granule cells of the cerebellum are to be compared with the small cells in the dorsal horn of the cord which send their neurites into the dorsal tracts, where they divide into ascending and descending branches. The great number of these cells in the cerebellum is due to the need of coördination of impulses coming from many tracts. Those cells whose neurites pass backward in the cerebellar crest retain their primitive function of connecting successive segments.

8) The basket cells of the cerebellum are present in *Acipenser*. Some of them have spiny dendrites like those of the PURKINJE cells.

9) There is some evidence that a few neurites of PURKINJE cells run to the lower olive in *Acipenser*. A large bundle of fibres which are probably neurites of PURKINJE cells descend over the lateral surface of the medulla in the position of the pons of higher Vertebrates.

10) The lobus vagi is the center for components which serve "organic" or visceral sensory functions, including the fibres to the taste buds and end-buds. Apparently all the fibres of these components have essentially the same relations in the vagus lobe. The term "fasciculus communis system" may be applied to these components and their center in the medulla, in all Vertebrates. It is represented in the Mammalian brain by the fasciculus solitarius and the nuclei accompanying it. This system is completely isolated from the cutaneous sensory systems in the medulla and cord of all Vertebrates.

11) In Mammals (CAJAL) and fishes (HERRICK, JOHNSTON) the fasciculus communis is not confined to the medulla. In both these classes and probably in all Vertebrates there is a median nucleus in connection with the commissura infima Halleri and a cervical continuation of the fasciculus communis which seems to be constituted of direct root fibres of the VII, IX or X nerves. This cervical bundle is related to the central grey dorsal to the canalis centralis and its fibres probably end in relation with cells in the region corresponding to CLARKE'S column or the dorsal commissure in Mammals.

12) The lobus vagi is constituted of cells of the II type which receive the endings of the sensory fibres, and of cells which send their neurites into the secondary vagus tract.

13) The nucleus of the secondary vagus tract at the cephalic end of the medulla, besides giving rise to a commissure through the cerebellum, sends fibres ventrad which may either make connections with motor nuclei or run to some nucleus farther forward.

14) The tectum opticum is a primary optic center and a secondary center for cutaneous sense organs and the ear. The tectum contains cells of three main kinds. Two of these, the cells with short neurites and those whose neurites go out to the retina, are directly related to the optic tracts. The third receives secondary impulses both from the cells with short neurites and from the secondary acoustic and cutaneous sensory tracts. The cells of this third group send their neurites to other parts of the brain, lobi inferiores, cerebellum, or medulla. They are of various forms, but it is not known whether they can be divided into distinct classes according to the destinations of their neurites.

15) The torus longitudinalis is probably to be compared with typical parts of the tectum. The torus semicircularis also belongs to the tectum (secondary nucleus) and not to the central grey.

16) The fibre tracts leaving the tectum set up connections 1) directly with the motor nuclei of the medulla (and cord?), or indirectly by means of the commissure and tract cells; 2) with the cerebellum; and 3) with the lobi inferiores. The tracts to the lobi inferiores are made up in part of collaterals from the fibres of the tracts to the medulla.

17) The ganglia habenulae have in the main the same structure and relations as in other Vertebrates. I have described a new nucleus of ending for the bundles of MEYNERT, situated adjacent to

the central cavity in the base of the mid brain and cephalic part of the medulla. In the history of Vertebrates the habenular apparatus seems to have changed its functions. In primitive Vertebrates it served the parietal eye and the olfactory apparatus. In higher Vertebrates the parietal eye is no longer functional and in some Mammals the olfactory apparatus is reduced. In the higher forms the ganglion habenulae serves as part of certain indirect paths and possibly as an optic center (KÖLLIKER).

18) The epiphysis sends fibres to the ganglia habenulae in *Acipenser*, about an equal number going to each ganglion. Over the enlarged base of the epiphysis there is a commissure formed in part of fibres arising from the epithelial cells of this enlarged base of the epiphysis. These fibres join a longitudinal tract through the dorsal part of the thalamus and probably go to the nucleus anterior. Other fibres in the commissure end freely among the epithelial cells. The source of these fibres and the function of the epithelial cells are unknown.

19) The larger size of the right ganglion habenulae is due to a larger number of fibres of the tractus olfacto-habenularis ending in that ganglion.

20) The tractus thalamo-mammillaris arises in the nucleus anterior and ends in the corpus mammillare. The bundle of VICQ D'AZYR which comes as collateral fibres from the Haubenbündel and ends in the nucleus anterior (CAJAL, KÖLLIKER) in Mammals must be regarded as a recent development in higher Vertebrates.

21) The optic nerve crosses completely in the optic chiasma and ends in the tectum and in the nucleus anterior. No other thalamus nucleus receives optic fibres in *Acipenser*.

22) The nucleus ruber tegmenti sends its neurites in a direct tract to the cerebellum.

23) The tractus lobo-cerebellaris et bulbaris forms a large decussation behind the chiasma, not before described. The remainder of the decussation in this position is formed by the tractus tectolobaris (and tractus strio-tectalis?). The nomenclature of the decussation requires revision.

24) The saccus vasculosus probably forms part of a mechanism for secreting, or otherwise controlling the pressure of, the cerebrospinal fluid. It may affect the heart beat and blood pressure by way of the vagus.

25) The minute structure of the corpus striatum was completely described in my preliminary paper. The epistriatum serves both as an olfactory center and as a coördinating center for sensory tracts ascending from the hypothalamus. It transfers impulses by short neurites to the striatum. The striatum sends its fibres to the 'tween brain to make connections with descending or motor paths.

26) The olfactory area in *Acipenser* includes nuclei near the olfactory lobes and the nucleus taeniae in front of the chiasma. All these nuclei send fibres to the ganglia habenulae and the hypothalamus. These nuclei are not to be compared in any way with the cortex of higher forms.

27) There are found in *Acipenser* two sets of cells which seem to constitute the earliest representative of the cortex proper. One of these serves to connect the epistriata of the two sides by fibres through the anterior commissure. The other is found in the dorsal membraneous roof of the fore brain and probably corresponds to the dorsal or dorso-median cortex of Reptiles. The transformation of a membraneous pallium into a massive, nervous pallium which has recently been declared impossible is seen in actual progress in its early stages in *Acipenser*.

28) The olfactory commissure is in part fused with the anterior commissure but is in part separate.

29) The olfactory lobe contains, besides large and small mitral cells, several varieties of cells which have the same functions as the mitral cells. These are probably to be homologized with the granule cells of higher Vertebrates. There are in addition cells of the II type and cells like the cells of CAJAL in the cerebral cortex of Mammals, the function of which is unknown.

30) It is desirable that the brain should be described with reference to longitudinal zones in the manner attempted by BURCKHARDT ('94). Such a division into zones must rest, however, on the most complete possible knowledge of the minute structure and connections of all parts of the brain. Our knowledge is not yet full and accurate enough for this purpose. The treatment of the sensory centers in the medulla and their relations to the cord and cerebellum given in the present paper, may be regarded as a contribution to this end.

Morgantown, W. Va.,  
August 21, 1900.

### List of papers cited.

---

- '83. AHLBORN, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 39.
- '95. AICHEL, Zur Kenntniss des embryonalen Rückenmarks der Teleostier, in: *SB. Ges. Morph. Physiol. München*, V. 11.
- '89. ALLIS, The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*, in: *Journ. Morph.*, V. 2.
- '97. —, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*, in: *Journ. Morph.*, V. 12, No. 3.
- '87. AUERBACH, Ueber die Lobi optici der Fische, in: *Tagebl. 60. Vers. Deutsch. Naturf. Aerzte Wiesbaden, 1887, Heft 8.*
- '92. AYERS, Vertebrate cephalogenesis. II. A contribution to the morphology of the Vertebrate ear, with a reconsideration of its functions, in: *Journ. Morph.*, V. 6, No. 1—2.
- '84. BEARD, On the segmental sense organs of the lateral line and the morphology of the Vertebrate auditory organ, in: *Zool. Anz.*, Jg. 7.
- '85. BELLONCI, Intorno all'apparato olfattivo e olfattivo-ottico (nuclei rotondi FRITSCH) del cervello dei Teleostei, in: *Atti Accad. Lincei, Mem. Sci. fis., mat. e nat.*, V. 4, No. 1.
- '88. —, Die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 47.
- '93. BERDEZ, La cellule nerveuse et quelques recherches sur les cellules des hémisphères de la grenouille. These, Lausanne.
- '95. BERKELEY, The nerve elements of the pituitary gland, in: *Johns Hopkins Hosp. Rep.*, V. 4.
- '91. BURCKHARDT, Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 52, Heft 3.
- '92. —, Das Centralnervensystem von *Protopterus annectens*, Berlin 1892.
- '94. —, Der Bauplan der Wirbelthiergehirne, in: *Morph. Arb.*, V. 4, Heft 2.
- '95. —, Schlussbemerkung zu K. F. STUDNIČKA's Mittheilungen über das Fischgehirn, in: *Anat. Anz.*, V. 10, No. 6.
- '48. BUSCH, De Selachiorum et de Ganoideorum encephalo, Inaug.-Diss.
- '90. CAJAL, P. RAMON Y, Estructura del bulbo olfatorio de las aves, in: *Gaz. sanit. Barcelona*, Juli 1890.

- '91. CAJAL, P. RAMON Y, *El encephalo de los Reptiles*, *ibid.* Sept. 1891.
- '94. —, *Investigaciones micrográficas en el encéfalo de los Batráceos y Reptiles*, Zaragoza 1894.
- '90a. CAJAL, S. RAMON Y, *Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatorias*, in: *Gaceta sanit. Munic.*, 10 diciem. 1890.
- '90b. — (cited by KÖLLIKER, '96, p. 413), in: *Rivista trimestrale de Histologia*, 1890, No. 3—4.
- '91. —, *Sur la structure du lobe optique des oiseaux, etc.*, in: *Internat. Monatschr. Anat. Physiol.*, V. 8.
- '94. — (cited by KÖLLIKER, '96, p. 604, 615), in: *Anales Soc. espan. Hist. nat.*, (Ser. 2) V. 3.
- '95a. —, *Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encephalo*, Madrid 1894, and in: *Bibliogr. anat.*, 1895, No. 2.
- '95b. —, *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux etc.*, Paris 1895.
- '96. —, *Beitrag zum Studium der Medulla oblongata des Kleinhirns und des Ursprungs der Gehirnnerven*. Transl. by BRESLER, Leipzig.
- '93. CALLEJA, *La region olfatoria del cerebro en los modelos*, Madrid.
- '94. CHEVREL, *Recherches anatomiques sur le système nerveux grand sympathique de l'Esturgeon (Acipenser sturio)*, in: *Arch. Zool. experim.*, (ser. 3) V. 2, No. 2.
- '96a. COLE, *On the sensory and ampullary canals of Chimaera*, in: *Anat. Anz.*, V. 12, No. 7.
- '96b. —, *On the cranial nerves of Chimaera monstrosa LINN. with a discussion of the lateral line system and of the morphology of the membrana tympani*, in: *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, V. 38, No. 3.
- '98a. —, *Reflections on the cranial nerves and sense organs of fishes*, in: *Trans. Liverpool biol. Soc.*, V. 12.
- '98b. —, *Observations on the structure and morphology of the cranial nerves and lateral sense organs of fishes; with especial reference to the genus Gadus*, in: *Trans. Linn. Soc. London*, (ser. 2) Zool., V. 7, No. 5.
- '95. COLLINGE, *The sensory canal of fishes, I. Ganoids*, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, V. 36, No. 4.
- '96. —, *On the sensory and ampullary canals of Chimaera*, in: *Proc. zool. Soc. London*, 1896, Pt. 4.
- '92. CONIL, *Des résultats obtenus par la méthode de GOLGI appliquée à l'étude du bulbe olfactif*, in: *CR. Soc. biol. Paris*, 1892.
- '94. CRAMER, *Beiträge zur feineren Anatomie der Medulla oblongata und der Brücke etc.*, Jena 1894.
- '98. DE CYON, *Sur les fonctions de l'hypophyse cérébrale*, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, V. 126.
- '92a. DAVID, *Die Lobi inferiores des Teleostier- und Ganoidengehirns*, *Inaug.-Diss. Basel*, 1892.
- '92b. —, *On the histological structure of the brain of Petromyzon*, in: *Journ. comp. Neurol.*, V. 2.

- '83. DOHRN, Die Entstehung der Hypophysis bei *Petromyzon Planeri*, in: *Zool. Anz.*, Jg. 5; *Mitth. zool. Stat. Neapel*, V. 4, No. 1.
- '88. EDINGER, Untersuchung über die vergleichende Anatomie des Gehirns. 1. Das Vorderhirn, Frankfurt a. M., in: *Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M.*
- '92. —, Untersuchungen u. s. w. 2. Das Zwischenhirn, *ibid.* 1892.
- '96a. —, Untersuchungen u. s. w. 3. Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien, *ibid.* V. 19, No. 4.
- '96b. —, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, 5th ed. Leipzig, Vogel.
- '99. —, Untersuchungen u. s. w. Studien über das Zwischenhirn der Reptilien, in: *Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M.*
- '99a. EDINGER u. WALLENBERG, Untersuchungen über das Gehirn der Tauben, in: *Anat. Anz.*, V. 15, No. 14—15.
- '99b. — —, Bericht über die Leistungen auf dem Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems während der Jahre 1897 und 1898, in: *SCHMIDT's Jahrb.*, V. 252.
- '89. EWART, On the cranial nerves of Elasmobranch fishes, in: *Proc. Roy. Soc. London*, V. 45.
- '93. —, The lateral sense organs of Elasmobranchs. I. The sensory canals of *Laemargus*, in: *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, V. 37.
- '93. EWART and MITCHELL, The sensory canals of the common skate (*Raja batis*), *ibid.* V. 37.
- '97. EYLESHYMER and DAVIS, The early development of the epiphysis and paraphysis in *Amia*, in: *Journ. comp. Neurol.*, V. 7, No. 1.
- '95. FISH, The central nervous system of *Desmognathus fusca*, in: *Journ. Morph.*, V. 10.
- '99. FRITZ, Ueber die Structur des Chiasma nervorum opticum bei Amphibien, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 26, Heft 2.
- '87. FUSARI, Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirns der Teleostier, in: *Internat. Monatsschr. Anat.*, V. 4, No. 7—8.
- '88. GARMAN, On the lateral canal system of Selachia and Holocephala, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, V. 17, No. 2.
- '97. GAUPP, Anatomie des Frosches, Braunschweig.
- '71. GEGENBAUR, Ueber die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältniss zur "Wirbeltheorie" des Schädels, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 6.
- '75. GOLGI, Sulla fina struttura dei Bulbi olfattori, Reggio Emilia.
- '88. GORONOWITSCH, Das Gehirn und die Cranialnerven von *Acipenser ruthenus*, in: *Morph. Jahrb.*, V. 13, Heft 3.
- '96. —, Der Trigemino-Facialis-Complex von *Lota vulgaris*, in: *Festschr. GEGENBAUR*, V. 3.
- '98. HALLER, Vom Bau des Wirbelthiergehirns. I. Theil. *Salmo* und *Scyllium*, in *Morph. Jahrb.*, V. 26, Heft 3—4.
- '92. HELD, Die Endigungsweise der sensiblen Nerven im Gehirn, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Anat., 1892.
- '97. HERRICK, C. J., The cranial nerve components of Teleosts, in: *Anat. Anz.*, V. 13, No. 16.

- '98. HERRICK, C. J., The cranial and first spinal nerves of *Menidia*; a contribution upon the nerve components of bony fishes, in: *Journ. comp. Neurol.*, V. 9, No. 3—4.
- '91a. HERRICK, C. L., Contributions to the comparative morphology of the central nervous system. Topography and histology of the brain of certain Ganoid fishes, *ibid.* V. 1.
- '91b. —, Contributions etc. II. Studies on the brain of some American fresh water fishes, *ibid.* V. 1.
- '92. —, Additional notes on the Teleost brain, in: *Anat. Anz.*, V. 7.
- '91. —, and C. J., Contributions to the morphology of the brain of bony fishes. I. Siluridae, *ibid.* V. 1.
- '94. HILL, The epiphysis of Teleosts and *Amia*, in: *Journ. Morph.*, V. 9, No. 2.
- '90. HOLT, Observations on the development of the Teleostean brain, with especial reference to that of *Clupea harengus*, in: *Zool. Jahrb.*, V. 4, Heft 3, Anat.
- '97. HUBER, Lectures on the sympathetic system, in: *Journ. comp. Neurol.*, V. 7, No. 2.
- '99. —, Observations on the innervation of the intracranial vessels, *ibid.* V. 9, No. 1.
- '76. JACKSON and CLARKE, The brain and cranial nerves of *Echinorhinus spinosus*, in: *Journ. Anat. Physiol.*, V. 10.
- '98a. JOHNSTON, J. B., The olfactory lobes, fore brain, and habenular tracts of *Acipenser*, in: *Zool. Bull.*, V. 1, No. 5.
- '98b. —, Hind brain and cranial nerves of *Acipenser*, in: *Anat. Anz.*, V. 14, No. 22—23.
- '97. KINGSBURY, The structure and morphology of the oblongata in fishes, in: *Journ. comp. Neurol.*, V. 7, No. 1.
- '91. KÖLLKER, Ueber den feinem Bau des Bulbus olfactorius, in: *SB. phys.-med. Ges. Würzburg*, 19. Dec. 1891.
- '96. —, *Gewebelehre*, 6. Aufl., V. 2.
- '88. KÖPPEN, Zur Anatomie des Froschgehirns, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Anat., 1888.
- '93. v. KUPFFER, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Heft 1. Die Entwicklung des Kopfes von *Acipenser sturio*, an Medianschnitten untersucht. München u. Leipzig.
- '92. v. LENHOSSEK, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von *Pristiurusembryonen*, in: *Anat. Anz.*, V. 7, No. 16—17.
- '95. LEYDIG, Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische, in: *Zool. Jahrb.*, V. 8, Heft 1, Anat.
- '94. LÖWENTHAL, Lobe olfactif des Reptiles, in: *Journ. Anat. Physiol.*, 1892.
- '94. LUNDBORG, Die Entwicklung der Hypophysis und des Saccus vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien in: *Zool. Jahrb.*, V. 7, Anat.

- '81. MARSHALL, On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, (N. S.) V. 21.
- '81. MARSHALL and SPENCER, Observations on the cranial nerves of Scyllium, *ibid.* V. 21.
- '95. MARTIN, Contribution à l'étude de la structure interne de la moelle épinière chez la poule et chez le truite, in: *La Cellule*, V. 11.
- '97. MAYER, F., Das Centralnervensystem von Ammocoetes. I. Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn, in: *Anat. Anz.*, V. 13, No. 24.
- '81. MAYSER, Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 36.
- '95. MIRTO, Sulla fina anatomia del tetto ottico dei pesci teleostei e sull'origine reale del nervo ottico, in: *Riv. sperim. Freniatr.*, V. 21.
- '96. —, La terminazione centrale del nervo ottico dei Teleostei. In risposta alla nota d. R. FUSARI, in: *Riv. Patol. nerv. e ment.*, V. 1, 10.
- '95. MONTI, Sulla fina anatomia del bulbo olfactorio etc., Pavia 1895.
- '85. NANSEN, Forløbig Meddelelse om Uundersøgelse over Centralnervensystemets histologiske Bygning hos Ascidierne samt hos Myxine glutinosa, in: *Bergen Mus. Aarsber.*, f. 1885. Transl. in: *Ann. Mag. nat. Hist.*, (ser. 5) V. 18.
- '96. NEAL, A summary of studies on the segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias*, in: *Anat. Anz.*, V. 12, No. 17.
- '98. —, The segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias*, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, V. 31, No. 7.
- '95. NEUMAYER, Histologische Untersuchungen über den feineren Bau des Centralnervensystems von *Esox lucius* mit Berücksichtigung vergleichend-anatomischer und physiologischer Verhältnisse, in: *Arch. mikrosk. Anat. Entwickl.*, V. 44, Heft 3.
- '87. OSBORN, The origin of the corpus callosum, a contribution on the cerebral commissures of the Vertebrata, in: *Morph. Jahrb.*, V. 12.
- '88. —, A contribution to the internal structure of the Amphibian brain, in: *Journ. Morph.*, V. 2, No. 1.
- '95. PAWLOWSKY, Sur la structure de la moelle épinière de l'Esturgeon (Sterlet), in: *CR. Soc. biol. Paris.*, V. 2, No. 23.
- '95. PINKUS, Die Hirnnerven des Protopterus annectens, in: *Morph. Arbeit.*, V. 4, Heft 2.
- '92. POLLARD, The lateral line system in Siluroids, in: *Zool. Jahrb.* V. 2, Anat.
- '82. RABL-RÜCKHARD, Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Anat., 1882.
- '83. —, Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde, *ibid.*, 1883.
- '87. —, Zur onto- und phylogenetischen Entwicklung des Torus longitudinalis im Mittelhirn der Knochenfische, in: *Anat. Anz.*, V. 2, No. 17.

- '93a. RABL-RÜCKHARD, Der Lobus olfactorius impar der Selachier, *ibid.* V. 8, No. 21—22.
- '93b. —, Das Vorderhirn der Cranioten. Eine Antwort an F. K. STUDNIČKA, *ibid.* V. 9, No. 17.
- '94. —, Noch ein Wort an Herrn STUDNIČKA, *ibid.* V. 10, No. 7.
- '92. RETZIUS, Die Endigungsweise der Riechnerven, in: *Biol. Unters.*, (N. F.) V. 3.
- '95. —, Ueber den Bau des Rückenmarkes der Selachier, *ibid.* (N. F.) V. 7.
- '93. SALA, Ueber den Ursprung des Nervus acusticus, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 42.
- '95. —, Sur la fine structure de Torus longitudinalis dans le cerveau des Téléostéens, in: *Arch. ital. Biol.*, V. 24, No. 1.
- '96. SAUERBECK, Beiträge zur Kenntniss vom feineren Bau des Selachierhirns, in: *Anat. Anz.*, V. 12, No. 2.
- '81. SCHNEIDER, H., Ueber die Augenmuskelnerven der Ganoiden, in *Jena. Z. Naturw.*, (N. F.) V. 15, Heft 2.
- '93. SCHAPER, Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier, in: *Anat. Anz.*, V. 8.
- '94a. —, Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier, *ibid.* V. 9, No. 16.
- '94b. —, Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier, in: *Morph. Jahrb.*, V. 21, Heft 4.
- '98. —, The finer structure of the Selachian cerebellum (*Mustelus vulgaris*) as shown by chrome-silver preparations, in: *Journ. comp. Neurol.*, V. 8, No. 1—2.
- '99. —, Zur Histologie des Kleinhirns der Petromyzonten, in *Anat. Anz.*, V. 16, No. 17—18.
- '43. STANNIUS, Ueber den Bau des Gehirns des Störs, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1843.
- '49. —, Das peripherische Nervensystem der Fische, anatomisch und physiologisch untersucht, Rostock.
- '86. STEINER, Ueber das Gehirn der Knochenfische, in: *SB. Akad. Wiss. Berlin*, 1886, Heft 2.
- '90. STRONG, The structure and homologies of the cranial nerves of the Amphibia as determined by their peripheral distribution and internal origin, in: *Zool. Anz.*, No. 348.
- '92. —, The structure and homologies of the cranial nerves of the Amphibia as determined by their peripheral distribution and internal origin, in: *Anat. Anz.*, V. 7, No. 15.
- '95. —, The cranial nerves of the Amphibia. A contribution to the morphology of the Vertebrate nervous system, in: *Journ. Morph.*, V. 10, No. 1.
- '98. —, Review of JOHNSTON on the cranial nerves of the Sturgeon, in: *Journ. comp. Neurol.*, V. 8, No. 3.
- '93. STUDNIČKA, Zur Lösung einiger Fragen aus der Morphologie des Vorderhirns der Cranioten, in: *Anat. Anz.*, V. 9, No. 10.

- '94. STUDNIČKA, Zur Geschichte des "Cortex cerebri", in: Verh. anat. Ges. 8. Vers. Strassburg.
- '95a. —, Eine Antwort auf die Bemerkungen R. BURCKHARDT's zu meiner vorläufigen Mittheilung über das Vorderhirn der Cranioten, in: Anat. Anz., V. 9, No. 22.
- '95. —, Bemerkungen zu dem Aufsätze: "Das Vorderhirn der Cranioten" von RABL-RÜCKHARD, *ibid.* V. 10, No. 3—4.
- '95. —, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Vorderhirns der Cranioten, in: SB. Böhm. Ges. Wiss., Math.-naturw. Cl.
- '96. —, Beiträge u. s. w., 2. Abtheilung, *ibid.*
- '85. TARTUFERI, Sull'anatomia minuta delle eminenze bigemine anteriori dell'uomo, Milano 1885.
- '99. THORNDIKE, A note on the psychology of fishes, in: Amer. Naturalist, V. 33.
- '92. VAN GEUCHTEN, La structure des lobes optiques chez l'embryon du poulet, in: La Cellule, V. 8.
- '94. —, Contribution à l'étude du système nerveux des Téléostéens, *ibid.* V. 10, No. 2.
- '97. —, Anatomie du système nerveux de l'homme, Louvain.
- '90. VAN GEUCHTEN et MARTIN, Le bulbe olfactif chez quelques Mammifères, in: La Cellule, V. 7.
- '82. VAN WIJHE, Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus, in: Niederl. Arch. Zool., V. 3.
- '97. VERATTI, Ueber einige Structureigenthümlichkeiten der Hirnrinde bei den Säugethieren, in: Anat. Anz., V. 13, No. 14.
- '87. WALDSCHMIDT, Beitrag zur Anatomie des Centralnervensystems und des Geruchsorgans von Polypterus bichir, *ibid.* V. 2, No. 11.
- '96. WALLENBERG, Die secundäre Bahn des sensiblen Trigemini, *ibid.* V. 12.
- '84. WRIGHT, On the nervous system and sense organs of Amiurus, in: Proc. Canad. Inst., Toronto, (N. S.) V. 2, No. 3.
-

### Explanation of the Text-figures.

Fig. A. Transverse section of medulla through the lower olive.

Fig. B. Frontal sections through the dorsal part of the cord in the region of the cervical bundle. The section represented in **A** passes through the caudal part of the commissura infima Halleri (*com. inf. H*), that represented in **E** is about 3 mm farther caudad. Both median and lateral bundles disappear about  $3\frac{1}{2}$  mm caudal to the commissure. *c. b* cervical bundle; *c. b. l* lateral bundles; *c. b. m* median bundle; *c. c* canalis centralis; *f. d* funiculus dorsalis; *r. s* reticular substance surrounding the cavity; *s. g* substantia gelatinosa of the dorsal horn.

Fig. C. Lobus vagi. Short neurite of a cell whose body lies in an adjacent section. The curved line represents the inner surface of the lobe. Frontal section.

Fig. D. Section inclined forward at an angle of about 45 degrees, passing through the ventral root of the VII nerve (*VII. v*), the dorsal root of the V (*V. d*), the secondary vagus nucleus (*sec. v. n*) and its commissures (*sec. v. coms*), and the tectum. The most anterior of the four secondary vagus commissures is small and lies dorsal to the others; *cer* body of cerebellum; *com. tr. l-c* commissure of the tractus lobo-cerebellaris.

Fig. E. Horizontal section through the cerebellum and tectum, showing the tractus tecto-cerebellaris I and II. *cer* body, *l. l* lateral lobe, *valv* valvula of cerebellum; *tect* tectum opticum; *y* bundle *y* from base of mid brain to valvula; *IV. n* the fourth nerve. Two cells with short neurites are shown.

Fig. F. Horizontal section through the tectum combined from numerous sections. The types of cells are lettered as in the text. *dec. d* dorsal decussation; *nuc. magn* nucleus magnocellularis; *tr. op* tractus opticus fibres. *a* part of a frontal section of the tectum, showing the torus semicircularis Halleri (*torus s. H*). Compare with Phot. 18. *bdl. y* bundle *y* to valvula; *tr. t-cer* tractus tecto-cerebellaris; *tr. tecto-bulb* and *tr. b-tect* tracts to and from the medulla among which the neurites of cells in the torus semicircularis run.

Fig. G. Tectum opticum. Cell of the II type.

Fig. H. Frontal section of the base of the mid brain through the decussation of the bundles of MEYNERT (*dec. b. M*). *ac. arc* arcuate fibres from the acusticum; *bdl. x* bundle of fine fibres from the medulla which decussates with MEYNERT's bundles and ends in the same nucleus; *c. ans* commissura ansulata; *nuc. b. M* end-nucleus of the bundles of MEYNERT.

Fig. J. Horizontal section through cephalic part of tectum and the base of the epiphysis. *a* epithelium of the base of the epiphysis on a larger scale (inverted in relation to the main figure); *dec. d* dorsal decussation; *ep. c* epiphysial commissure; *ep. s* epiphysial sac or enlarged

basal part of epiphysis; *b.M* bundles of MEYNERT just as they leave the ganglia habenulae (*g.hab*).

Fig. K. Sagittal section of the dorsal part of the 'tween brain. *b.M* bundle of MEYNERT; *c.long.bdl* common longitudinal bundle; *c.p* commissura posterior; *c.sup* commissura superior or habenularis; *dec.d* dorsal decussation; *d.sac* dorsal sac; *ep.c* epiphysial commissure; *ep.s* epiphysial sac; *f.b.ven* fore brain ventricle; *g.hab* ganglion habenulae; *gld.p* pineal stalk; *n.ant* nucleus anterior; *nuc.praet* nucleus praetectalis; *pl.ch* plexus choroideus, separating the cavity of the dorsal sac from the fore brain ventricle; *tr.olf-hab* tractus olfacto-habenularis; *tr.thal-mam* tractus thalamo-mammillaris.

Fig. L. Epithelium of the saccus vasculosus. *bl.c* blood corpuscles in the blood spaces of the connective tissue layer; *c.c* ciliated cells; *n.bdl* bundle of nerve fibres; *n.f* nerve fibres from the bases of the ciliated cells; *s.c* supporting cells.

Fig. M. Schemes of the elements of the commissura ansulata, **A** in sagittal section, **B** in frontal section. In **A** the position of the arabic numerals indicates the relative position of the various bundles. *1* fibres from commissural cells; *2* tractus tecto-lobaris; *3* tractus tecto-bulbaris; *4* tractus bulbo-tectalis; *5* fibres from the cells of the end-nucleus of MEYNERT's bundles; *6* arcuate fibres from the acusticum; *7* fibres from the Acusticuszellen of GORONOWITSCH; *8* decussation of MEYNERT's bundles.

Fig. N. Horizontal section of the nucleus taeniae. *op.n* optic tract in lateral wall of thalamus; *rec.pop* recessus praeopticus.

Fig. O. Horizontal section of the lateral wall of the olfactory lobe. *f.b* fore brain; *C* cell of CAJAL; *f.olf* olfactory fibres; *g* granule cell; *gl* glomeruli; *m* mitral cell; *s.m* small mitral cell; *sp* spindle cell; *st* stellate cell of the granular zone; *st.gl* stellate cell of the glomerular zone; **II** cell of the **II** type.

Fig. P. Olfactory lobe. **A** stellate cell of the superficial zone.

Fig. Q. Olfactory lobe. **A** spindle cell (*sp*) and two granule cells (*g*). *gl* glomeruli formed in part by dendrites of these cells.

Fig. R. Olfactory lobe. Two cells in the glomerular zone, the upper one of which seems to have a short neurite. From adult fish.

Fig. S. Details of olfactory fibre endings. Camera.

Fig. T. Four olfactory glomeruli, camera drawing. *f.olf* olfactory fibre; *gli* a glia fibre. From adult fish.

Fig. U. Olfactory lobe. **A** typical glomerulus, consisting of a mitral cell dendrite (*m*) and of several dendrites of other cells (*d*). *f.olf* olfactory fibres ending in the glomerulus. From adult fish.

Fig. V. Horizontal section of the vagus lobe in a *Catostomus* embryo. *c.b* cervical bundle; *c.inf.H* commissura infima Halleri; *c.g* central grey matter; *L.v* lobus vagi.

Fig. W. Medulla of frog. **A** and **B** sections through the commissura infima Halleri (*c.inf.H*). **C** and **D** sections through the fasciculus communis (*f.c*) farther forward. *c.c* canalis centralis; *IV* fourth ventricle; *d.h* dorsal horn.

## Description of Plates.

Plates 2—13.

The arrangement of the photographs in Plates 2—12 is determined in part by the relative intensity of the negatives, those of equal intensity being grouped together for purposes of reproduction. In all cases where not otherwise noted, the dorsal border of the photograph in frontal and sagittal sections and the cephalic border in horizontal sections is placed uppermost on the plate.

### Abbreviations.

- ac* tuberculum acusticum  
*ac.c* large cells in tuberculum acusticum  
*bdl. Mey.* or *b. M.* bundle of MEYNERT  
*bdl. x* bundle of fine fibres running forward in the medulla near the mid-ventral line to decussate with the bundle of MEYNERT and end in the same nucleus  
*bdl. y* bundle from the base of the mid brain to the dorsal portion of the valvula  
*c. a* commissura anterior  
*c. c* cerebellar crest  
*c. mam* corpus mammillare  
*c. p* commissura posterior  
*cereb* cerebellum  
*ch* chiasma of the optic nerve  
*com. c* commissural cells in medulla  
*com. inf. H.* commissura infima Halleri  
*d* dorsal roots of cranial nerves  
*dec. pop* decussatio postoptica  
*d. s* dorsal sac or paraphysis  
*epistr* epistriatum  
*f* fimbria; decussation of granule neurites in dorso-caudal part of cerebellum, going to form cerebellar crest

- f.l.p* fasciculus longitudinalis posterior  
*gld.p* glandula pinealis  
*gr.l* granular layer of cerebellum  
*hyp* hypophysis  
*int.arc* internal arcuate fibres  
*k* keel of body of cerebellum and valvula  
*l.inf* lobus inferior  
*l.l.l* lobus lineae lateralis (Lobus trigemini of GORONOWITSCH)  
*l.v* lobus vagi  
*M.f* MAUTHNER's fibre  
*mol.l* molecular layer of the cerebellum  
*n.l.l.VII* the lateral line VII nerve, whose two roots enter the acousticum and the lobus lineae lateralis respectively  
*n.l.l.X* the lateral line nerve  
*nuc.funic.et trig.sp* the common nucleus of the spinal V tract and the dorsal funiculi of the cord  
*nuc.magnocel* nucleus magnocellularis in the cephalic part of the tectum  
*nuc.postolf.dors.lat* and *ven* dorsal, lateral and ventral groups of cells in the cephalic part of the olfactory area  
*nuc.rub* nucleus ruber tegmenti  
*nuc.sec.v.tr* end-nucleus of the secondary vagus tract; "Rindenknoten".  
*nuc.thaen* nucleus taeniae  
*nuc.tr.sac-thal* end-nucleus in the thalamus of the tract of fibres coming from the epithelial cells of the saccus  
*o* lower olive  
*Pa* PURKINJE cells situated in the acousticum  
*sec.v.com* commissures of the secondary vagus nuclei through the cerebellum  
*sec.v.nuc* end-nucleus of secondary vagus tract; "Rindenknoten"  
*sec.v.tr* secondary vagus tract  
*sp.V* spinal V tract  
*str* corpus striatum  
*t.semicirc* torus semicircularis Halleri  
*t.l* torus longitudinalis Halleri  
*tect* tectum opticum  
*tr.bulb-tect.c* and *r* tractus bulbo-tectalis cruciatus and rectus; made up of internal arcuate fibres from the acousticum etc.  
*tr.lobo-bulb.et cereb.c.et r* tractus lobo-bulbaris et cerebellaris cruciatus et rectus; a large complex tract made up of both crossed and direct tracts from the lobus inferior to the cerebellum and to the medulla  
*tr.mam.bulb* tractus mammillo-bulbaris  
*tr.olf* tractus olfactorius  
*tr.olf.hab* tractus olfacto-habenularis  
*tr.op* tractus opticus  
*tr.pin* tractus pinealis, fibres in the pineal stalk running to the ganglia habenulae

- tr. sac-thal* tractus sacco-thalamicus, consisting of fibres from the epithelial cells of the saccus
- tr. strio-thal* tractus strio-thalamicus; *asc* ascending portion; *desc* descending portion; *ven* ventral bundle, composed of both ascending and descending fibres
- tr. thal-mam* tractus thalamo-mammillaris
- tr. thal-sac* tractus thalamo-saccus; consisting of fibres from the region of the corpus geniculatum to end freely in the saccus epithelium.
- tr. tect-bulb. c* and *r* tractus tecto-bulbaris cruciatus et rectus
- tr. tect-cereb. I* and *II* the two portions of the tractus tecto-cerebellaris
- tr. tect-lob. c* and *r* tractus tecto-lobaris cruciatus and rectus
- tr. tect. str. ?* tractus tecto-striaticus (or tractus strio-tectalis); "Mantelbündel"
- v* ventral roots of cranial nerves
- v. med. a* velum medullare anterius.

## Plate 2.

Phot. 1. Brain of fish  $1\frac{1}{3}$  meters long, in cartilage. Left side exposed by cutting away cartilage and removing the greater part of the packing tissue. The left half of the choroid plexus of the IV ventricle is removed. The VI nerve was pulled away in preparation, owing to the extreme delicacy of its rootlets. Photographed out of water, in consequence of which numerous points of high light appear.  $\times 1$ .

Phot. 2. Brain of another fish  $1\frac{1}{2}$  meters long, median hemisection. Cartilage undisturbed immediately dorso-cephalad from the tip of the pineal gland. Under water.  $\times 1$ .

Phot. 3. Same preparation  $\times 3$ , to show detail of interior surface.

## Plate 3.

Phot. 4. Lateral aspect of same brain as in Phot. 1, all choroid plexuses removed. Under water.  $\times 2$ .

Phot. 5. Same brain, dorsal aspect, with choroid plexus of IV ventricle and roof of dorsal sack removed. The lobus inferior and saccus vasculosus appear on the left side, but were covered by cartilage on the right. The same is true of the V, VII and VIII nerves. Roof of fore brain torn. Under water.  $\times 2$ .

Phot. 6. Same brain with choroid plexus of fore and 'tween brains removed. Under water.  $\times 2$ .

Phot. 7. Same brain, with cerebellum and tectum removed by cutting through crura and side walls of mid brain. Internal surface of mid brain and cerebellum. Under water.  $\times 2$ .

## Plate 4—7.

Photographs 8 to 28 inclusive are from a series of transverse sections of the brain of a fish about 30 cm in length. Haematoxylin. Topographical relations and some of the results of the study of GOLGI sections are shown in the accompanying drawings. All sections magnified 20 diameters.

Phot. 8. Through one of the caudal rootlets of the X nerve, and the caudal extremity of the cerebellar crest.

Phot. 9. Through the dorsal root of the IX nerve.

Phot. 10. Just in front of IX, and through the most caudal extremity of the lobus lineae lateralis.

Phot. 11. Through the nervus lineae lateralis, Xth portion.

Phot. 12. Through dorsal and ventral portions of the nervus lineae lateralis VII, and the VIII nerve. Anterior extremity of lobus vagi.

Phot. 13. Through dorsal and ventral roots of the VII nerve proper, and the anterior edge of the nervus lineae lateralis VII.

Phot. 14. Through the dorsal and ventral roots of the V nerve.

Phot. 15. Through the lateral lobes of the cerebellum, the nucleus of the secondary vagus tract, and the caudal part of the decussation of the bundles of MEYNERT.

Phot. 16. Through the cephalic part of the lateral lobes of the cerebellum and the caudal border of the tectum.

Phot. 17. Through the valvula and tectum at the entrance of the tractus tecto-cerebellaris into the cerebellum.

Phot. 18. Through the cephalic border of the bridge connecting the wall of the mid brain with the cerebellum. The saccus appears also in the sections from which Photos. 15, 16 and 17 were taken, but was not included in the photographs.

Phot. 19. Through corpus mammillare and caudal part of the hypophysis, showing saccus-tubes penetrating into the hypophysis.

Phot. 20. Through cephalic part of corpus mammillare. Lateral parts of the cavity of corpus mammillare disappearing.

Phot. 21. Through caudal part of lobi inferiores. First appearance of the lateral extensions of cavity.

Phot. 22. Through lobi inferiores and commissura posterior.

Phot. 23. Through chiasma and the caudal part of epistriatum.

Phot. 24. Through nucleus taeniae and corpus striatum.

Phot. 25. Through commissura anterior.

Phot. 26. Through fore brain in front of commissura anterior.

Phot. 27. Through fore brain at junction with olfactory lobes.

Phot. 28. Through lobi olfactorii. Dorsal surface turned toward the left.

## Plate 8.

Phot. 29, 30 and 31. Three consecutive sagittal sections through the commissura infima Halleri, section 31 being in the median plane. Fine fibres are traced to the commissure from the vagus lobe on the right. At the left are seen the coarse fibres of the more laterally situated spinal V tract. The few fibres seen in section 31 passing caudally from the commissure belong to the cervical bundle.  $\times 60$ .

Phot. 32. Lobus vagi. Cell of II type.  $\times 120$ .

Phot. 33. Lobus vagi. Cell with endings of IX fibres.  $\times 137$ .

Phot. 34. Valvula. Cell II type.  $\times 120$ .

Phot. 35. Valvula. Cell of "acusticum type"  $\times 120$ .

Phot. 36. Acusticum, cerebellar crest above. PURKINJE transitional and acusticum cells. Entrance of root fibres of VIII.  $\times 120$ .

Phot. 37. Acusticum, cerebellar crest above. PURKINJE cell.  $\times 120$ .

Phot. 38. Acusticum, cerebellar crest above. PURKINJE cells.  $\times 120$ . Dorsal border turned toward the left on the plate.

Phot. 39. Body of cerebellum. Cell II type with PURKINJE dendrites.  $\times 120$ .

Phot. 40. Lateral lobes of cerebellum. PURKINJE cells.  $\times 60$ .

Phot. 41. Lateral lobes of cerebellum. PURKINJE cell.  $\times 120$ .

## Plate 9.

Phot. 42, 43 and 44. Three examples of PURKINJE cells with varicose or moniliform dendrites, from cephalic part of valvula.  $\times 120$ .

Phot. 45. Acusticum, cerebellar crest above. PURKINJE cells.  $\times 83$ .

Phot. 46. Base of mid brain. Part of decussation of fine fibres of the bundles of MEYNERT, together with a few fibres belonging to the commissura ansiformis.  $\times 83$ .

Phot. 47. Tectum. To the right, a cell of the torus longitudinalis showing neurite entering middle fibre zone. To the left, a cell of type A or B.  $\times 120$ .

Phot. 48. Tectum. Cell of torus longitudinalis.  $\times 120$ .

Phot. 49. Tectum. Cell of type D, middle zone.  $\times 120$ .

Phot. 50. Tectum. Cell of II type (type A of text). Branching of short neurite outside of fibre zone. Cell body not present.  $\times 120$ .

Phot. 51. Tectum. Cell of II type (type A). Simpler branching of the neurite in outer part of middle fibre zone.  $\times 120$ .

Phot. 52. Tectum. Cell of type D.  $\times 120$ .

Phot. 53. Tectum. Cell of type B.  $\times 120$ .

## Plate 10.

Phot. 54 and 55. Two consecutive horizontal sections through the base of the midbrain, section 55 being more ventral. Decussation of bundles of MEYNERT and commissura ansulata. Phot. 54,  $\times 30$ ; Phot. 55,  $\times 45$ .

Phot. 56. Sagittal section through caudal part of hypophysis, showing fibres supplied to saccus-tubes penetrating this part of hypophysis.  $\times 60$ .

Phot. 57. Tectum. Cell of type D.  $\times 120$ .

Phot. 58. Similar to Phot. 56. In both the cephalic border is toward the right.  $\times 60$ .

Phot. 59. Cell of lobus inferior. Dendrites with spines.  $\times 120$ .

Phot. 60. Cells of cephalic part of corpus mammillare.  $\times 90$ .

Phot. 61. Detail of fibre endings in saccus epithelium.  $\times 120$ .

Phot. 62. Similar to Phot. 56, but from a different brain, showing detail of endings.  $\times 120$ .

Phot. 63 and 64. Frontal sections through mid-ventral part of lobi inferiores. Described in the text as part of the corpus mammillare.  $\times 60$ . (Phot. 60 is through the same region.)

Phot. 65. Cell of lobus inferior. Neurite increases rapidly in thickness.  $\times 120$ .

Phot. 66. Fore brain. Cell of "cortex". Lateral surface of brain to the left, neurite descending parallel with surface.  $\times 120$ .

Phot. 67. Right ganglion of habenula, frontal section. Fine and coarse fibres of the bundle of MEYNERT in separate bundles.  $\times 60$ .

## Plate 11.

Phot. 68. Left ganglion of habenula, frontal section. Cells of origin of bundle of MEYNERT. Section adjacent to that of Phot. 67.  $\times 120$ .

Phot. 69 and 70. Cells of lobus inferior. Neurites with collaterals.  $\times 120$ .

Phot. 71. Fore brain. Cell probably belonging to nucleus post-olfactorius medialis, whose neurite runs for a considerable distance toward the olfactory lobe and then bends back on itself.  $\times 120$ .

Phot. 72. Lobus olfactorius. Cell of CAJAL.  $\times 86$ .

Phot. 73. Fore brain. Frontal section of mid-ventral region immediately in front of commissura anterior. Cells similar to those of the nucleus taeniae.  $\times 120$ .

Phot. 74. Fore brain. Cells of nucleus postolfactorius dorsalis.  $\times 120$ .

Phot. 75. Fore brain. Cell of epistriatum.  $\times 120$ .

Phot. 76. Two cells of epistriatum with neurites, showing how closely these cells are placed. Frontal section.  $\times 120$ .

#### Plate 12.

Phot. 77. Cell of epistriatum in horizontal section, showing dendrites spreading parallel with inner surface of epistriatum.  $\times 120$ .

Phot. 78. Motor or cortical cells at extreme dorso-lateral angle of epistriatum. Lateral surface at right border of photograph.  $\times 120$ .

Phot. 79. Cell of epistriatum. Branching of neurite. Frontal section.  $\times 120$ .

Phot. 80. Cell of epistriatum among fine fibre endings.  $\times 120$ .

Phot. 81. Lobus olfactorius. Spindle cell of granular zone, showing dendrites forming glomeruli.  $\times 120$ .

Phot. 82. Lobus olfactorius. Stellate cell of granular zone whose dendrite forms a large glomerulus.  $\times 120$ .

Phot. 83. Lobus olfactorius. Group of glomeruli borne by mitral cells whose bodies lie in adjacent sections.  $\times 150$ .

Phot. 84. Lobus olfactorius. Cell of CAJAL.  $\times 120$ .

#### Plate 13.

Scheme of fibre tracts in the brain of a fish 30 cm in length. The outline is drawn to scale at a magnification of 10 diameters, following Phot. 4. I have not aimed at great accuracy in representing the fibre tracts, since this would be impossible owing to the small space in which so many tracts must be shown. Several of the minor tracts could not be shown, and such omissions are noted in the text. The text also contains descriptions of the plate in connection with the various tracts.

In the color scheme I have regarded the reflex arc as consisting of a chain of several links. For these links I have used the colors of the spectrum, representing the sensory nerve roots by blue and the motor roots by red. Central sensory tracts of the first and second order are represented by green and yellow respectively. Descending tracts which carry impulses to the motor nuclei are shown in orange. Between the central sensory or ascending, and the central motor or descending tracts there are a variable number of links in the reflex chain. Some of these are merely connecting links, as is probably the ascending portion of the tractus strio-thalamicus. Others are commissural tracts, connecting similar nuclei of the two sides. Others may be called coördinating tracts, serving to carry impulses in indirect paths to the motor nuclei, e. g. the tractus tecto-lobaris. All these connecting, commissural, and coördinating tracts, so far as represented, are drawn in sepia. The cerebellar part of the tractus lobo-bulbaris

et cerebellaris might properly have been shown in this color, since it belongs to a more indirect descending path than that constituted by the bulbar part of the same complex tract. There are other cases in which it is difficult to decide how the fibres of given tracts should be classified, e. g. the descending portions of the tractus strio-thalamicus. In spite of these uncertainties it is believed that the color scheme adopted serves as a valuable adjunct to the description, and that the attempt to classify the tracts according to this plan will aid in the study of the morphology and physiology of the brain.

---

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Ontogenese eines niedern Säugergehirns nach Untersuchungen an *Erinaceus europaeus*.

Von

**Gösta Grönberg.**

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.)

Hierzu Tafel 14—19 und 18 Textfiguren.

## Einleitung.

Es ist selbstverständlich, dass ein morphologisch so vielgestaltetes und physiologisch so bedeutsames Organ wie das Gehirn schon frühzeitig die Aufmerksamkeit auch der Embryologen auf sich gezogen hat. Die Entwicklung des Säugethiergehirns ist deshalb Gegenstand vieler Untersuchungen im Anfang und in der Mitte des 19. Jahrhunderts gewesen.

Durch Verknüpfung der Resultate dieser Forschungen mit eigenen Beobachtungen hat uns MIHALKOWICS in seiner 1877 erschienenen classischen Arbeit, „Entwicklungsgeschichte des Gehirns“, ein scharf contourirtes Bild der Ontogenese des Säugerhirns gegeben. Er hat also eine musterhafte Monographie geliefert, und seine Arbeit kann mit Recht als epochemachend bezeichnet werden.

Der, welcher während der zwei letzten Decennien sich die grössten Verdienste um die Kenntniss der Gehirnentwicklung der Säuger erworben hat, ist W. HIS, der durch seine bekannten Studien über diese Entwicklungsvorgänge bei Menschenembryonen manche wichtige That- sachen entdeckt und viele vorher dunkle Verhältnisse klargelegt hat. Durch diese seine Untersuchungen ist die Hirnentwicklung beim Menschen besser bekannt geworden als bei irgend einem andern Säuge- thier. Nun sind aber Menschenembryonen als Material grundlegender, vergleichend entwicklungsgeschichtlicher Studien sehr ungeeignet. Das Menschengehirn ist ja ein in so extremer Richtung ausgebildetes Organ, dass seine Entwicklung wohl schwerlich bei vergleichend ent- wicklungsgeschichtlichen Studien als Ausgangspunkt benutzt werden kann. Wenn sich nämlich im Allgemeinen der Mensch in Folge seiner hohen Differenzirung als ein ungeeignetes Ausgangsmaterial bei ver- gleichenden Studien erwiesen hat, so gilt dies ganz besonders bei Ge-

hirnstudien. Ausserdem ist es bekanntlich sehr schwer, meistens sogar unmöglich, tadellos conservirte menschliche Embryonen zu erhalten. Es entstehen daher leicht in den Präparaten Kunstproducte, Schrumpfungerscheinungen u. dgl., weshalb man bei Beurtheilung der an Menschenembryonen gewonnenen Resultate eine ganz besondere Kritik auszuüben hat und oft nur durch Vergleichung mit den Verhältnissen bei andern Formen Natur- von Kunstproducten unterscheiden kann.

Es darf deshalb als ein morphologisches Desideratum betrachtet werden, ein zusammenhängendes Bild der Entwicklungsvorgänge des Gehirns eines niedern Säugers zu gewinnen, und zwar theils um die morphologischen Beziehungen des Säugethierhirns zum Gehirn niederer Vertebraten, speciell der Reptilien zu beleuchten, theils um einen Ausgangspunkt für die Beurtheilung der weitem Differenzirungen des Gehirns bei den Säugethieren zu erhalten. Es gilt dabei somit, nicht nur einige einzelne Stadien oder einen Theil des Gehirns zu studiren, sondern man muss die Entwicklung des ganzen Gehirns in möglichst vielen Stadien verfolgen.

Nun könnte man einwenden, dass eine solche Untersuchung in der Arbeit LÖWE's vorliege. Schon im Jahr 1880 gab nämlich dieser Verf. eine Darstellung der Hirnentwicklung beim Kaninchen. Der wirkliche Werth dieser Arbeit steht indessen in keinem Verhältniss zu ihrem Umfang und ihrer anspruchsvollen äussern Erscheinung. Sie hat auch unsere Auffassung von dem Gehirn und seiner Entwicklung nur wenig beeinflusst, und nur selten findet man in der Literatur die Arbeit LÖWE's anders als beiläufig citirt. Viele seiner Schlussfolgerungen, ja sogar einige von ihm mitgetheilte rein empirische Befunde sind so eigenthümlich und in Widerspruch mit dem, was man durch andere Forscher kennt, dass ich es im Folgenden nicht für nöthig gehalten habe, jedes Mal, wenn ich zu andern Resultaten als LÖWE gekommen bin, dies hervorzuheben. Sonst würde ja, bei der relativ niedrigen Stellung des Kaninchens, eine Vergleichung meiner Befunde an Igel-embryonen mit denjenigen LÖWE's nahe liegen. Aber wozu kann es dienen, mehr als 20 Jahre alte Irrthümer ans Licht zu ziehen, wenn sie die allgemeine Auffassung hirnentwicklungsgeschichtlicher Fragen nicht beeinflusst haben?

Eine Untersuchung, welche das Gehirn eines niedern Säugethiers entwicklungsgeschichtlich behandelt, ist die von G. E. SMITH über das embryonale Gehirn des *Ornithorynchus*. Diese Arbeit liefert jedoch bei dem beschränkten Material — der Verfasser hatte nur ein Stadium zur Verfügung — ein sehr unvollständiges Bild der fraglichen Hirnentwicklung.

Aus solchen Ueberlegungen entsprang bei mir der Entschluss, die Ontogenese des Igelgehirns zu verfolgen, da von allen für diesen Zweck erhältlichen Säugern *Erinaceus* unbedingt theoretisch und praktisch die günstigsten Aussichten darbietet.

Die niedrige Stellung des Igels ist von vielen Forschern betont worden. So sagt HUXLEY<sup>1)</sup>:

„It is a fact, curiously in accordance with what might be expected on evolutionary principles, that while the existing members of the Prototheria and the Metatheria are all extremely modified, there are certain forms of living Eutheria which depart but little from the general type. For example, if *Gymnura* possessed a diffuse placentation, it would be an excellent representative of an undifferentiated Eutherian. Many years ago, in my lectures at the Royal College of Surgeons, I particularly insisted on the central position of the Insectivora among the higher Mammalia; and further study of this order and of the Rodentia has only strengthened my conviction, that any one who is acquainted with the range of variation of structure in these groups possesses the key to every peculiarity which is met with in the Primates, the Carnivora, and the Ungulata. Given the common plan of the Insectivora and of the Rodentia, and granting that the modifications of the structure of the limbs, of the brain, and of the alimentary and reproductive viscera which occur among them may exist and accumulate elsewhere, and the derivation of all the Eutheria from animals which, except for their simpler placentation, would be Insectivores, is a simple deduction from the law of evolution. There is no known Monotreme which is not vastly more different from the Prototherian type, and no Marsupial which has not far more widely departed from the Metatherian type, than *Gymnura*, or indeed, *Erinaceus*, have from the Eutherian type.“

Ausserdem ist *Erinaceus* eine durch hohes geologisches Alter gekennzeichnete Säugethiergattung. So sagt LECHE<sup>2)</sup>: „Sie“ [die Familie der *Erinaceidae*] „gehört zu den am frühesten auftretenden placentalen Säugethierfamilien, denn schon in den Phosphoriten des Quercy begegnet uns nicht nur *Necrogymnurus*, sondern auch ein wirklicher *Erinaceus*, welcher somit zu den ältesten der heute lebenden Säugethiergattungen gehört.“

Die im Allgemeinen niedrige und primitive Organisation des Igels und sein Fortleben in ziemlich unverändertem Zustande durch lange

1) l. c. p. 657.

2) LECHE, 1896, p. 139.

geologische Perioden kann nur durch das eigenthümlich ausgebildete Integument erklärt werden. Seine Stacheln haben ihn im Kampf ums Dasein so vollständig geschützt, dass er in fast allen andern Organsystemen sehr ursprüngliche Charaktere hat beibehalten können. Und dies gilt nicht am wenigsten vom Gehirn.

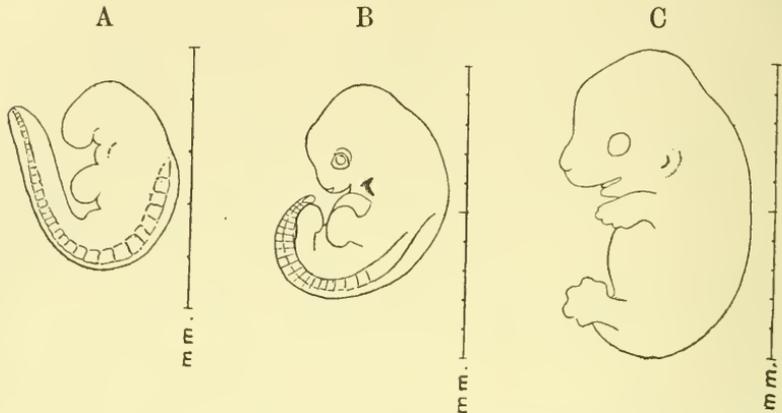


Fig. A, B, C. Contourzeichnungen, um die Entwicklungsstufe der Embryonalstadien A, B und C zu zeigen. Die wirkliche Grösse ergibt sich aus dem daneben stehenden Maasstab.

Das mir zu Gebote stehende Material besteht aus Embryonen auf 7 verschiedenen Entwicklungsstufen. Der Kürze halber habe ich diese Stadien mit den Buchstaben A bis G nach folgender Tabelle bezeichnet:

Stadium	Länge des Embryos	Stadium	Länge des Embryos
A	4 mm	E	20 mm
B	8 "	F	26 "
C	11 "	G	37 "
D	15 "		

Da indessen solche Längenangaben von der wirklichen Entwicklungsstufe des Embryos nur eine sehr unvollständige Vorstellung geben, so dürften vielleicht beistehende Contourzeichnungen der drei jüngsten Stadien geeignet sein, Vergleichen mit Embryonen anderer Thiere und deren Gehirnen zu erleichtern.

Ausser diesen Stadien wird auch das Gehirn des neugeborenen Jungen berücksichtigt werden. Da mir aber von solchen Gehirnen nur schlecht conservirtes Material zur Verfügung gestanden, habe ich keine Schnittserien anfertigen können und deshalb nur die äussern Formverhältnisse studirt.

Zur Vergleichung mit den embryonalen Igelgehirnen habe ich auch einige Gehirne von Kaninchenembryonen auf Schnittserien untersucht. Die Textfiguren D bis F stellen drei Medianschnitte durch solche Gehirne dar, und ich werde im Folgenden zu wiederholten Malen auf diese Figuren zurückkommen.

Die Embryonen wurden rasch aus dem Uterus des getödteten Weibchens herausgenommen und im Allgemeinen in ZENKER'scher Flüssigkeit fixirt. Nur für das jüngste Stadium wurde auch Sublimat benutzt. Nach Auswaschen und Härtung wurde der abgeschnittene Kopf in toto in CZOKOR'scher Alauncochenille gefärbt, in Paraffin eingebettet und in Schnittserien zerlegt. Die Schnittdicke variierte nach der Grösse des Embryos zwischen 20 und 30  $\mu$ . Auf dem Objectträger wurden die Schnitte mit Bleu de Lyon nachgefärbt. Auf diese Weise erhielt ich eine schöne Doppelfärbung: die gangliösen kernreichen Partien werden roth, die Nervenfaserbahnen dagegen blau, Blutkörper enthaltende Gefässe grün.

Selbstverständlich sind diese Methoden nicht geeignet, alle histologischen Prozesse zu verfolgen. Die histogenetischen Vorgänge liegen auch ausserhalb meiner Aufgabe und sind deshalb nur in dem Maasse berücksichtigt worden, wie sie für die morphogenetischen Fragen von Bedeutung sind.

Bei den Wachsreconstructionen, welche den Figg. 1—12 zu Grunde liegen, habe ich die BORN'sche Plattenmodellirmethode angewandt. Richtungsebenen habe ich nicht benutzt, da, wie auch BORN hervorhebt, bei bilateral symmetrischen Organen eine Contourzeichnung des von der Seite gesehenen Organs genügt, um die verschiedenen Wachsplatten richtig zusammenzufügen. Die Wachsplatten wurden nach den Querschnittserien ausgeschnitten, während die Contourzeichnung einer Sagittalschnittserie desselben Stadiums entnommen wurde.

Die Photographien sind theils mit den SEIBERT'schen photographischen Objectiven ohne Oculare, theils mit LERTZ's gewöhnlichen achromatischen Objectiven mit Projectionsoocular aufgenommen. Als Projectionsoocular habe ich nach NEUHAUSS' Methode<sup>1)</sup> verlängerte gewöhnliche HUYGHENS'sche Oculare benutzt.

Die folgende Darstellung zerfällt in zwei Abtheilungen, einen beschreibenden und einen vergleichenden Theil. In dem ersten werde ich meine rein empirischen Befunde darlegen und die Literatur nur so weit berücksichtigen, wie es für die Identificirung der angebroffenen Bildungen nöthig ist. Im vergleichenden Theil werde ich

1) Vergl. NEUHAUSS, p. 53.

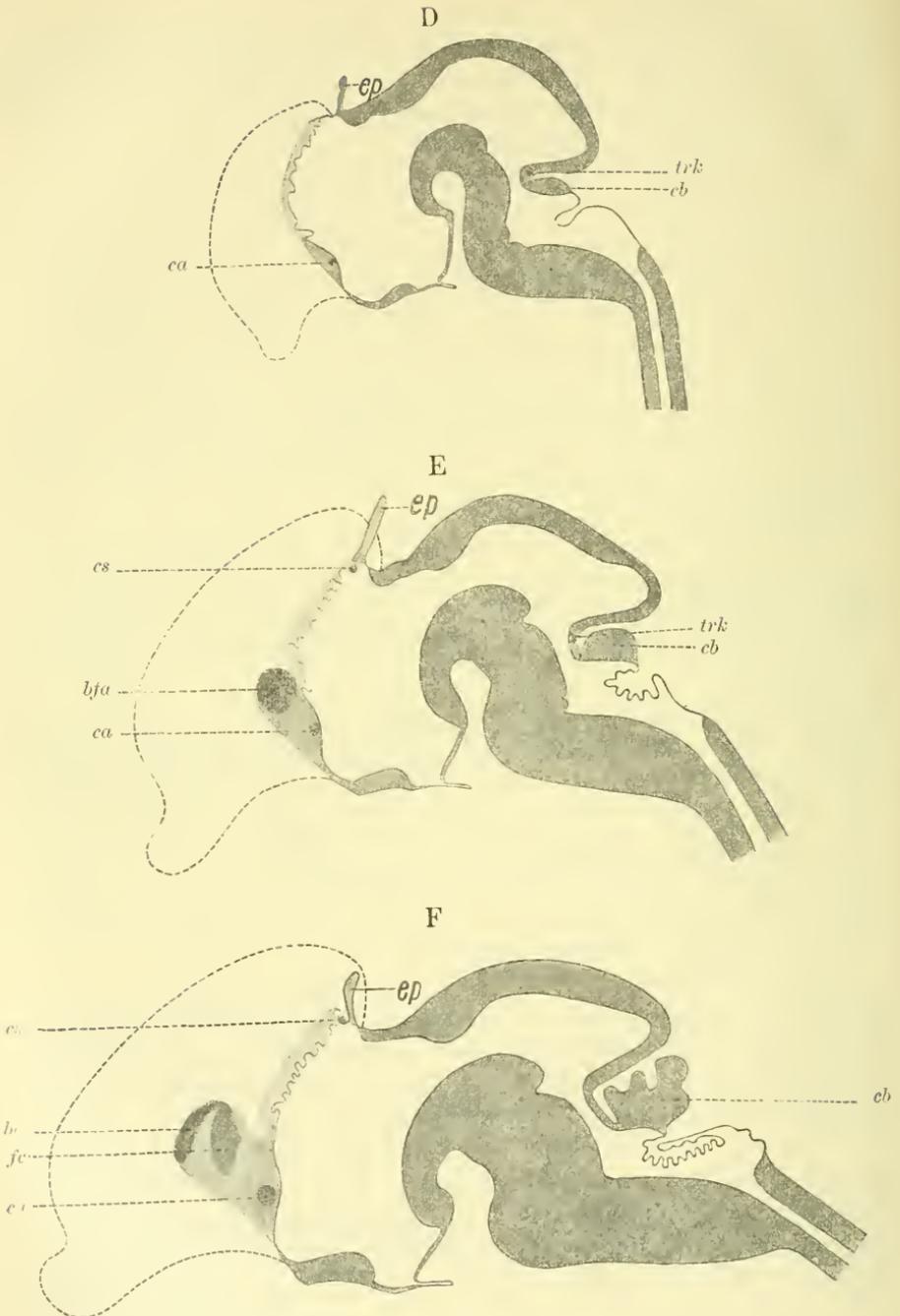


Fig. D, E, F. Mediansehnitte durch das Gehirn von 27, 45 und 62 mm langen Kaninchenembryonen. Vergr. 8/1. Bezeichnungen wie an den Tafelfiguren.

diese meine Befunde mit den Resultaten anderer Forscher vergleichen, um dadurch allgemeinere Schlussfolgerungen zu gewinnen.

Schliesslich ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem geehrten Lehrer, Herrn Prof. W. LECHE, der meine Arbeit stets mit grösstem Interesse verfolgt und mir oft mit guten Rathschlägen beigestanden hat, hier öffentlich meinen Dank auszusprechen.

## Beschreibender Theil.

### Capitel I.

#### Die allgemeine äussere Form des Gehirns auf den verschiedenen Stadien.

Ich halte es für zweckmässig, ehe ich zur nähern Beschreibung der Entwicklung der verschiedenen Gehirnthteile übergehe, das Gehirn als Ganzes in den verschiedenen Stadien abzubilden und zu schildern. Zu diesem Zweck verweise ich auf die Figg. 1—22, Taf. 14 und 15, welche das Gehirn aller Stadien mit Ausnahme von Stadium E darstellen. Die Gehirne der Stadien A—C sind in Wachs modellirt und nach den Wachsmodellen gezeichnet, die der ältern Stadien nach gehärteten und freipräparirten Gehirnen direct wiedergegeben.

#### Stadium A.

(Taf. 14, Fig. 1—3, und Taf. 15, Fig. 24.)

Auf diesem Stadium, dem jüngsten, welches mir zu Gebote standen, ist die Dreigliederung in primäres Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn deutlich ausgeprägt. Dagegen ist von einer Theilung des primären Vorderhirns in secundäres Vorderhirn und Zwischenhirn noch keine Spur zu sehen. Auch das Hinterhirn bildet ein einheitliches Ganzes.

Von den Hirnkrümmungen ist nur die Scheitelkrümmung gut ausgebildet, die zwei anderen nur erst angedeutet. Ich sage angedeutet, denn die scharfe ventrale Convexität an der Stelle der zukünftigen Brücke wird eher durch die allgemeine doppelconische Form des Hinterhirns als durch eine Krümmung des Hirnrohrs bedingt. Betreffs der beginnenden Nackenkrümmung verweise ich auf Fig. 24. Im Ganzen bildet das Hirnrrohr dieser Entwicklungsstufe einen nahezu rechten Winkel<sup>1)</sup>, dessen einer Schenkel vom Vorderhirn, der andere vom Hinterhirn gebildet wird, während das Mittelhirn an der Winkelspitze liegt.

1) In Wirklichkeit ist der Winkel etwas kleiner als ein rechter. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man eine Centrallinie durch das Gehirnlumen zieht und die Krümmung dieser Linie misst.

Von den Grenzen zwischen den drei Hirntheilen ist die zwischen dem Mittel- und Hinterhirn die am besten ausgeprägte, ja, im Vergleich mit dem kaum merkbaren Uebergang zwischen Vorder- und Mittelhirn so scharf ausgebildet, dass man rein empirisch in Bezug auf unser Object von einer Zweitheilung, d. h. zwei primären Hirnblasen, reden könnte.

Die Augenblasen bilden kleine, geknickte, mit ihren distalen Enden dorsal- und caudalwärts gerichtete Blindschläuche, welche noch nicht vom Vorderhirn schärfer abgesetzt sind.

Die grösste Breite des ganzen Gehirns finden wir am Hinterhirn, ca. 0,25 mm hinter der Grenze gegen das Mittelhirn. Wie schon oben erwähnt und wie aus den Figuren deutlich hervorgeht, hat das Hinterhirn die Gestalt eines Doppelkegels. Von den zwei Kegeln ist jedoch der vordere kaum ein Drittel so hoch wie der hintere, daher liegt auch die grösste Breite des Hinterhirns der Mittelhirngrenze so nahe.

Die demnächst grösste Breite besitzt das Vorderhirn; sie liegt dorsofrontal von den Stielen der Augenblasen. Also übertrifft sowohl das Vorderhirn als das Hinterhirn das Mittelhirn an Breite, was aus Fig. 1 ersichtlich ist.

Ich halte diese kurzen Andeutungen von der äusseren Gestaltung des vorliegenden Gehirnstadiums für genügend, da meine Figg. 1—3 die Beschreibung vervollständigen. Auch für die folgenden Stadien verweise ich auf die Abbildungen und halte es für zweckmässig, nur die wichtigsten Merkmale hervorzuheben, da die Formverhältnisse durch Abbildungen besser als durch lange Beschreibungen veranschaulicht werden.

#### Stadium B.

(Taf. 14, Fig. 4—8, und Taf. 15, Fig. 25.)

Im Vergleich mit dem soeben geschilderten Gehirn hat das Stadium B eine nicht unbedeutend höhere Entwicklungsstufe erreicht. Die wichtigsten Veränderungen sind die Bildung der Hemisphärenbläschen und die stärkere Ausbildung der Brückenkrümmung. Andere wichtige Veränderungen resp. Neubildungen sind die scharfere Abschnürung der Augenstiele und die Bildung des Recessus infundibuli. Doch sind es vorzugsweise die beiden erstgenannten Veränderungen, welche diesem Stadium sein charakteristisches Aussehen geben.

Während das Gehirn des Stadiums A im Grossen und Ganzen ein rechtwinklig gebogenes Rohr bildete, ist hier durch die stärkere Ausbildung der Brücken- und Nackenkrümmungen die Form nicht mehr so einfach. Wenn wir von den Erweiterungen und Einschnürungen

des Gehirns abzusehen versuchen und das ursprüngliche Bild eines Rohres festhalten, so finden wir dieses Rohr durch die bekannten drei Hirnkrümmungen, die Scheitel-, Brücken- und Nackenkrümmung, dreimal winklig gebogen.

Die schon beim Stadium A wohl entwickelte Scheitelkrümmung scheint hier bei flüchtiger Betrachtung noch stärker, denn der hintere Bodentheil des Zwischenhirns — mit der Ausbildung von paarigen Hemisphärenblasen können wir bekanntlich ein gesondertes Zwischenhirn unterscheiden — und der vordere des Hinterhirns laufen eine Strecke lang mit einander parallel, indem sie nur durch eine ziemlich dünne Mesoderm lamelle — den mittlern Schädelbalken — getrennt sind. Bei genauerer Analyse zeigt sich jedoch, dass die Krümmung kaum stärker geworden ist, als das beim Stadium A der Fall war, denn wenn wir die Krümmungen einer mitten im Lumen des Gehirns verlaufenden Centrallinie messen, so finden wir für den Scheitelkrümmungswinkel bei den zwei Stadien ungefähr denselben Werth. Die scheinbar grössere Krümmung beim Stadium B hängt von der starken Ausbildung der Infundibularregion ab, wodurch die Contouren der Gehirnbasis verändert sind und welche die Ursache des Aneinanderrückens des Zwischen- und Nachhirnbodens ist.

Sowohl durch diese Ausbildung der Infundibularregion als auch durch die stärkere Brückenkrümmung bildet an der Ventralseite der vor dem Recessus infundibuli liegende Rand des Zwischenhirns (resp. primären Vorderhirns) mit dem hinter der Brückenkrümmung liegenden Hinterhirnrand hier einen stumpfern Winkel, als dies beim Stadium A der Fall ist. Während dieser Winkel beim Stadium A ungefähr ein rechter ist, nähert er sich beim Stadium B zwei rechten.

Schon beim Stadium A bildete das Hinterhirn den grössten Hirnabschnitt. Dieses Uebergewicht des Hinterhirns hat sich auch bei diesem Stadium erhalten, so dass das Hinterhirn reichlich so gross ist wie die vor ihm liegenden Hirntheile zusammen genommen.

Von einer äussern Differenzirung des Hinterhirns in Kleinhirn und verlängertes Mark findet sich noch keine Andeutung. Nur in so fern ist dieser Process vorbereitet, als das vordere Fünftel des Daches der Hinterhirnblase dick und nervöser Natur ist, während die übrigen vier Fünftel dünn und epithelial sind. Aus jenem geht das Cerebellum hervor, diese bilden die *Tela chorioidea ventriculi quarti*. Diese Differenzirung ist aber kaum äusserlich wahrnehmbar, wenn nicht dadurch, dass das epitheliale Dach durch Einwirkung von Reagentien leicht schrumpft, was auch auf der Fig. 7 zu sehen ist.

Denn als solche Kunstproducte habe ich die am Dach des Hinterhirns unsymmetrisch vorkommenden Gruben gedeutet.

Da der hinterste Theil des Hinterhirns wenigens von Interesse darbietet, habe ich nur den vordern Theil in Wachs reconstruirt und in den Figg. 4—8 abgebildet. Hinsichtlich der Nackenkrümmung verweise ich auf die Fig. 25, aus welcher hervorgeht, dass diese Krümmung bedeutend stärker als beim Stadium A ist.

### Stadium C.

(Taf. 14, Fig. 9—12, und Taf. 15, Fig. 26.)

Das Hinterhirn imponirt nicht mehr durch seine enorme Grösse, und sämtliche Hirntheile befinden sich zu einander ungefähr in derselben Lage, welche sie im erwachsenen Gehirn einnehmen.

Die Partien des Gehirns, welche dem mittlern Schädelbalken anliegen, sind einander noch näher gerückt, und der Schädelbalken hat sich entsprechend verdünnt. Da aber die betreffenden Hirnwände schon bei Stadium B mit einander parallel waren, mag die Ansicht berechtigt sein, dass die Scheitelkrümmung schon bei diesem Stadium, ja, wie wir gesehen haben, sogar schon bei Stadium A, ihr Maximum erreicht hat. Können wir daher nicht constatiren, dass die Scheitelkrümmung eine Vergrösserung erlitten hat, so ist dies dagegen bei den anderen zwei Krümmungen sehr leicht nachzuweisen. So repräsentirt die Brückenkrümmung ungefähr einen rechten Winkel, wenn man die Biegung der Centrallinie berücksichtigt. Nun will ich gleich hinzufügen, dass eine exacte Bestimmung des Verlaufs dieser Centrallinie durch die epitheliale Beschaffenheit und die sowohl individuell als auch vielleicht zeitlich wechselnde Lage des Daches der Hinterhirnblase sehr erschwert wird. Geht man bei Bestimmung der Grösse der Brückenkrümmung nur von der ventralen Hirnwand aus — was ich indessen für weniger berechtigt halte, weil dadurch die schon bei den vorigen Stadien erwähnte doppelconische Grundform des Hinterhirns die Krümmung vergrössert — so könnte man das Hirurohr als durch die Brückenkrümmung spitzwinklig gebogen ansehen. Die Nackenkrümmung ist bei diesem Stadium sehr stark ausgebildet; sie erreicht sogar jetzt ihr Maximum <sup>1)</sup>).

<sup>1)</sup> Wenn ich diesen Ausdruck benutze, will ich damit natürlich nichts anderes gesagt haben, als dass bei keinem von mir untersuchten Stadium die Krümmung grösser ist und dass die vorigen Stadien eine Zunahme, die nachfolgenden eine Abnahme zeigen. Doch ist es natürlich möglich, dass die grösste Nackenkrümmung sich in Wirklichkeit

Wenn man die Figg. 4 und 9, welche die Gehirne des Stadiums B und C von der Dorsalseite gesehen darstellen, mit einander vergleicht, so bemerkt man, dass die Grenze des Zwischenhirns gegen das Mittelhirn beim Stadium B durch seitliche Einschnürungen markirt ist, während diese Einbuchtungen beim folgenden Stadium verschwunden sind.

Ein anderer Befund, der ebenfalls auf diesen zwei Figuren zu sehen ist, ist die durch stärkeres Längenwachsthum im Verhältniss zur Breitenzunahme hervorgerufene langgestreckte Form der Hemisphärenblasen. Diese Form ist hier besser ausgebildet als auf dem vorigen Stadium, wo sie nur angedeutet war. Die Augenstiele sind bedeutend schlanker und machen nicht mehr den Eindruck ausgestülpter Hirntheile, sondern beginnen mehr und mehr das Aussehen eines Gehirnnerven zu erhalten. Doch behalten sie in ihrem proximalen Theil ihr ursprüngliches, von der Hirnhöhle abstammendes Lumen.

#### Stadium D.

(Taf. 14, Fig. 13—15 und Taf. 15, Fig. 27.)

Beim Gehirn des Stadiums D ist in Bezug auf die Hirnkrümmungen Folgendes zu bemerken. Die Scheitelkrümmung hat keine Veränderung erlitten, sie kann überhaupt nicht grösser werden, und eine Abnahme tritt erst später ein. Die Brückenkrümmung ist noch stärker als auf Stadium C ausgebildet und repräsentirt einen spitzen Winkel. Den Winkel der Centrallinie genau zu bestimmen, die einzige Methode, welche die wirkliche Biegung des Hirnrohrs giebt, ist nicht leicht; etwas kleiner als ein rechter ist dieser Winkel jeden Falls. Der von der ventralen Hinterhirnwand gebildete Winkel beträgt ca. 50°. Mit dieser Ausbildung hat die Brückenkrümmung ihr Maximum erreicht. Die Nackenkrümmung, welche, wie oben erwähnt, im vorigen Stadium ihre grösste Ausbildung erreichte, ist schon ein wenig in Rückbildung begriffen, indem der Winkel stumpf zu werden beginnt.

Ausser diesen Veränderungen der Hirnkrümmungen ist es hauptsächlich ein bedeutenderes Wachsthum des Mittelhirns und der Hemisphärenblasen, welches diese Entwicklungsstufe des Gehirns von der vorigen unterscheidet.

Um diese Wachsthumerscheinungen näher zu beleuchten, seien

bei einem Stadium zwischen B und C oder zwischen C und D vorfindet. Diese Einschränkung gilt auch im Folgenden, wenn ich von Maximum oder Minimum der Ausbildung eines Organs oder irgend eines Verhältnisses auf einem gewissen Stadium spreche.

hier einige Messungen erwähnt, besonders da die wirkliche Zunahme in Folge der ungleichen Vergrößerung der Figg. 9—11 und 13—15 nicht sofort in die Augen fällt. Die grösste Länge der Hemisphärenblasen, welche bei Stadium C 1,8 mm betrug, ist jetzt auf 3,2 mm gestiegen. Die grösste Breite des Mittelhirns, und es findet am Mittelhirn hauptsächlich eine Zunahme in der Breite statt, ist bei Stadium C 1,6 mm, bei Stadium D aber 2,5 mm. Die übrigen Theile des Gehirns zeigen kein entsprechendes Wachsthum, und der allgemeine Habitus des Gehirns ist im Vergleich mit Stadium C nicht unbedeutend verändert. Im Besonderen beginnt das Zwischenhirn in der Bildung der äussern Gestalt des Gehirns, von der Dorsalseite gesehen, eine mehr untergeordnete Rolle zu spielen, indem es zwischen den Hemisphären mehr und mehr eingekeilt wird.

Ein zwar für die gesammte Hirnform wenig bedeutender Umstand, der jedoch leicht in die Augen fällt, ist, dass der Recessus infundibuli nicht mehr von der hintern, dem mittlern Schädelbalken zugewandten Wand des Zwischenhirns, sondern ganz im Winkel zwischen dieser Wand und dem ventralen Boden seinen Ursprung nimmt. Die Lageveränderungen, welche dieser scheinbaren Verschiebung des Recessus infundibuli zu Grunde liegen, werden in einem spätern Capitel näher behandelt werden.

Der Augenstiel ist jetzt vollkommen in den Nervus opticus umgewandelt worden.

Die Vorderenden der Grosshirnblasen sind nicht so stumpf abgerundet, wie es im vorigen Stadium der Fall war, sondern sie sind ein wenig zugespitzt worden. Wir haben es hier, wie die folgenden Stadien zeigen, mit der beginnenden Ausbildung von Lobi olfactorii zu thun. Längsschnitte durch Gehirne von Stadium D bestätigen auch diese Auffassung, indem sie zeigen, dass die Olfactoriusganglien sich dicht an diese Spitze legen.

#### Stadium E.

(Taf. 15, Fig. 28.)

Da die Stadien D, E und F einander ziemlich nahe stehen, habe ich es für weniger nothwendig gehalten, die äussere Gestalt des Gehirns aller drei vollständig abzubilden und zu beschreiben. Deshalb verweise ich hinsichtlich des Stadiums E auf einen in Fig. 28 wiedergegebenen Sagittalschnitt. Da diese Entwicklungsstufe übrigens ungefähr mitten zwischen D und F liegt, kann man durch Vergleichung der Figg. 13—15 mit den Figg. 16—18 und Interpoliren leicht eine

gute Vorstellung von dem äussern Habitus des Gehirns auf dem Stadium E erhalten. Hier mag nur erwähnt werden, dass, wie aus Fig. 28 hervorgeht, sowohl die Brücken- wie die Nackenkrümmung etwas abgenommen hat.

### Stadium F.

(Taf. 14, Fig. 16—18, und Taf. 16, Fig. 29.)

Alle drei Hirnkrümmungen zeigen auf diesem Stadium im Vergleich mit dem vorigen eine Abnahme. Dies kann in Bezug auf die Nacken- und die Brückenkrümmung um so weniger auffallen, als wir schon bei den beiden vorigen Stadien resp. dem vorigen Stadium das nämliche Verhältniss gesehen haben. Die Scheitelkrümmung aber zeigt hier zum ersten Mal Zeichen einer Abnahme. Diese äussert sich darin, dass der mittlere Schädelbalken breiter wird (s. Fig. 29).

An den Grosshirnhemisphären machen sich hauptsächlich zwei Veränderungen bemerkbar. Erstens bieten die Grosshirnblasen in Dorsalansicht nicht mehr die relativ regelmässige, ovale Form wie auf dem Stadium D dar, sondern der mediale Rand zeigt eine deutliche Knickung, und man kann an der medialen Hemisphärenwand einen vordern in der Medianebene verlaufenden Theil von einem hintern unterscheiden, welcher in schräger Richtung nach aussen und hinten verläuft und mit seinem Gegenüber das Zwischenhirn umfasst. REICHERT (l. c. p. 20) nennt diesen hintern Theil der Hemisphäreninnenwand, welche dem Zwischenhirn dicht anliegt, die sichelförmige Platte. Da aber gerade der vordere Theil dieselbe Form wie die Hirnsichel (Falx cerebri) hat, scheint mir der Name „sichelförmige Platte“ für den hintern Theil sehr unzweckmässig.

Die zweite Veränderung am Grosshirn besteht in der weitem Ausbildung der Lobi olfactorii. Wie oben erwähnt, zeigten die Grosshirnblasen auf dem Stadium D am vordern Pol eine Zuspitzung, die erste Anlage der Lobi olfactorii. Diese Anlage hat sich beim Stadium F weiter entwickelt, so dass hier eine Partie des Hemisphärenhirns sich differenzirt hat und durch eine Furche von dem übrigen Grosshirn getrennt ist. Diese Furche ist an der Ventral- und Dorsalseite recht gut ausgebildet, an der lateralen Seite aber nur schwach angedeutet.

Die Frage ist, wie man die abgeschnürte Partie benennen soll. In der Literatur finden wir zwei Ansichten über diesen Gegenstand. Einige Forscher benennen das nämliche Gebilde *Lobi olfactorii*, während andere *Bulbi olfactorii* als richtiger ansehen. Dass *Lobus olfactorius* hier das Ganze, *Bulbus* dagegen den Theil repräsentirt, braucht nicht

näher betont zu werden. Um aber zu entscheiden, welcher Name hier der richtige ist, muss man zuerst die zwei Begriffe scharf präcisiren. In dieser Frage folge ich einer Autorität in der vergleichenden Gehirnforschung, LUDWIG EDINGER. Er sagt, nachdem er von den Fila olfactoria gesprochen hat (1900, p. 162): „Diesen Riechfäden kommt nun eine frontalwärts gerichtete Ausstülpung der Vorderhirnblase entgegen. Sie bildet an der Basis einen mehr oder weniger langen Schlauch, der fast bei allen Thieren hohl bleibt. Dieser Schlauch heisst Lobus olfactorius anterior. Von der Stelle etwa ab, wo er sich in die Hirnbasis einsenkt, beginnt das caudale Riechgebiet, das bei Säugern als Lobus olfactorius posterior bezeichnet wird. Wir wollen, da bei den niedern Vertebraten der Vergleich noch nicht absolut sicher möglich ist, den vordern Abschnitt einfach Lobus olfactorius nennen und den hintern, welcher die ganze Basis des Gehirns einnimmt, als Riechfeld, Area olfactoria, bezeichnen.“ Auf der folgenden Seite: „Die eintretenden und sich vielfach immer überkreuzenden Fila olfactoria, die Dendriten der Riechzellen und die Glomeruli olfactorii zusammen erzeugen an der Lobusspitze ein eigenthümliches Bild, das auf allen Schnitten durchaus charakteristisch wiederkehrt. Diese ganze Formation, welche die Lobusspitze überzieht, wollen wir als *Formatio bulbaris* bezeichnen. Bei den meisten Thieren macht sie eine Anschwellung vorn am Riechapparat, die man als *Bulbus olfactorius* bezeichnet hat. Doch ist zuweilen die Lobusspitze weiter rückwärts, als der sichtbare *Bulbus* reicht, mit *Formatio bulbaris* überzogen.“

Da man bei *Erinaceus* vom einem ausgezogenen Schlauch mit angeschwollenem *Bulbus* an der Spitze nicht reden kann, sondern das ganze Gebilde einen plumpen, nur durch eine Furche vom Grosshirn getrennten Körper darstellt, so muss der mikroskopische Bau den Ausschlag geben. Ist nur der vordere Theil der fraglichen Partie mit *Formatio bulbaris* überzogen, so entspricht nur dieser vordere Abschnitt dem *Bulbus*; bedeckt aber die *Bulbus*formation den betreffenden Gehirntheil ganz bis zur Grenzfurche, da kann die ganze Partie als *Bulbus olfactorius* bezeichnet werden. Wie ich mich an Schnitten von erwachsenen Gehirnen überzeugt habe, ist der ganze abgeschnürte Theil von einer *Bulbus*formation bekleidet und kann daher mit dem Namen *Bulbus olfactorius* bezeichnet werden.

Die kurze, eingeschnürte Partie entspricht dem hintern, bei den meisten Thieren mehr oder weniger ausgezogenen Theil des Lobus olfactorius, welcher mit einem der menschlichen Anatomie entlehnten

Namen Tractus olfactorius genannt wird. Dieser Name scheint mir jedoch weniger geeignet, da das Wort Tractus in der Gehirnanatomie ein Faserbündel bezeichnet und der betreffende Hirntheil sowohl graue als weisse Substanz enthält. Als Tractus olfactorius oder Tractus bulbo-olfactorius sollte man dann eigentlich die Riechbahn zweiter Ordnung, die sog. Riechstrahlung, welche vom Bulbus rückwärts ins Gehirn zieht, bezeichnen.

In Zusammenhang mit dem Wachsthum der Grosshirnhemisphären ist das Zwischenhirn mehr in die Tiefe gerückt worden.

Uebrigens weise ich auf die Figg. 16—18 hin, aus welchen die äussern Formverhältnisse des Gehirns dieses Stadiums am besten zu ersehen sind.

### Stadium G.

(Taf. 15, Fig. 19—21, und Taf. 16, Fig. 30.)

Sämmtliche Hirnkrümmungen sind fortwährend in Rückbildung begriffen, was am besten an der Fig. 30 zu sehen ist. Doch muss hervorgehoben werden, dass man hinsichtlich der Nackenkrümmung bei den ältern Embryonalstadien kaum von einem bestimmten Krümmungswinkel sprechen kann. Die Grösse der Krümmung hängt nämlich mit der zufälligen Stellung des Kopfes im Verhältniss zum übrigen Körper zusammen. Während die Kopflage bei den jüngern Stadien eine nahezu constante ist, wechselt sie bei diesen ältern Stadien nicht unbedeutend, und darin haben wir die Ursache der ungleichen Nackenkrümmung bei den Figg. 21 und 30 zu suchen. Am meisten bemerkenswerth ist die starke Rückbildung der Brückenkrümmung.

Die Grosshirnhemisphären zeigen ein bedeutendes Wachsthum; die grösste Breite beider zusammen (zugleich natürlich die grösste Breite des ganzen Gehirns) beträgt 8 mm. Die Bulbi olfactorii sind von den Hemisphären noch schärfer getrennt als beim vorigen Stadium. An der äussern dorso-lateralen Fläche des Mantels sieht man eine ziemlich gut ausgeprägte Furche, die *Fissura rhinica*, welche die Grenze zwischen dem dorsal gelegenen Pallium s. str. (Associationspallium) und dem ventralen Rhinencephalon bildet. Eine andere Furche macht sich an der ventralen Fläche bemerkbar. Sie bildet die laterale Grenze einer Partie, welche sich schon auf dem vorigen Stadium zu differenziren begonnen hatte. Diese Partie, welche am ausgewachsenen Gehirn sehr scharf abgesetzt ist, hat den Namen *Tuberculum trigoni olfactorii* erhalten. (Vgl. FLATAU u. JACOBSON, p. 349.)

Vom Zwischenhirn ist nur zu sagen, dass es durch das Wachstum des Hemisphären- und Mittelhirns noch mehr in die Tiefe gelagert worden ist.

Das Mittelhirn hat an Grösse zugenommen, doch kann sein Wachstum nicht mit demjenigen der Hemisphärenblasen verglichen werden. Besonders hat das Mittelhirn eine Breitenzunahme erfahren, so dass, während die Länge auf allen vorigen Stadien die Breite bedeutend übertraf, das Mittelhirn jetzt ebenso breit wie lang ist.

Die Entwicklung des Kleinhirns ist in so fern in eine neue Phase eingetreten, als jetzt auch die mediane Partie eine schnellere Grössenzunahme zeigt, während auf den vorigen Stadien hauptsächlich die lateralen Theile in Ausbildung begriffen waren.

#### Das Gehirn des neugeborenen Thieres.

(Taf. 15, Fig. 22.)

Die Hemisphären zeigen, ausser einer beträchtlichen Grössenzunahme im Allgemeinen, eine sehr in die Augen fallende Entwicklung des lateralen Theils des Lobus pyriformis. Die lateralwärts am meisten hervorragende Partie des Lobus bildet nämlich eine starke gegen die Ventralseite gerichtete Ausbuchtung, welche durch eine deutliche Furche abgesetzt ist. Dieses eigenthümliche Gebilde wird jedoch bei dem erwachsenen Gehirn durch Wachstum der umgebenden Partien zum grössten Theil wieder ausgeglichen.

Das Zwischenhirn ist von der Dorsalseite kaum zu sehen: es ist von den Hemisphären nahezu vollständig bedeckt. Die grössten Veränderungen machen sich am Mittel- und Kleinhirn bemerkbar. Das Mittelhirn ist viel breiter als lang, und es hat sich an demselben eine Viertheilung vollzogen. Auf den vorigen Stadien, vom Stadium D ab, war das Mittelhirn durch eine mediane Längsfurche in zwei symmetrische Hälften getheilt, bei dem neugeborenen Jungen ist jede dieser Hälften durch eine von der Medianlinie schräg frontal- und lateralwärts laufende Furche in einen vordern und einen hintern Theil zerlegt, von welchen der vordere der grösste ist. Erst auf dieser Entwicklungsstufe kann man also mit Recht von Corpora quadrigemina sprechen.

Am Kleinhirn, welches schon auf dem Stadium G eine stärkere Entwicklung des medianen Theils zeigte, kann man bei dem neugeborenen Jungen schon eine mittlere, gut abgegrenzte Partie von den Seitentheilen unterscheiden. Jene ist der sich entwickelnde Vermis, während diese zu den Kleinhirnhemisphären werden. Am Vermis

beginnen schon Querfurchen aufzutreten. Diese drei Eigenschaften, das Wachsthum der mittlern Partie, die beginnende Begrenzung derselben gegen die Seitentheile und die Querfurchen des Vermis sind es, welche dem Kleinhirn des neugeborenen Thieres seinen Charakter geben.

Von der Gestaltung des verlängerten Markes und der Fossa rhomboidalis kann ich keine nähere Beschreibung liefern, weil die zwei mir zu Gebote stehenden Gehirne dieses Stadiums sehr mangelhaft gehärtet waren. Dies ist auch die Ursache, warum dieses Gehirn nur von der Dorsalseite gesehen abgebildet ist, da es sich nicht herauspräpariren liess.

## Capitel II.

### Hemisphärenhirn.

Mit der allgemeinen Form des Hemisphärenhirns, wie dieselbe durch Wachsmodele und an ganzen herauspräparirten Gehirnen zu erkennen ist, sind wir schon im Capitel I bekannt geworden. In diesem Capitel werden wir den wichtigsten der speciellern Umgestaltungen und Differenzirungen, welchen dieser Hirntheil während der Entwicklung unterliegt, unsere Aufmerksamkeit widmen.

Der grössern Uebersichtlichkeit halber habe ich meiner Beschreibung folgende Eintheilung des Hemisphärenhirns zu Grunde gelegt:

- 1) Corpus striatum oder Stammlappen;
- 2) Pallium, an welchem wir weiter
  - a) die mediale Hemisphärenwand von
  - b) der dorso-lateralen Wand dem Pallium s. str., unterscheiden können.
- 3) Lobus olfactorius mit Ganglion olfactorium.

### Corpus striatum.

Auf Stadium B besitzt die Wand der Hemisphärenblasen fast überall dieselbe Dicke, jedoch mit zwei Ausnahmen: gegen die Medianebene, wo die Wand der einen Blase in diejenige der andern umbiegt, macht sich eine Verdünnung bemerkbar, und da, wo die ventrolaterale Hemisphärenwand in die Seitenwand des Zwischenhirns übergeht, befindet sich eine verdickte Partie. Diese Verdickung ist die gemeinschaftliche Anlage des Corpus striatum und des ventralen Theils des Thalamus opticus. Der hinterste Theil des Streifenhügels, von den

Autoren auch Streifenhügelstiel genannt, nimmt, wie bekannt, im erwachsenen Gehirn an der Begrenzung des dritten Ventrikels Theil.

Das Foramen Monroi stellt auf diesem Stadium eine weit offene Verbindung zwischen den Hemisphärenblasen und dem dritten Ventrikel dar und hat die Form eines fast gleichseitigen Dreiecks, dessen vordere Seite von der Lamina terminalis, die dorso-caudale von der Umbiegung der an dieser Stelle nicht verdickten Hemisphärenwand in die Thalamusregion, und die ventro-caudale von der soeben erwähnten Streifenhügel-Anlage gebildet wird (vgl. Fig. 8).

Die grösste Dicke der Streifenhügel-Anlage beträgt auf dem vorliegenden Stadium 240  $\mu$ .

Auf Stadium C hat das Corpus striatum an Grösse bedeutend zugenommen. Die Folge davon ist, dass das Foramen Monroi verengt wird, besonders in seinem hintern Theil, wo es zu einem schmalen, horizontalen Spalt reducirt ist (vgl. Fig. 12).

Der Streifenhügel bildet einen in der Länge etwas gestreckten Wulst, von welchem nur der hintere Theil auf der Fig. 12 zu sehen ist. Die grösste Dicke beläuft sich auf 550  $\mu$ . Die Hervorragung ins Gehirnlumen, welche das Corpus striatum bildet, wird ausschliesslich von dieser Verdickung der Wand bedingt, indem äusserlich keine Einbuchtung, keine Fossa Sylvii, dem Streifenhügel entspricht. Eine solche tritt auch in den folgenden Entwicklungsstufen nicht auf, ebenso wenig wie sie beim erwachsenen Thier vorkommt.

Eine interessante vorübergehende Bildung am Corpus striatum tritt in diesem Stadium auf. Dies ist eine längsgehende Furche, welche den vordern Theil des Streifenhügels in zwei Partien, eine ventro-mediale und eine dorso-laterale, zerlegt (vgl. Fig. 52).

Die Furche erhält sich auch auf dem folgenden Stadium, wie aus Fig. 54 zu ersehen ist. Auf diesem Stadium erreicht die Hirnwand am Streifenhügel eine Dicke von 1,1 mm.

Auf dem Stadium E ist die Furche im Corpus striatum spurlos verschwunden.

Fig. 55 zeigt einen Querschnitt durch den Streifenhügel des Stadiums F. Der Schnitt geht durch denjenigen Theil, wo das Corpus striatum seine grösste Ausdehnung erreicht.

#### Mediale Hemisphärenwand.

Wie schon im Capitel I erwähnt wurde, kann man an der medialen Wand des Hemisphärenhirns zwei Abschnitte unterscheiden: einen

vordern, der mit der Medianebene parallel verläuft und von seinem Gegenüber nur durch die Falx cerebri getrennt ist, und einen hintern, welcher, schräg von vorn-innen nach hinten-aussen verlaufend, gegen das Zwischenhirn anliegt.

Diese mediale Wand ist von besonderem Interesse, weil in ihr Falten und Commissuren zur Ausbildung kommen, nämlich die Adergeflechtfalte (Fissura chorioidea) und die Bogenfurche (Fissura arcuata)<sup>1)</sup> sammt der Fornix-Commissur, dem Corpus callosum und der Commissura anterior.

Die Adergeflechtfurche entsteht am frühesten. Sie ist schon bei meinem Stadium C vorhanden und so wohl ausgebildet, dass ihre erste Entstehung sicher auf einem bedeutend jüngern Stadium zu suchen ist. Doch findet sich auf Stadium B noch keine Spur einer Faltenbildung. Die Form und das Aussehen der Falte ergeben sich aus den Figg. 52 und 53. Man sieht, dass sie in ihrem vordern Theil weiter in die Hemisphärenhöhle hineinreicht, als es mehr caudalwärts der Fall ist. Es zeigt sich auch, wenn man eine Schnittserie durchmustert, dass die Falte nach hinten allmählich kleiner wird und schliesslich nur eine seichte Einbuchtung darstellt, welche nach hinten ganz allmählich verstreicht. Der vordere Theil dagegen verhält sich ganz anders. Die Falte ist hier tief und erstreckt sich mit ihrem freien Rand weiter nach vorn als die mit der übrigen Hirnwand in Verbindung stehende Basis. Die Folge davon ist, dass auf Querschnitten durch diese Region die Adergeflechtfalte frei im Hirnlumen liegt, ohne Zusammenhang mit der übrigen Wand.

Die Spalte, welche die beiden Blätter der Falte zwischen sich fassen, ist mit Blutgefässe führendem Bindegewebe erfüllt. Der freie Rand kann sogar angeschwollen sein, was auf der Fig. 52 (rechts) zu sehen ist. In dieser Anschwellung treten die Blutgefässe besonders reichlich auf.

Auf den folgenden Stadien vergrössert sich die Adergeflechtfalte

---

1) MIHALKOWICS nennt die Bogenfurche Ammonsfurche, weil derselben entsprechend im Seitenventrikel das Ammonshorn entsteht. Beim Menschen unterscheidet HIS eine vordere und eine hintere Bogenfurche, welche erst secundär zusammenfliessen. Da nun das Ammonshorn nur aus dem hintern Theil der Bogenfurche entsteht, hat HIS die hintere Anlage, die hintere Bogenfurche, mit der Ammonsfurche von MIHALKOWICS identificirt. Indessen geht aus der Beschreibung von MIHALKOWICS deutlich hervor, dass er mit dem Namen Ammonsfalte die ganze Randfurche meint. (Vgl. MIHALKOWICS l. c. p. 145.)

bedeutend, besonders ihr vorderer, freier Theil, so dass man sie an einer ganzen Reihe von Querschnitten frei im Seitenventrikel liegen sieht (vgl. Fig. 55). Ausserdem fängt sie an, grössere und kleinere Seitenfalten zu bilden; kleine sind auch in Fig. 55 zu sehen. Besonders constant ist eine Yförmige Theilung der Falte, welche bei oder dicht hinter dem Foramen Monroi beginnt und sich nach hinten erstreckt. Der ungetheilte, proximale Theil der Falte wird allmählich immer kürzer, bis schliesslich im hintersten Theil des Ventrikels zwei getrennte Falten von der medianen Wand ausgehen. Diese Bildung tritt schon auf Stadium D auf. Auf dem Schnitt, welcher in Fig. 54 wiedergegeben ist, hat die Yförmige Spaltung noch nicht begonnen, ist aber einige Schnitte dahinter vorhanden.

Die *Randfurche* oder *Ammons-furche* tritt bedeutend später als die *Adergeflechtfurche* auf. Auf dem Stadium C ist von einer Ammons-furche noch keine Spur zu finden. Die innere Wand geht von der Adergeflechtfalte gerade oder in einem nach aussen convexen Bogen dorsalwärts, ohne Zeichen einer Einbuchtung (vgl. Fig. 52 u. 53). Eine solche tritt erst auf dem Stadium D auf. Wie Fig. 54 zeigt, hat die Innenwand schon eine nicht unbedeutende Dicke erlangt und bildet eine schwache, gegen das Lumen des Gehirns gekehrte Einbuchtung, welche einen längsgehenden Wulst an der medialen Wand des Seitenventrikels darstellt. Dieser ist die erste Anlage des Ammonshorns. Da die Verdickung der Wand eigentlich auf den mittlern Theil der Einbuchtung beschränkt ist, während die Wand am Uebergang in die Adergeflechtfalte und den äussern Mantel ihre ursprüngliche Dicke beibehält, bildet auf dem Querschnitt die innere Kante eine stärkere Biegung als die äussere.

Wenn man die Schnittserie durchmustert, findet man, dass die Falte, wenn wir der Einbuchtung diese Benennung geben können, in ihrem hintern Theil besser ausgebildet ist als im vordern. Eine Theilung in zwei Anlagen, eine vordere und eine hintere, wie sie His an Menschenembryonen beschreibt (1889), habe ich nicht constatiren können.

In den folgenden Stadien entwickelt sich das Ammonshorn mehr und mehr, was hauptsächlich durch eine Verdickung des betreffenden Wandtheils zu Stande kommt. Die äussere (mediale) Fläche der Wand wird kaum mehr eingebuchtet, als sie auf dem Stadium D ist. Erst auf Stadium G tritt eine enge Spalte auf, in der Bindegewebe und Blutgefässe liegen. Diese Spalte, welche beim erwachsenen Gehirn

allein den Namen Fissura Ammonis trägt, ist nicht das Resultat einer allmählich vor sich gehenden Faltung, sondern ist als eine secundäre Bildung in der äussern Schicht der verdickten Wand aufzufassen.

Eine besondere Aufmerksamkeit verdient die mediale Hemisphärenwand unmittelbar vor der Lamina terminalis. Hier wächst nämlich die Wand mit ihrem Gegenüber zusammen. Der Verlöthungsprocess beginnt schon auf Stadium B, und die Form und Grösse des Verwachsungsgebiets ist auf den Figg. 25—30 durch Schattirung angedeutet.

Wie wir im vergleichenden Theil sehen werden, ist diese Bildung freilich schon vorher beschrieben und abgebildet worden. Meiner Meinung nach hat man sie aber unrichtig gedeutet und daher auch ungeeignet benannt. Ich schlage dafür den Namen primitive Verwachsungsplatte (*Concrescentia primitiva*) vor.

In dieser Verwachsungsplatte entwickeln sich sämtliche Commissuren des Hemisphärenhirns, nämlich das Corpus callosum, die Fornixcommissur oder das Psalterium<sup>1)</sup> und die Commissura anterior. Der Verwachsungsprocess ist indessen mit der Commissurenbildung nicht zu verwechseln, denn die letztere beginnt erst auf Stadium E, während die Verwachsungsplatte, wie oben erwähnt, schon auf Stadium B auftritt. Uebrigens nehmen die Commissuren im Anfang nur einen kleinen Theil des verwachsenen Bezirks ein.

Man kann zwei distincte, von einander weit entfernte Faserbündel unterscheiden, ein kleineres in dem untern (ventralen) Theil der Verwachsungsplatte und ein grösseres in ihrem obern (dorsalen) Theil. Jenes ist die Commissura anterior, dieses die gemeinsame Anlage des Corpus callosum und des Psalteriums. Aus dieser gemeinsamen Anlage differenziren sich die beiden Commissurensysteme erst spät. So ist bei den ältesten meiner Igelebryonen die Anlage noch einheitlich. Dass indessen die Deutung der Anlage richtig ist, geht unter anderm aus den Entwicklungsvorgängen beim Kaninchen, von welchem ich ältere Stadien untersucht habe, hervor. Hier habe ich nämlich constatiren können, dass aus der einheitlichen Anlage zwei Gebilde hervorgehen, welche durch ihre Lage und den Verlauf ihrer Faserbahnen auf Hirnquerschnitten sich als Corpus callosum und Psalterium erweisen (vgl. die Textfiguren E und F).

1) Auch Fornix transversus und Hippocampuscommissur genannt.

## Pallium s. str.

Da die histogenetischen Vorgänge ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit liegen, mögen hier über die Differenzirungen im Gehirnmantel nur einige kurze Bemerkungen Platz finden. Auf dem Stadium B wird die Wand von dicht gedrängten Zellen mit in vielen Reihen angeordneten Kernen aufgebaut. Ob die Zellen wirklich in vielen Schichten liegen oder das Aussehen eines mehrschichtigen Epithels nur durch die verschiedene Höhe der Kerne in den Zellen bedingt wird, kann ich nicht entscheiden. Ein Unterschied findet sich zwischen der äussern und innern Schicht der Wand, indem die Kerne in dieser etwas dichter liegen als in jener. Doch ist dieser Unterschied noch nicht so stark ausgeprägt. Dies ist indessen auf dem folgenden Stadium der Fall, indem eine äussere kernarme Schicht gegenüber der innern kernreichen scharf hervortritt (vgl. Fig. 52 u. 53).

Auf dem Stadium D tritt in der kernärmern Schicht nur wenig unter der äussern Oberfläche eine Anfangs ganz dünne Lage dicht gedrängter Zellen auf (s. Fig. 54). Zwischen dieser Lage und der Oberfläche befindet sich eine dünne, kernarme Schicht, in welcher sich später Nervenfasern reichlich entwickeln. So wird die äusserste Schicht der Rinde, die sog. moleculare Schicht, gebildet. Die dicht gedrängten Zellen der zweiten Schicht werden zu Pyramidenzellen. Diese zwei Schichten nehmen auf den folgenden Stadien an Dicke zu, und auf Stadium F oder G kann man im Pallium vier von einander gut gesonderte Schichten unterscheiden:

1) Zu äusserst die moleculare Schicht.

2) Die Schicht der Pyramidenzellen. Diese erstreckt sich auf einem Querschnitt, wie auf Fig. 58 zu sehen ist, über das ganze Pallium, von dessen Uebergangsstelle ins Corpus striatum an der Aussenfläche zum Plexus chorioideus an der medialen Wand, oder auf Schnitten vor dessen Ursprungsgebiet — ein solcher ist in der Fig. 55 dargestellt — in gleicher Höhe.

3) Nach innen von der Schicht der Pyramidenzellen liegt eine fibröse Schicht, welche den Namen Stratum radiatum erhalten hat.

4) Am weitesten nach innen eine mächtige, kernreiche Schicht, Stratum Rolandi, welche gegen das Hirnlumen von Ependym bekleidet wird.

Auf Stadium G sind die Grenzen zwischen diesen Schichten nicht so scharf ausgeprägt wie auf Stadium F. Ein augenfälliger Unter-

schied von den Verhältnissen auf Stadium F liegt in der grössern Ausbreitung der Schicht der Pyramidenzellen, indem diese Schicht auf Stadium G nicht beim Uebergang des Mantels in den Stammlappen aufhört, sondern, sich fast über den ganzen vordern Theil der ventralen Grosshirnoberfläche erstreckend, auch den Stammlappen bekleidet. Sie bildet die Anlage für die Rinde des schon im Capitel I geschilderten Trigonum olfactorium.

Die Ausbreitung der betreffenden Schicht über das Trigonum olfactorium darf indessen nicht als ein Hervorwachsen der im Pallium befindlichen Pyramidenzellenschicht betrachtet werden. Denn schon auf Stadium F können Zellenanhäufungen im Trigonum olfactorium beobachtet werden, welche nichts anders als die Anlage der erst auf dem folgenden Stadium deutlich entwickelten Pyramidenzellenschicht sind. Sie treten mit der betreffenden Schicht des Mantels erst secundär in Verbindung: Die Fig. 55 zeigt rechts eine und links zwei solche Zellenanhäufungen.

Was die Schichten in der medianen Wand betrifft, so will ich nur einen für die Beurtheilung der Bildung des Ammonshorns nicht unwesentlichen Punkt erwähnen. Wie auf Fig. 58 zu sehen ist und noch deutlicher aus mehr caudal liegenden Schnitten hervorgeht, verläuft die Schicht der Pyramidenzellen in der Ammonsfurche mit dem innern Rand nahezu vollkommen parallel. Die oben besprochene Verdickung der Wand steht also hauptsächlich mit einer Dickenzunahme der molecularen Schicht in Zusammenhang. Wir werden an einer andern Stelle auf diese Frage zurückkommen.

### Lobus olfactorius.

Wie schon im Capitel I erwähnt, erhält der vorderste Theil der Hemisphärenblasen auf Stadium D eine etwas ausgezogene und zugespitzte Form, was in der That als die erste Bildung der Lobi olfactorii zu deuten ist. Dies wird auf Stadium E noch deutlicher. Auf Stadium F fingen die Riechloben an, sich vom übrigen Gehirn durch eine Furche abzuschnüren. Diese eingeschnürte Partie entspricht dem bei vielen andern Thieren ausgezogenen Tractus olfactorius, während der ganze vordere angeschwollene Theil, aus Gründen, die in Capitel I näher angegeben sind, am besten als Bulbus olfactorius bezeichnet wird.

Was den Bau der Bulbuswand betrifft, so zeigt sie auf frühern Stadien dieselben Schichten wie die übrige Hemisphärenwand. So

kann man auf den Stadien B und C eine innere kernreiche und eine äussere kernarme Schicht unterscheiden. Auf Stadium D tritt eine oberflächliche Schicht von Zellen mit grossen, in Alauncochenille sich nur sehr schwach färbenden Kernen auf. Diese Schicht ist an der Vorderfläche des Bulbus am besten ausgebildet und hat hier eine Dicke von 30—40  $\mu$ . Die Zellkerne haben einen Durchmesser von 8—10  $\mu$ , während die Kerne in den umgebenden Theilen der Hirnwand im Allgemeinen nur einen Durchmesser von 5—7  $\mu$  besitzen. Durch den verschiedenen Grad, in dem sie Farbstoffe aufnehmen, sind übrigens die zwei Arten von Kernen leicht zu unterscheiden. Nach der Lage der Schicht und dem Aussehen der Kerne liegt es nahe, diese Zellen als die zukünftigen Mitralzellen, diejenigen Zellen, mit denen die Fila olfactoria in Contact treten, zu deuten.

Ausserhalb dieser Zellenlage findet sich schon auf Stadium D und noch deutlicher ausgeprägt auf folgenden eine kernarme Schicht, welche auf den mit Alauncochenille und Bleu de Lyon gefärbten Präparaten blau erscheint. Diese Schicht erinnert durch ihre Lage an die moleculare Schicht des Mantels, wie die unterliegende Zellschicht mit der Schicht der Pyramidenzellen gewisse Uebereinstimmungen darbietet. Doch will ich erwähnen, dass die resp. Schichten nicht zusammenhängen, sondern die Schicht der Pyramidenzellen biegt in ihrem vordern Theil nach innen um, bis sie die innere kernreiche Schicht nahezu berührt.

Der Bulbus olfactorius des erwachsenen Gehirns besteht indessen auch aus einem andern Element, welches, ursprünglich nicht dem Gehirn zugehörig, mit dem Riechlappen eine innige Verbindung eingeht. Dieser extracerebrale Bestandtheil hat von His den Namen Ganglion olfactorii erhalten. Ich will diesen Namen beibehalten, ohne dem eine allzu grosse Bedeutung beizumessen, da es durch die neuesten Untersuchungen, speciell DISSE's, zweifelhaft geworden ist, ob wirklich die Zellen des Ganglions in ihrer Mehrzahl nervöser Natur sind.

Da wir in diesem Ganglion eine Bildung vor uns haben, die später in so intime Beziehung zum Gehirn tritt, so dürfte eine nähere Schilderung seiner Entwicklung in diesem Zusammenhang am Platze sein.

Schon auf Stadium A habe ich im embryonalen Bindegewebe zwischen der Riechgrube und dem Gehirn jederseits eine kleine Zellenanhäufung gefunden, welche ich ihrer Lage nach als die erste Anlage des Olfactoriusganglions gedeutet habe. Die Zellenanhäufung liegt dem Epithel der Riechgrube dicht an, ist aber vom Gehirn vollkommen isolirt. Eine Auswanderung von Zellen aus dem Epithel in

die Ganglionanlage, wie es von den meisten Verfassern, welche die erste Entwicklung des betreffenden Ganglions untersucht haben, geschildert wird, habe ich nicht constatiren können; doch sind vielleicht die von mir angewandten Methoden nicht geeignet, solche Prozesse scharf hervortreten zu lassen. Eine spindelförmige, an bipolare Ganglienzellen erinnernde Gestalt der Zellen, wie sie His beschreibt, habe ich auch nicht sehen können, und dazu macht die ganze Anlage einen mehr compacten Eindruck als die Ganglienanlage, welche His (1889, p. 718, fig. 29) abbildet.

Auf Stadium B hat sich die Ganglienanlage gestreckt und ist zu einer stabförmigen Bildung geworden, welche sich zwischen der Nasenhöhle und dem Gehirn erstreckt. Auf diesem Stadium hat sich nämlich die Nasenhöhle schon eingestülpt, an welcher Einstülpung natürlich vor allem die Riechgrube theilnimmt. Der Theil des Hemisphärenhirns, mit welchem das Riechganglion in Verbindung tritt, ist derjenige, wo sich später die Lobi olfactorii entwickeln.

Um von der Grösse des Ganglions auf diesem Stadium eine Vorstellung zu geben, mögen hier einige Maasse folgen: Die grösste Länge des Ganglions beträgt ca. 700  $\mu$ , und auf einem Querschnitt durch die Mitte des Ganglions beläuft sich der Durchmesser, welcher mit der Sagittalebene parallel ist, auf 70  $\mu$ , während der gegen die Sagittalebene rechtwinklige 115  $\mu$  misst. Die Länge des Ganglions kann nur ungefähr angegeben werden, da es sowohl das Riechepithel wie die Hirnwand unter spitzem Winkel trifft und also zugespitzt allmählich aufhört. Die zwei letzten Messungen gelten nur für die mittlere und die obere Partie, denn der dem Riechepithel am nächsten liegende Theil nimmt an Grösse allmählich zu, was natürlich mit der Ausbreitung der Nervenfasern im Epithel in Zusammenhang steht.

Das Ganglion besteht theils aus Nervenfasern, theils aus Zellen, welche gleichmässig im ganzen Ganglion verbreitet sind.

Auf Stadium C zeigt das Riechganglion eine beträchtliche Grössenzunahme und hat auch viele Umgestaltungen der Form erfahren. Das proximale Ende beginnt nämlich den vordersten zugespitzten Theil der Hemisphäre müthenartig zu umfassen, während das distale Ende sich in viele Zweige zertheilt hat, welche Fasern von verschiedenen Bezirken des Riechepithels führen. Der Theil der Hemisphäre, der vom Ganglion umfasst wird, ist, näher bestimmt, der ventro-laterale Theil der vordern Spitze. Eine Vorstellung von der Form des Ganglions auf dieser Entwicklungsstufe giebt die Fig. 50, welche einen Querschnitt durch

den vordern Theil der Grosshirnhemisphären und die Riechganglien darstellt. Die Fig. 51 zeigt die wichtigste Partie von der Fig. 50 bei stärkerer Vergrößerung. Die distalen Zweige sind nur undeutlich zu sehen und ausserdem durch das Dazwischentreten eines Blutgefässes unterbrochen. Am besten tritt ein Zweig an der linken Seite der Figur hervor. Der geringe Grad, in welchem die distalen Zweige auf der Photographie hervortreten, steht damit in Zusammenhang, dass die Kerne des Ganglions sich in dem proximalen Abschnitt angesammelt haben, während die distalen Theile hauptsächlich von Nervenfasern gebildet werden. Es lässt sich also eine Wanderung der Zellen gegen das Gehirn constatiren, was ja nichts Unerwartetes war, da, wenn die Angaben der Verfasser richtig sind, das Ganglion ursprünglich von Zellen aus dem Riechepithel entstanden ist.

Auf den folgenden Stadien gewinnt das Riechganglion eine grössere Contactfläche mit dem Gehirn. Zu gleicher Zeit setzt sich auch der Lobus olfactorius vom übrigen Gehirn ab.

Auf welchem Stadium eine innigere Vereinigung von Riechganglion und Bulbus olfactorius, d. h. ein Hereinwachsen von Nervenfasern in das Gehirn stattfindet, habe ich mit meinen Methoden nicht mit Sicherheit entscheiden können. Doch halte ich es für wahrscheinlich, dass schon auf Stadium C oder D einzelne Fasern hineinzuwachsen beginnen; ich habe nämlich Bilder gesehen, welche darauf hindeuten.

Auch Blutgefässe wachsen vom Ganglion in den Bulbus hinein, ein Process, der schon auf Stadium C beginnt.

Die Verbindung, welche durch die Nervenfasern hergestellt wird, ist indessen nicht von festerer Natur. Denn wenn man ein Embryonalgehirn aus dem Schädel herausnimmt, bleibt das Riechganglion im Schädel zurück. So sind die von mir in den Figg. 13—21 abgebildeten Gehirne ohne das mit dem erwachsenen Gehirn innig verschmolzene Olfactorius-Ganglion dargestellt.

Die auf Stadium D fast glatte, auf den folgenden Stadien aber mehr und mehr rauhe Oberfläche des Bulbus steht mit der allmählich zunehmenden Verbindung zwischen Ganglion und Bulbus in Zusammenhang.

### Capitel III.

#### Zwischenhirn.

Betrachten wir zuerst die Bildungen näher, welche in der Medianebene liegen und deshalb am besten auf medianen Sagittalschnitten

studirt werden, um später zu einer nähern Untersuchung der Seitenwände auf Quer- und Sagittalschnittserien überzugehen. Wir wollen dabei die verschiedenen Bildungen jede für sich beschreiben und beginnen am Dach an der Grenze gegen das Mittelhirn.

Die Commissura posterior, welche diese Grenze markirt, soll in Zusammenhang mit dem Mittelhirn näher geschildert werden, und wir gehen deshalb zu einem unmittelbar vor ihr liegenden Gebilde, nämlich der Epiphyse, über.

Auf Stadium A ist im Dach des noch ungetheilten Vorderhirns die Lage der zukünftigen Epiphyse noch nicht zu bestimmen. Dies gelingt erst auf Stadium B, indem hier die ersten Spuren einer Commissura posterior auftreten. Dicht vor ihr tritt später die Epiphyse auf, dadurch lässt sich der fragliche Punkt ungefähr feststellen.

Die erste Andeutung einer Epiphysenanlage zeigt sich aber erst auf Stadium C und zwar als eine Ausbuchtung des Daches. Diese Ausbuchtung tritt schärfer hervor, wenn man die Innenfläche des Daches berücksichtigt, weil die Hirnwand in der Mitte der Ausbuchtung dünner ist als in den umgebenden Theilen (vgl. Fig. 40).

Der Unterschied zwischen dem äussern und innern Contour des Daches an einem Medianschnitt wird auf dem nächsten Stadium noch deutlicher (Fig. 41). Das Dach bildet nämlich zwei gegen das Lumen einspringende Wülste, einen vor und einen hinter der Epiphysenanlage. Theils sind diese Wülste durch eine starke Entwicklung der innern kernreichen Wandschicht bedingt, theils sind die vor und hinter der Epiphyse liegenden Commissuren als Ursachen dieser Wülste zu betrachten. Dahinter liegt ja die schon erwähnte Commissura posterior, und davor beginnt die Commissura superior sich zu entwickeln. Diese Commissur gewinnt auf den folgenden Stadien E und F an Mächtigkeit und erhält auch im Querschnitt (auf Medianschnitten durch das Gehirn) eine andere Form. Von Anfang an liegt das Faserbündel ganz oberflächlich und zeigt im Querschnitt seine grösste Ausdehnung parallel mit der Hirnwand (Fig. 41). Auf Stadium F ist die Commissur tiefer gerückt und hat sich abgerundet, ja, das Bündel zeigt sogar seinen grössten Querdurchmesser rechtwinklig gegen die Wandoberfläche (Fig. 43). Stadium E bildet in dieser Hinsicht ein gutes Uebergangsstadium zwischen den Stadien D und F.

Während die Commissura superior sich ausgebildet hat, ist auch die Epiphyse in ihrer Entwicklung fortgeschritten (vgl. Fig. 41–43). Bemerkenswerth ist jedoch, dass die Epiphyse, auch wenn sie ihre

grösste Ausbildung erreicht hat, nur unbedeutend über die Hirnoberfläche sich erhebt.

Stadium G stimmt in Bezug auf Epiphysis und Commissura superior sehr gut mit dem Stadium F überein, so dass ich keine specielle Abbildung der fraglichen Hirnpartie von Stadium G geliefert habe. Uebrigens verweise ich bezüglich dieses Stadiums auf Fig. 30, wo so wohl die Epiphyse wie die Commissur, wenn auch in kleinerm Maassstab, zu sehen ist.

Querschnitte zeigen, dass die Epiphysenausstülpung ihre grösste Erstreckung in der Breite hat. Bis auf Stadium F bildet sie aber nur einen einfachen Blindschlauch; auf Stadium G beginnt sie Hohlsprossen zu entsenden, was besonders in den lateralen Theilen stattfindet.

Vor der Commissura superior bildet das Hirndach eine Ausbuchtung, welche wohl theilweise nur scheinbar ist, indem sie eine von der Commissur nicht niedergedrückte Partie des Daches repräsentirt, zum Theil aber als eine wirkliche, nicht durch die Gegenwart der Commissura superior bedingte Bildung aufzufassen ist. Wenigstens scheint die Fig. 43 für eine solche Auffassung zu sprechen, denn hier erhebt sich die fragliche Bildung beträchtlich über das umgebende Dach. Auf eine Deutung dieses Gebildes werden wir im vergleichenden Theil zurückkommen.

Vor dieser ausgebuchteten Partie beginnt die mediale Wand ventralwärts sich herabzusenken. Es ist dieser abfallende Theil, welcher sich in die *Tela chorioidea media* umwandelt. Das erste Auftreten dieser Adergeflechtsbildung findet auf einer Entwicklungsstufe zwischen meinen Stadien D und E statt. Denn während auf dem Stadium D die Wand in einem einfachen nach aussen convexen Bogen ohne alle Einstülpungen verläuft, ist auf dem Stadium E die epitheliale Wand durch die Adergeflechtshäute in reichlichen Falten und Zotten gegen das Lumen hineingetrieben.

Um ein vollständiges Bild dieses Wandabschnittes, der auf spätern Stadien an der Bildung des Plexus chorioideus theilnimmt, zu erhalten, muss man auch Quer- und Horizontalschnitte untersuchen. Es zeigt sich hierbei, dass die Wand in der Medianebene eingedrückt ist, so dass man, eine Querschnittserie von vorn nach hinten durchmusternd, das Zwischenhirn zuerst als eine paarige Bildung mit doppeltem Lumen erhält. Dies ist schon auf Stadium C ange-

deutet<sup>1)</sup>, auf Stadium D aber sehr gut ausgebildet (Fig. 54.) Aus der Textfigur G, welche eine Partie eines Horizontalschnitts vom Stadium D darstellt, erhält man eine gute Vorstellung von der Form der fraglichen Wandpartie. Der Schnitt geht ungefähr durch den mittlern Theil derselben; folgt man der Schnittserie dorsalwärts, so sieht man, dass die mediale Einbuchtung allmählich aufhört, wie man sich der Commissura superior nähert.

Der mediale Plexus erstreckt sich ventralwärts bis zu einem Punkt, der schon auf frühern Stadien, ehe die Plexusbildung noch eingetreten ist, wohl markirt hervortritt. Man kann nämlich schon früh an der Vorderwand des Zwischenhirns zwei Abschnitte

unterscheiden: einen obern, welcher dünn und epithelial ist, und einen untern, welcher der Con-

rescencia primitiva dicht anliegt und durch sie indirect verdickt ist und grosse Festigkeit erhalten hat. Da, wo der epitheliale Abschnitt in den andern übergeht, bildet sich eine Sförmige Krümmung, welche schon auf Stadium B angedeutet ist, aber erst auf dem nächsten ihre typische Form erhält. (Siehe Fig. 25 und 26.)

Die Ausbuchtung, welche die untere Curve der Sförmigen Krümmung repräsentirt, hat mit dem Recessus olfactorius impar, welcher von verschiedenen Verfassern beschrieben worden ist, nichts zu thun. Sie ist überhaupt eine secundäre Bildung, die mit der Entstehung der paarigen Hemisphärenbläschen und der Hirnsichel im Zusammenhang steht. Wenn nämlich die Hirnsichel den medianen, zwischen den Grosshirnhemisphären gelegenen dünnen Wandabschnitt niederdrückt oder wenigstens in seinem Wachstum hemmt, bleibt dagegen der von der Conrescencia primitiva gestützte untere Wandabschnitt, in Folge seiner grössern Widerstandsfähigkeit, von diesem Druck unberührt.

Die primitive Verwachsungsplatte ist schon vorher näher be-

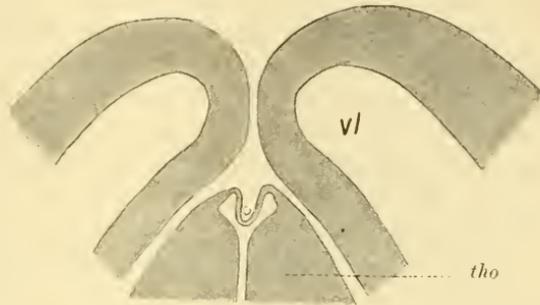


Fig. G. Horizontalschnitt durch den vordersten Theil des Zwischenhirns und die angrenzenden Partien der Grosshirnhemisphäre von Stadium D. *vl* Ventriculus lateralis, *tho* Thalamus opticus.

1) Es ist aber so schwach entwickelt, dass es am Wachsmodele nicht zum Ausdruck gekommen ist.

schrieben worden, da sie ein Theil des Hemisphärenhirns ist. Das gegen den dritten Ventrikel gewandte Ependym repräsentirt die ursprüngliche Zwischenhirnwand, die Lamina terminalis.

Verfolgen wir an Medianschnitten die Zwischenhirnwand weiter, so begegnen wir einer dünnen Partie, die sich zwischen der Verwachungsplatte und dem Chiasma nervorum opticorum erstreckt. Diese Wandpartie ist der Theil der Lamina terminalis, welcher von der Verwachungsplatte nicht gestützt und verdickt ist.

Beim Uebergang der Lamina terminalis in das Chiasma bildet der innere Contour der Wand einen Winkel, welcher ausschliesslich dadurch hervorgerufen wird, dass die vom Chiasma verursachte Verdickung in das Lumen hineinragt, denn am äussern Contour macht sich keine Knickung bemerkbar. Diese Erweiterung des Lumens wird gewöhnlich in der Literatur als *Recessus praeopticus* bezeichnet. Andere Verfasser nennen sie kurz *Recessus opticus*.

Hinter dem Chiasma liegt eine andere Ausbuchtung, der *Recessus postopticus*. Sie steht im Gegensatz zum *Processus praeopticus* mit einer Knickung der Wand in Zusammenhang. Diese Knickung ist auf Stadium B am schärfsten ausgeprägt; die Wand bildet hier ungefähr einen rechten Winkel. Der Winkel nimmt aber in den folgenden Stadien mehr und mehr ab, so dass beim erwachsenen Gehirn der *Recessus postopticus* wie der *Recessus praeopticus* nur durch das Hineinspringen des Chiasmas gegen das Lumen gebildet wird.

Die Wand hinter dem Chiasma ist relativ dünn und bildet die sog. *Lamina postoptica*, welche, wenigstens auf spätern Stadien, nur die halbe Länge des vom Chiasma eingenommenen Wandtheils beträgt. Dahinter liegt der *Processus infundibuli*, welcher, wie bekannt, an der Bildung der Hypophyse Theil nimmt und am Schluss dieses Capitels in Zusammenhang mit dem vom Pharynx abstammenden Theil dieses Organs behandelt werden wird. Nach Bildung des *Processus infundibuli* setzt sich die Wand in fast verticaler Richtung fort.

Nun zeigen sich aber in der relativen Lage dieser vier Wandabschnitte — Chiasma, *Lamina postoptica*, *Processus infundibuli* und der Wand dicht hinter demselben — nicht unwesentliche Verschiebungen. Man kann nämlich an der medialen Zwischenhirnwand vom Stadium B bis zum erwachsenen Gehirn einen ventralen Wandabschnitt von der gegen den mittleren Schädelbalken grenzenden Hinterwand unterscheiden. Die Grenze der beiden Abschnitte ist auf allen Stadien mit Ausnahme des Stadiums C gut markirt, hat aber auf Stadium B eine andere Lage als auf den Stadien D und den folgenden. Auf Stadium

B liegt die Grenze dicht hinter dem Chiasma im Recessus postopticus, während sie auf spätern Stadien mit der Austrittsstelle des Processus infundibuli zusammenfällt. Das Stadium C stellt eine Zwischenstufe dar, indem die Lamina postoptica weder der ventralen Wand noch der Hinterwand zuzurechnen ist, sondern den Winkel zwischen beiden abstumpft. Besser als durch jede Beschreibung werden diese Verhältnisse durch die Figg. 25—30 und 31—36 erläutert.

Die hinter — oder wie man auch sagen kann, dorsal vom — Processus infundibuli gelegene Wand bleibt auf einer Strecke ziemlich dünn. Diese Wandpartie, welche dem mittlern Schädelbalken anliegt, zeigt auf Medianschnitten eine sehr wechselnde Form auf den verschiedenen Stadien. Auf Stadium A ist die Wandpartie, welche der zukünftigen dünnen Hinterwand des Zwischenhirns entspricht, nach aussen convex, während derselbe Wandtheil auf Stadium B nach aussen schwach concav ist. Concav ist die Wand auch auf den zwei folgenden Stadien, ja die Biegung wird sogar stärker ausgeprägt, so dass sie auf Stadium D am stärksten ausgeprägt ist. Später ändern sich die Verhältnisse, denn auf Stadium E finden wir die fragliche Wandpartie auf einem Medianschnitt fast gerade verlaufend, und auf Stadium F bildet sich eine nach aussen (hinten) gerichtete Convexität, welche sich bis zum erwachsenen Gehirn erhält. Diese Verhältnisse gehen aus den Figg. 24—30 sowie aus Fig. 23 hervor.

Dorsal von diesem dünnen Wandabschnitt folgt eine Wandpartie, die ohne scharfe Grenze in den Mittelhirnboden übergeht. Sie bildet den vordersten Theil der Haube. Wie aus den Figuren hervorgeht, ist die Grenze zwischen dieser Partie und der vorher erwähnten dünnen Wand auf Medianschnitten sehr scharf ausgeprägt. Dies hängt damit zusammen, dass die mächtigen Faserbahnen, welche im Mittelhirnboden und in dem verdickten Abschnitt der Zwischenhirnwand liegen, lateralwärts auseinander weichend, die Medianebene frei lassen. An diesem Uebergang zwischen dem dünnern und dickern Wandabschnitt entsteht eine Ausbuchtung des Lumens, welche den Namen Recessus mammillaris erhalten hat, denn in den diesen Recessus begrenzenden Seitenwänden liegen die Corpora mammillaria. Der Recessus mammillaris ist auf dem Stadium D am besten ausgebildet, wird aber auf den folgenden Stadien mehr und mehr zurückgebildet und ist am erwachsenen Gehirn nur schwach angedeutet.

Auf den Stadien B und C sieht man gerade da, wo die Wand sich soeben zu verdicken begonnen hat, eine kleine durch reiche Zellwucherung verursachte vorspringende Partie, welche von dem dickern,

dem Mittelhirnboden am nächsten liegenden Wandtheil durch eine relativ dünnere Stelle getrennt ist. Ich habe diese Erhabenheit mit dem von KUPFFER bei *Acipenser* beschriebenen Tuberculum posterius homologisirt. Bei weiterem Dickenwachsthum der Wand verschwindet das Tuberculum posterius als selbständige Bildung und verschmilzt mit der übrigen verdickten Wand (Fig. 27).

Wir sind jetzt bei unserer Betrachtung der Zwischenhirnwand an Medianschnitten wieder beim Mittelhirn angelangt, nachdem wir sie Stück für Stück verfolgt haben, und wir wollen jetzt unsere Aufmerksamkeit den Seitenwänden des Zwischenhirns zuwenden.

Diese bestehen im Gegensatz zu den medialen Wänden aus sehr verdickten Partien. Gewöhnlich wird dies in den Handbüchern kurz so ausgedrückt, dass die Seitentheile des Zwischenhirns sich verdicken und die Thalami optici bilden. Indessen ist dieser Ausdruck nicht allzu wörtlich zu nehmen, denn die Thalami optici sind, wenigstens auf gewissen Stadien, an der Begrenzung der Seitenventrikel betheiligt, auch wird ein Theil der Zwischenhirnwand vom Stammganglion gebildet.

Wie diese Verhältnisse zu Stande kommen, wird durch Vergleichung der verschiedenen Entwicklungsstufen klar. Da die fraglichen Verhältnisse in der Literatur sehr verschieden beurtheilt worden sind, wollen wir die verschiedenen Stadien in dieser Hinsicht kurz betrachten.

Auf dem Stadium B zeigen die Wände da, wo sich später die Thalami optici entwickeln, nur unbedeutende Verdickungen. Das Stammganglion ist aber etwas besser ausgebildet. Auf Stadium C ist auch der Thalamus opticus durch eine deutliche Verdickung repräsentirt. Die Fig. 12, Taf. 14, und die Textfigur H geben zusammen eine gute Vorstellung von der Lage und Form des Corpus striatum und des Thalamus opticus auf Stadium C. Wie die Fig. 12 zeigt, liegt die Thalamus opticus-Anlage — oder, wie wir kurz sagen können, der Thalamus opticus — dorsal vom Foramen Monroi, während das Corpus striatum ventral von demselben liegt. Wie aus der Textfigur ersichtlich, ist der grösste Theil des Thalamus dem dritten Ventrikel zugewandt, beim Foramen Monroi aber biegt der Thalamus um, begrenzt das Foramen und nimmt schliesslich auch an der Begrenzung des Seitenventrikels Theil. Das Corpus striatum ist auf demselben Schnitt zwischen Gross- und Zwischenhirn gleichmässig vertheilt, so dass seine laterale Hälfte in der Grosshirnhemisphäre liegt und den Seitenventrikel begrenzt, seine mediale Hälfte dagegen dem Zwischenhirn zugehört und einen Theil der Wand des dritten Ventrikels bildet.

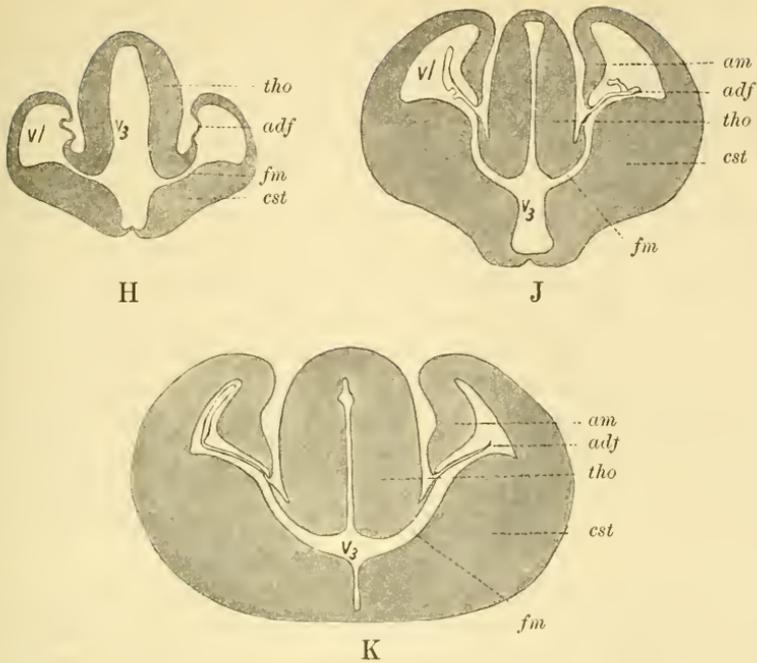


Fig. H—K. Zwei Querschnitte durch Hemisphärenhirn und Zwischenhirn von den Stadien C, D und F, um das Wachstum und die Lage des Thalamus opticus zu zeigen. Alle drei Schnitte gehen durch das Foramen Monroi. Bezeichnungen wie an den Tafelfiguren.

Vom Foramen Monroi läuft an der Innenfläche der lateralen Zwischenhirnwand nach hinten eine Furche, welche wir mit dem Namen Sulcus Monroi bezeichnen können (vgl. Fig. 12). Diese Furche ist ganz kurz, stösst aber mit einer andern seichten Furche zusammen, die schräg nach unten und hinten zum hohlen Opticusstiel verläuft. Diese letztgenannte seichte Furche kann als die hintere Grenze des Stammganglions betrachtet werden. Hinter der Furche liegt der Theil der Zwischenhirnwand, welcher den Namen Hypothalamus erhalten hat. Da der Hypothalamus nach oben mit dem eigentlichen Thalamus zusammenhängt, so steht also der hinterste Theil des Stammganglions, wenn auch nur indirect, mit dem Thalamus in naher Verbindung.

Auf spätern Stadien wird der Sulcus Monroi mehr und mehr verwischt, und die seichte gegen den Opticusstiel ziehende Furche verschwindet. Dadurch kommt das Stammganglion in noch innigere Beziehung zum Thalamus.

Die Textfiguren J und K stellen Querschnitte von den Stadien D und F dar. Sie zeigen, dass der den dritten Ventrikel begrenzende Theil der Thalamusanlage an Dicke stark zunimmt, während der schon von Anfang bedeutend kleinere Theil, welcher an der Begrenzung des Lateralventrikels Theil nimmt, keinem Wachsthum unterworfen ist. Mit der fortschreitenden Entwicklung entsteht auch eine schärfere Begrenzung des Zwischenhirnthteils des Thalamus von dem Hemisphärenabschnitte desselben. Auf Stadium C gehen die beiden Abschnitte mit einer runden Krümmung in einander über, und es ist schwer, eine bestimmte Grenze zwischen ihnen zu ziehen (vgl. Textfig. H). Schon auf dem nächsten Stadium ändern sich diese Verhältnisse in so fern, als durch die Dickenzunahme des Zwischenhirnabschnitts die einander zugekehrten Aussenflächen einander näher rücken, ohne dass jedoch eine Berührung, noch weniger eine Verschmelzung stattfindet. Die Umbiegungsstelle wird hierdurch schärfer markirt. Wir kommen im vergleichenden Theil auf diese Entwicklungsvorgänge zurück.

Das Stammganglion entwickelt sich im Anfang mehr gleichmässig, indem beim Stadium C auf einem durch das Foramen Monroi gehenden Querschnitt der Zwischenhirntheil und der Hemisphärentheil an Grösse gleich sind (vgl. Textfig. H). Auf spätern Stadien steht jedoch der Zwischenhirntheil zurück. Diese zwei Theile, die wir auf Querschnitten durch das Foramen Monroi als Hemisphärentheil und Zwischenhirntheil des Stammganglions unterschieden haben, erstrecken sich jener nach vorn, dieser nach hinten. Es ist diese letztere Partie, welche später mit der übrigen Seitenwand des Zwischenhirns verschmilzt. Bei dem erwachsenen Gehirn nennt man gewöhnlich nur den in den Seitenventrikel hineinragenden Theil das Stammganglion, während der Zwischenhirntheil nicht von der übrigen Seitenwand des Zwischenhirns — dem Thalamus — getrennt wird. Entwicklungsgeschichtlich hängt er aber mit dem Corpus striatum eng zusammen.

Durch den die beiden Theile verbindenden Abschnitt ziehen mächtige Faserbündel, unter anderm der Tractus strio-thalamicus (vgl. Fig. 58).

In den Seitenwänden des Zwischenhirns, in den Thalami optici in weiterm Sinne, hat man bei den niedern Vertebraten, namentlich bei den Reptilien, eine recht grosse Anzahl von Gangliencentren gefunden, die hier deutlicher hervortreten als bei den Säugethieren, wo ihre Begrenzung unter einander oft grössere Schwierigkeiten darbietet,

Man konnte daher erwarten, dass diese Gebilde bei den Säugethieren während der Ontogenese deutlicher als bei erwachsenen Gehirnen hervortreten würden. Ich habe daher meine Aufmerksamkeit speciell auf solche Gebilde gerichtet, aber mit den von mir angewandten Methoden nur wenige Ganglien deutlich begrenzt gefunden. Vielleicht würden andere Fixirungs- und Färbungsmethoden ein anderes Resultat geben.

Einige Ganglien, die ich unterscheiden konnte, sollen hier kurz erwähnt werden. In Zusammenhang mit ihnen sollen auch einige Faserbahnen, die in der Seitenwand des Zwischenhirns verlaufen und auf meinen Präparaten deutlich hervortreten, besprochen werden.

Eines dieser Ganglien ist das Ganglion habenulae. Es liegt im obern Theil der Seitenwand, welcher den Namen Epithalamus erhalten hat. Die beiden Ganglia habenulae liegen gleich ventral von der Epiphyse und natürlich etwas lateral — sie liegen ja in den Seitenwänden, während die Epiphyse als ein unpaares Organ in der Medianebene liegt.

Als eine gut begrenzte, von Cochenille stark roth gefärbte Zellenanhäufung tritt das Ganglion habenulae auf meinen Schnittserien nur vom Stadium E an hervor. Auf frühern Stadien lässt es sich nicht von der umgebenden Zellenmasse abgrenzen, obgleich seine Lage durch die Richtung und das Aufsplintern einiger mächtigen Faserbahnen genügend gekennzeichnet ist.

Der mächtigste dieser Faserzüge ist das MEYNERT'sche Bündel, Fasciculus retroflexus oder Tractus habenulo-peduncularis, welches, wie der letzte Name andeutet, vom Ganglion habenulae nach hinten bis in den Mittelhirnboden, zum Ganglion interpedunculare, zieht. Dieser Fasciculus retroflexus erreicht früh eine mächtige Entwicklung, indem er schon auf Stadium C eine ansehnliche Faserbahn darstellt. Er ist auch eine phylogenetisch sehr alte Faserbahn, die von den Cyclostomen durch die ganze Vertebratenreihe hinauf verfolgt werden kann. Es ist die frühe Entwicklung dieses Faserbündels, welche es möglich macht, die Anlage des Ganglion habenulae schon auf Stadium C örtlich zu bestimmen. Verfolgt man nämlich den leicht erkennbaren Fasciculus retroflexus nach vorn und oben, so findet man, dass sich der Faserzug aufsplittert und in einer kernreichen Partie des Epithalamus endet.

Wie oben erwähnt, beginnt auf Stadium D die Commissura superior sich zu entwickeln, und man kann auf den Schnittserien ohne Schwierigkeit verfolgen, wie wenigstens ein Theil der Commissurfasern auf

beiden Seiten nach unten herabzieht und in derselben Partie des Epithalamus, wo die Fasern des Fasciculus retroflexus endigen und welche wir deshalb als Ganglion habenulae zu betrachten haben, sich auch verliert.

Wenn das Ganglion habenulae später sich deutlich abgrenzt, zeigt es auf Querschnitten durch das Gehirn eine fast kreisrunde Form.

Ausser den genannten zwei Faserzügen, der Commissura superior und dem Fasciculus retroflexus, enden auch andere Nervenbahnen im Ganglion habenulae. So ist es ja bekannt, dass unter andern auch Faserbündel aus dem Riechgebiet des Vorderhirns, der Tractus olfacto-habenularis, und aus dem Hirnmantel, Tractus cortico-habenularis, im Ganglion habenulae ihre Endstelle haben. Es sind diese von vorn kommenden Bündel, welche zusammen die sog. Taenia thalami bilden. Diese Faserbahnen treten an meinen Präparaten nicht so deutlich hervor, dass ich sie verfolgen könnte, obgleich man mit Sicherheit constatiren kann, dass von vorn kommende Nervenfasern wirklich in die Ganglia habenulae eintreten.

Ein anderes interessantes Ganglienpaar bilden die Corpora mammillaria. Diese Ganglien werden am besten an ein wenig seitlich von der Medianebene gelegenen Sagittalschnitten studirt, doch treten sie natürlich auch an Querschnitten gut hervor. Ihre Lage ist leicht zu bestimmen. Sie liegen nämlich in der Seitenwand beiderseits von der Ausbuchtung des dritten Ventrikels nach hinten, welche wir an Medianschnitten unter dem Namen Recessus mammillaris kennen gelernt haben. Vom Corpus mammillare gehen Faserbahnen in verschiedenen Richtungen aus, unter denen sich indessen nur eine auf meinen Schnittserien verfolgen lässt. Sie geht vom Corpus mammillare in einem Bogen nach vorn und nach oben, um sich mit den mächtigen Nervenbahnen im Mittelhirnboden zu vereinigen. Dieses Bündel ist unter dem Namen Haubenbündel des Corpus mammillare bekannt.

In dem eigentlichen Thalamusgebiet habe ich keine distincten Ganglien oder Kerne unterscheiden können, sondern der mittlere Theil der Zwischenhirn-Seitenwand wird von einer einheitlichen an Zellkernen reichen Gewebsmasse gebildet, welche ziemlich reichlich von Faserbahnen durchkreuzt wird.

Die Verschmelzung der Thalami optici mit einander zur Bildung der Commissura media — oder nach der neuern Nomenclatur Massa intermedia — ist erst auf Stadium G eingetreten. Die Lage und Erstreckung der Verschmelzung ist auf der Fig. 30 angedeutet. Eine Vorbereitung zum Verlöthungsprocess macht sich auf

Stadium F bemerklich, indem die Innenflächen der beiden Sehhügel sich einander genähert haben, ohne dass jedoch ein Contact stattfindet.

### Die Hypophyse.

Obgleich die Hypophyse ein ontogenetisch und phylogenetisch dem Gehirn theilweise fremdes Gebilde ist, muss doch eine Beschreibung ihrer Entwicklung hier Platz finden. Freilich ist die Ontogenese des betreffenden Organs bei vielen Säugethieren untersucht worden, doch bieten die bei den verschiedenen untersuchten Arten gewonnenen Resultate in vielen Punkten mit einander nur geringe Uebereinstimmung dar, und übrigens ist die Hypophyse noch ein so räthselhaftes Organ, dass jede Erweiterung unserer Kenntniss ihrer Morphologie wünschenswerth ist. So betont einer der Verfasser, welche sich in der letzten Zeit mit der Hypophysenentwicklung beschäftigt haben, nämlich SALZER, nachdem er die Unterschiede in der Hypophysenentwicklung beim Schwein und Meerschweinchen erwähnt, dass man erst durch vielfache Einzeluntersuchungen zu allgemein gültigen Resultaten kommen kann.

Gehen wir zu einer Betrachtung der Hypophyse bei den verschiedenen von mir untersuchten Stadien über, so finden wir, dass auf dem Stadium A nur eine Andeutung einer Hypophysenanlage sich vorfindet, indem nämlich der sog. Hypophysenwinkel schon zum Vorschein gekommen ist (Fig. 24 *hw*). Dieser Winkel ist, wie bekannt, die Anlage der RATHKE'schen Tasche; er bildet einen Theil der primitiven Mundbucht und liegt unmittelbar vor der Rachenhaut. Diese war bei dem Embryo, welcher der Fig. 24 zu Grunde liegt, zerrissen<sup>1)</sup>, doch ist ihre Anheftungsstelle auf dem Sagittalschnitt deutlich zu sehen und auf der Figur durch den punktirten Contour angedeutet.

Von dem Processus infundibuli ist noch nichts zu sehen, sondern die hintere und die ventrale Wand des Zwischenhirns bilden auf einem Sagittalschnitt mit einander eine regelmässige Curve, ohne winklige Knickung.

1) Ob dieses Zerreißen als ein bei der Fixirung entstandenes Kunstproduct zu betrachten ist oder dem natürlichen Durchbruch entspricht, kann ich nicht entscheiden. Ein Unterschied von dem gewöhnlichen Vorgang besteht darin, dass bei *Erinaceus* kein Rest der Rachenhaut an der dorsalen Schlundwand sitzen bleibt. Liegt hier kein Kunstproduct vor, so kann die Abwesenheit der betreffenden Hautduplicatur möglicher Weise mit dem Fehlen der SESSEL'schen Tasche in Zusammenhang stehen. Auf die Frage der SESSEL'schen Tasche werden wir im zweiten Theil zurückkommen.

Auf Stadium B hat die Entwicklung der Hypophyse grosse Fortschritte gemacht. Die RATHKE'sche Tasche ist wohl ausgebildet. Man kann an ihr zwei Theile unterscheiden: die eigentliche Hypophysentasche und den Hypophysengang (Fig. 31). Der letztere, welcher die eigentliche Hypophysentasche mit dem Epithel des Schlundes verbindet, hat im obern Theil noch sein ursprüngliches Lumen, während in dem untern Theil das Lumen obliterirt ist. Die Formverhältnisse der Trichter-Hypophysenregion auf den verschiedenen Stadien, wie sie auf einem Medianschnitt hervortreten, gehen aus den Figg. 31—36 am besten hervor. Um lange und unnöthige Beschreibungen zu vermeiden, verweise ich auf diese Figuren und will nur auf einige interessante Eigenthümlichkeiten aufmerksam machen.

Wie auf Fig. 33 zu sehen ist, beginnt auf Stadium D eine Nervenfasermasse sich von der schon auf Stadium C vorhandenen Sehnervenkreuzung nach hinten zu erstrecken. Auf Stadium E hat der Fortsatz sich verlängert, so dass er den Anfangstheil des Processus infundibuli erreicht. Auf den folgenden Stadien F und G erstreckt sich die Fasermasse auch auf einen Theil des Processus infundibuli. Der Fortsatz zeigt auf Sagittalschnitten wie das Chiasma quer oder etwas schräg getroffene Nervenfasern und kann durch seine Structur nicht von dem eigentlichen Chiasma unterschieden werden, sondern geht in dieses ohne deutliche Grenze über. Betrachtet man aber auf einem Medianschnitt das Chiasma und die von ihm sich nach hinten erstreckende Faserschicht bei stärkerer Vergrösserung, mit besonderer Aufmerksamkeit auf den Verlauf der Nervenfasern, so bemerkt man, dass die Fasern in dem vordern Theil des Chiasma mehr quer, in dem hintern Theil und dem Fortsatz dagegen mehr schräg getroffen sind.

Auf einem Querschnitt durch den vordern Theil des Processus infundibuli auf den Stadien F und G kann man an der Wand zwei Schichten unterscheiden: eine innere, welche aus einem mehrschichtigen Ependym besteht, und eine äussere, die von Nervenfasern gebildet wird. An der ventralen Wand werden die Fasern schräg getroffen, an den lateralen Wänden dagegen liegen sie mit der Schnittfläche parallel. Eine genauere Untersuchung von Querschnitten bei stärkerer Vergrösserung zeigt deutlich, dass in der Medianebene eine wahre Kreuzung stattfindet.

Beim erwachsenen Thier ist von der fraglichen, hinter dem Chiasma liegenden Nervenfasermasse wenigstens mit der WEIGERT'schen Hämatoxylinmethode nichts zu sehen.

Die Bedeutung dieser hinter dem Chiasma liegenden Fasermasse kann nur durch Vergleichung mit den Verhältnissen, die uns bei niedern Vertebraten begegnen, klar werden, und diese Frage soll deshalb in der zweiten Abtheilung dieser Arbeit erörtert werden.

Vom Anfang an bildet der Processus infundibuli einen hohlen Schlauch, welcher der Form nach mit einem Handschuhfinger verglichen werden kann. Vom Stadium D an beginnt das Lumen in dem hintern Theil zu verschwinden. Dies steht mit einem Vorgang in Zusammenhang, welcher in der Literatur gewöhnlich so beschrieben wird, dass der Trichterfortsatz den Charakter des Hirngewebes verliert und zu einem bindegewebigen Anhang des Centralnervensystems wird. Meine Schnittserien sind in Folge der Färbung und der bedeutenden Dicke der Schnitte nicht geeignet, diese Prozesse histologisch zu studiren. Ich will deshalb nur auf die Figg. 33—36 hinweisen, auf welchen angedeutet ist, wie weit sich dieser Umbildungsprocess erstreckt hat und ein wie grosser Theil des Infundibularfortsatzes noch sein ursprüngliches Lumen besitzt.

Der Hypophysengang ist noch auf Stadium D in seiner ganzen Länge erhalten, obgleich sein Lumen verschwunden ist, so dass der Gang jetzt auch als Hypophysenstrang bezeichnet werden kann. Aber schon auf Stadium D beginnt dieser Strang zu verschwinden. Jetzt macht sich aber eine Variation bemerklich, denn während bei den Embryonen der Stadien D, F und G der untere Theil des Hypophysenstrangs ganz verschwunden ist, bleibt bei Stadium E in Zusammenhang mit dem Schlundwandepithel ein Theil des Stranges zurück. Da ich von den Embryonen jedes Stadiums oder, was hier dasselbe ist, jedes Wurfes mindestens 2 Exemplare geschnitten habe — eine Sagittal- und eine Querschnittserie — so habe ich untersucht, ob die Individuen desselben Wurfes bezüglich des Hypophysenganges sich gleich verhalten oder ob die Verschiedenheit sich als vollkommen individuell erweist. Es hat sich dabei gezeigt, dass die Geschwister sich gleich verhalten. Diese Variationen in der Zurückbildung eines atrophirten Organs sind also erblich.

Bemerkenswerth ist ein Fortsatz, welchen die Hypophyse nach vorn sendet, fast bis zur Mitte des Chiasmata. Die erste Andeutung dieses Fortsatzes findet sich schon auf Stadium C, indem die Wand der Hypophysentasche vor der Austrittsstelle des Hypophysenganges ein wenig verdickt ist (Fig. 32). Gleichzeitig ist der unmittelbar dahinter liegende Theil der Hypophysenwand ausgezogen worden. Noch deutlicher kommen diese beiden Prozesse auf dem folgenden Stadium

zum Vorschein (Fig. 33). Von der verdickten Partie der Wand bildet sich der nach vorn gerichtete Fortsatz aus, welcher in der That, wie Querschnitte lehren, eine breite horizontale Platte darstellt. Die Verbindung dieser Platte und des rudimentären Hypophysengangs mit der eigenthümlichen Hypophysentasche wird mehr und mehr ausgezogen. Die verbindende Partie behält bis zum Stadium E ihr eignes Lumen, welches mit dem Lumen der Hypophysentasche communicirt, auf Stadium F ist aber das Lumen verschwunden.

Auf Stadium G befindet sich am hintern Theil der horizontalen Platte, da wo diese mit dem Hypophysengang zusammenhängt, eine verdickte Partie. Diese ist möglicher Weise als ein Rest des Mutterbodens der Platte aufzufassen. Doch ist von einer solchen Bildung auf Stadium E und F keine Spur zu sehen, und wir haben auch hier ein Beispiel von der bei der Hypophysenentwicklung so gewöhnlichen Variabilität.

Auf den spätern Stadien beginnt die Hypophysenwand schlauchförmige, drüsegangähnliche Fortsätze zu treiben. Dieser Vorgang ist bei Embryonen anderer Säugethiere beschrieben worden, und ein näheres Eingehen auf diese Verhältnisse liegt ausserhalb des Gebiets dieser Untersuchung. Ich will daher nur bemerken, dass die ersten Schläuche auf dem Stadium D auftreten. Auf den Figg. 33—36 sind die Schlauchpackete nur als dickere Partien der Hypophysenwand angedeutet.

Ein eigenthümlicher Vorgang in der in der Schädelbasis gelegenen Knorpelplatte muss hier mit einigen Worten erwähnt werden. Bei der Knorpelbildung bleibt eine Partie rings um den Hypophysengang unverknorpelt, so dass in der Knorpelplatte ein von dem Hypophysengang durchsetztes Loch entsteht. Dieses Loch ist schon auf Stadium C zu sehen und erhält sich durch alle von mir untersuchten Stadien bis zum Stadium G. Das Loch liegt ursprünglich gerade über dem Vorderrand der Hypophysentasche, wird aber durch die folgenden Wachstumsvorgänge im Verhältniss zur Hypophyse nach vorn verschoben, was durch eine Vergleichung der Fig. 32 mit den Figg. 35 oder 36 deutlich zu sehen ist. Mit dieser Veränderung der relativen Lage des Loches und der Hypophysentasche steht sicher die oben erwähnte ausgedehnte Partie zwischen Hypophysengang und Hypophysentasche in Causalzusammenhang.

Was uns aber am meisten interessirt, ist eine Resorption an der Knorpelplatte gerade unter dem mittlern Theil der Hypophyse, welche zur Bildung einer secundären Oeffnung führt, einer Oeffnung, die also

mit dem oben beschriebenen Loch für den Hypophysengang nichts zu thun hat. Auf Stadium C und D hat die Platte unter der Hypophysentasche ungefähr dieselbe Dicke wie in den umgebenden Theilen, von Stadium E an beginnt aber eine Resorption, indem schon auf diesem Stadium die Dicke der Platte gerade unter dem mittlern Theil der Hypophyse kaum mehr als die Hälfte der Dicke des vorigen Stadiums beträgt. Auf Stadium F ist die Resorption so weit gegangen, dass unter der Hypophyse ein kleines Loch gebildet worden ist. Dieses Loch ist auf Stadium G bedeutend vergrößert. Da ich kein späteres Stadium auf Schnittserien studirt habe, kann ich von dem späteren Schicksal dieses Loches keine genauern Nachrichten geben. Doch zeigen Schädel von erwachsenen Thieren, dass in der knöchernen Schädelbasis kein Loch sich vorfindet.

#### Capitel IV.

##### Das Mittelhirn.

Das Mittelhirn, Mesencephalon, geht, wie bekannt, aus dem mittlern der drei primären Hirnbläschen hervor. Von den drei Bläschen erleidet dieses wie gewöhnlich die geringsten Veränderungen.

Die Umbildung der ursprünglichen Blase besteht hauptsächlich in Verdickung der Wände, besonders des Bodentheils. Diese Verdickung wird durch die Ausbildung einiger Ganglien und durch Auftreten mächtiger Faserzüge, die theils von und zu diesen Ganglien gehen, theils aber das Mittelhirn nur durchsetzen, bedingt. In Zusammenhang mit dieser Verdickung der Wände zeigt das Lumen eine relative, ja auf gewissen Stadien sogar eine absolute Verkleinerung und wird zum *Aquaeductus Sylvii*.

Durch die Scheitelkrümmung erhält das Mittelhirn, welches gerade in dem vom Hirnrohr gebildeten Winkel liegt, eine sehr hervorragende Lage. Seine Lage macht sich am Embryo schon äusserlich durch eine starke Convexität bemerklich, welche bekanntlich den Namen *Scheitelhöcker* trägt. Durch die Rückbildung der Scheitelkrümmung und vor allem die starke Entwicklung der Grosshirnhemisphären und des Kleinhirns ändert sich dieses Verhältniss, so dass beim erwachsenen Thier das Mittelhirn, obgleich von der Dorsal-seite noch sichtbar, doch sehr in die Tiefe gerückt ist (vgl. übrigens in Bezug auf diese Verhältnisse die Darstellung in Cap. I).

Verfolgen wir jetzt die Entwicklung des Mittelhirns bei verschiedenen Stadien näher.

Auf dem Stadium A wird das Mittelhirn von einer einfachen Blase gebildet, deren Länge sich zur Breite wie 5:4 verhält. Die absolute Länge ist 0,5 mm und die Breite 0,4 mm. Die grösste Breite liegt ein wenig hinter der Mitte. Das Mittelhirn ist durch eine ringsum sich erstreckende Einschnürung vom Hinterhirn scharf abgesetzt, während die Grenze gegen das primäre Vorderhirn nur durch schwache seitliche Einkerbungen markiert ist. Deshalb ist die vordere Grenze des Mittelhirns auf Sagittalschnitten fast unmöglich zu bestimmen. Die auf spätern Stadien im Dache verlaufende Commissura posterior, welche die fragliche Grenze bezeichnet, ist noch nicht entwickelt, und am Boden ist auch auf spätern Entwicklungsstufen die Grenze schwer zu bestimmen.

Hier auf Stadium A sind an einem Sagittalschnitt im Bodentheil drei gegen das Lumen gekehrte Einbuchtungen zu sehen, welche ich in der Fig. 24 mit *a*, *b* und *c* bezeichnet habe. Es liegt nahe, die scharfen Einbuchtungen *a* und *b* als die vordere und hintere Grenze des Mittelhirns zu betrachten; die Strecke *a—b* wäre dann die ausgebuchtete ventrale Wand der mittlern Hirnblase. Wie ich mich aber an seitlich liegenden Sagittalschnitten überzeugt habe, ist es nicht die Falte *b*, sondern die Einbuchtung *c*, welche der oben erwähnten Einschnürung an der Grenze gegen das Hinterhirn entspricht, oder, besser ausgedrückt, die Einbuchtung *c* ist auf dem Sagittalschnitt ein Ausdruck dieser ringsum verlaufenden Einschnürung. Die hintere Grenze muss also bei *c*, nicht bei *b* gesetzt werden.

Die Wand der Mittelhirnblase hat im Dach- und Bodentheil eine Dicke von 30  $\mu$ ; die Seitentheile dagegen messen 75  $\mu$ . Noch sind keine Differenzirungen in Faserschichten und Ganglienanhäufungen eingetreten, doch ist die äussere Schicht der ventralen und auch der lateralen Wände nicht so reich an Kernen, was möglicher Weise eine Andeutung davon ist, dass hier eine Faserschicht sich zu bilden beginnt. Doch kann auch die Differenzirung in eine solche kernarme Schicht nur durch Entwicklung von Stützsubstanz — Neuroglia — bedingt sein. In der innersten Zellige sind im Mittelhirn wie auch in den übrigen Hirnabschnitten auf diesem Stadium Kerntheilungsfiguren reichlich vorhanden.

Von Segmentirung habe ich am Mittelhirn keine Spur finden können, vielleicht sind Metameren in einem frühern Stadium vorhanden gewesen, auf Stadium A aber schon verstrichen.

Auf dem Stadium B hat das Mittelhirn eine Länge von 1,7 mm und eine Breite von 1,3 mm. Diese grösste Breite liegt im hintern

Theil, und das Mittelhirn hat daher, von oben gesehen, eine eiförmige Gestalt mit dem stumpfern Ende nach hinten gerichtet. Wie auf Stadium A wird die Grenze des Mittelhirns gegen das Vorderhirn durch seitliche Einkerbungen markirt. Im Dach beginnt die Commissura posterior sich zu entwickeln, und es ist also von diesem Stadium an die Grenze gegen Vorderhirn am Dach leicht zu bestimmen. Am Boden ist dagegen keine scharfe Grenze zu unterscheiden. Die Faltungen des Bodens auf dem Stadium A sind spurlos verschwunden.

Die hintere Grenze ist durch die Abschnürung gegen das Hinterhirn gegeben, nur im Bodentheil ist sie nicht scharf markirt. Eine bei vielen Säugethierembryonen vorkommende Querfurche am Boden, welche als Grenzmarke zwischen Mittel- und Hinterhirn — mit welchem Recht, lasse ich dahingestellt sein — gedeutet worden ist, fehlt bei *Erinaceus*.

Eine allgemeine Verdickung der Wände ist eingetreten, die grösste Dicke findet sich in den Seitentheilen des Bodens, wo sie 0,2 mm misst. In der Medianebene ist der Boden dünner, nur 0,12 mm.

Das Mittelhirn auf Stadium C behält im Grossen und Ganzen die Gestalt, welche dasjenige des vorigen Stadiums auszeichnete. Ausser einer allgemeinen Grössenzunahme des ganzen Hirnthteils — die Länge beträgt 2,2, die Breite 1,5 mm — macht sich äusserlich bemerklich, dass die seitliche Einschnürung an der Zwischenhirngrenze sehr schwach geworden ist. Auf Schnitten fällt vor allem die Dickenzunahme des Bodens in die Augen. Denn während die Dicke des Bodens in der Medianebene und den Seitentheilen auf Stadium B 0,12 resp. 0,2 mm war, ist sie hier 0,3 und 0,35 mm. Auch die übrigen Wände zeigen ein beträchtliches Wachstum, nur das Dach bleibt in der Medianebene relativ dünn, 0,1 mm. Im hintern Theil sind jedoch auch die Seitenpartien verhältnissmässig dünn, und das Lumen zeigt hier seine grösste Breite, theils dieser Ursache halber, theils weil das Mittelhirn auch äusserlich hier seine grösste Breite hat. Um einige Maasse anzuführen, sei erwähnt, dass die Breite des Lumens im hintern Abschnitt 1,15 mm, im mittlern Theil aber nur 0,75 mm beträgt.

Auf dem Stadium D hat das Mittelhirn eine Länge von 2,5 mm und eine Breite von 2,2 mm. Diese Maasse sind in Paraffin eingebetteten und in Schnittserien zerlegten Gehirnen entnommen. Nur fixirte und in Spiritus gehärtete Exemplare, und nach einem solchen sind die Figg. 13—15 gezeichnet, geben etwas höhere Zahlen, 2,8 resp. 2,5 mm. Das Lumen zeigt im mittlern Theil eine Breite von 0,9 mm,

mehr caudalwärts beträgt die Breite 1,4 mm. Die Wände sind sehr verdickt; das Dach beginnt auch in der Medianebene sich zu verdicken. Die grösste Dicke zeigen jedoch die Seitentheile des Bodens oder, wenn man lieber will, die ventralen Theile der Seitenwände, wo die Dicke 0,9 mm ist.

Sowohl durch verschiedene Dickenzunahme der Wände, wie auch durch die allgemeine Gestalt des Mittelhirns zeigt das Lumen auf Querschnitten durch den vordern, mittlern und hintern Theil des Mittelhirns ganz verschiedene Bilder. Die Textfiguren L—N zeigen drei

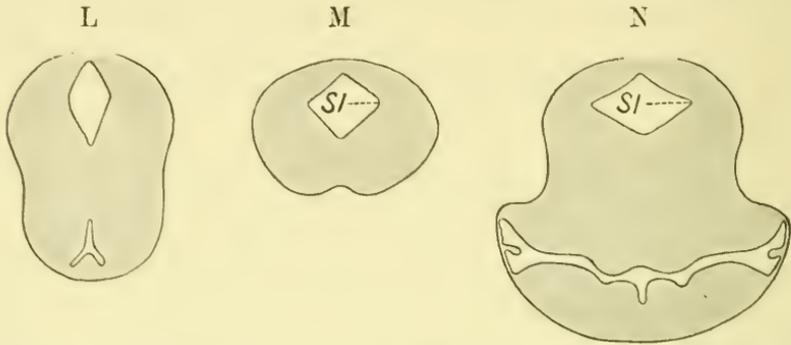


Fig. L—N. Drei Querschnitte durch das Mittelhirn vom Stadium D, um die Form des Lumens zu zeigen. *Sl* Sulcus limitans.

solche Querschnitte vom Stadium D. Im vordern Theil, nahe dem Uebergang ins Zwischenhirn, hat das Lumen, der Form der Zwischenhirnlichtung sich anschliessend, eine Höhe, die die Breite weit übertrifft. Im mittlern Theil dagegen sind die Breite und die Höhe ungefähr gleich, und im hintern Abschnitt verhält sich die Breite zur Höhe wie 3:2. Die Längsfurchen *Sl* sind die Sulci limitantes von His. Was dorsal von diesen liegt, ist von den Flügelplatten gebildet, die ventralen Theile stammen dagegen von den Grundplatten her, alles nach His' Terminologie.

Ueber die allgemeine Formentwicklung des Mittelhirns auf den drei folgenden von mir untersuchten Embryonalstadien ist nur Weniges zu sagen. Ein unbedeutendes Längenwachsthum lässt sich bis zum Stadium G constatiren. Damit hat aber auch dieser Gehirntheil seine definitive Länge erreicht, denn sowohl beim neugeborenen Jungen als beim Erwachsenen hat das Mittelhirn ungefähr dieselbe Länge. Eine Grössenzunahme äussert sich dagegen im Querdurchmesser. So hat das Mittelhirn, welches auf den vorigen Stadien länger als breit ist,

auf Stadium G eine mit der Länge gleiche Breite erreicht, und schon am Gehirn des Neugeborenen übertrifft die Breite die Länge bedeutend.

Eine äusserliche Differenzirung der hintern Corpora quadrigemina ist auf Stadium G noch nicht eingetreten, bei dem Neugeborenen dagegen deutlich zu sehen.

Wie aus den Figg. 25—29 und auch aus Fig. 8 u. 12 hervorgeht, bildet der hinterste Theil des Mittelhirns eine Aussackung, die, schon auf Stadium B gebildet, noch auf dem Stadium F vorhanden ist. Im nächsten Stadium ist sie durch Verticalstellung des hintern Theils des Mittelhirndachs verschwunden (vgl. Fig. 30).

Das Lumen des Mittelhirns behält auf den Stadien E—G die für Stadium D geschilderte Form in den verschiedenen Abtheilungen bei, wenn diese Form auch nicht so gut wie bei dem genannten Stadium ausgeprägt ist.

Aus der Hirnhöhle der Mittelhirnblase geht, wie bekannt, der *Aqueductus Sylvii* hervor. Aus einer ursprünglich dünnwandigen Blase mit grosser Lichtung entstehen mächtige Hirnmassen, die einen engen Canal umgeben. MIHALKOWICS<sup>1)</sup> sagt von diesem Umbildungsprocess: „Diese Umbildungen bestehen in einfachen Verdickungen der Wände, besonders des Bodentheils, und in einer relativen Verkleinerung des Lumens.“ Dies ist natürlich richtig, aber es ist die Frage zu beantworten: findet in irgend welcher Periode des Embryonal-lebens eine absolute Verkleinerung des Lumens statt? Einige Verfasser sprechen von einer Verkleinerung des Lumens, ohne die Bestimmung relativ hinzuzufügen, und man fragt sich, welche Auffassung dem wirklichen Vorgang entspricht. Auf den frühern Entwicklungsstufen, ehe eine grössere Verdickung der Wände stattfindet, muss natürlich die Lichtung an Grösse zunehmen, aber auf einigen der folgenden Stadien wäre es ja möglich, dass sie durch die dicker werdenden Wänden wirklich verkleinert wird. Um eine exacte Antwort auf diese Frage zu erhalten, habe ich einige Messungen des Lumens vorgenommen, die in folgender Tabelle zusammengestellt sind. Die Höhe ist da, wo sie am kleinsten ist, die Breite in der Verlängerung des mittlern Schädelbalkens genommen.

Stadium	Höhe	Breite	Stadium	Höhe	Breite
A	0,27 mm	0,25 mm	E	0,60 mm	0,94 mm
B	0,55 „	0,94 „	F	0,52 „	0,90 „
C	0,70 „	0,81 „	G	0,48 „	0,70 „
D	0,60 „	0,87 „			

1) l. c. p. 63.

Wie aus dieser Tabelle hervorgeht, zeigt die Höhe eine Zunahme bis zum Stadium C, wird aber später allmählich geringer. Die Breite dagegen erreicht ein Maximum auf dem Stadium B, wird auf Stadium C kleiner, nimmt zu in D und E, um in den folgenden Stadien abzunehmen. Diese wechselnde Ab- und Zunahme der Breite wird dadurch erklärt, dass zwei verschiedene Vorgänge gleichzeitig stattfinden, theils das Wachstum des ganzen Mittelhirns, theils die Verdickung der Wände. Je nachdem der eine oder der andere dieser Processe vorherrscht, wird das Resultat eine Zu- oder Abnahme der Breite des Lumens.

Gehen wir jetzt nach dieser Betrachtung der allgemeinen Formverhältnisse der Mittelhirnblase zu den speciellern Differenzirungen in den Wänden über, so nimmt zunächst die Commissura posterior unsere Aufmerksamkeit in Anspruch. Sie ist schon vorher als eine gute Grenzmarke gegen das Vorderhirn resp. Zwischenhirn erwähnt worden. Sie liegt nämlich in der auf spätern Stadien auftretenden Einsenkung zwischen den betreffenden Hirntheilen. Während einige Verfasser diese Commissur zum Zwischenhirn rechnen, betrachten andere — wohl die Mehrzahl — sie als einen Theil des Mittelhirns. Sie liegt, wie gesagt, an der Grenze; da sie aber, soweit unsere Kenntniss reicht, hauptsächlich Theile vereinigt, die hinter der Zwischen-Mittelhirngrenze gelegen sind, scheint es mir richtiger, sie in Zusammenhang mit dem Mittelhirn zu beschreiben.

Das erste Auftreten der Commissur finden wir auf dem Stadium B, wo an Sagittalschnitten isolirte Faserbündel im Hirndach zu sehen sind, die das äussere Drittel des Dachdurchmessers einnehmen (vgl. Fig. 39). Auf Stadium C haben sich die getrennten Bündel zu einer einheitlichen Fasermasse vereinigt, welche die halbe Dicke des Daches einnimmt (Fig. 40). Als ein Anzeichen ihrer Entstehung durch Verschmelzung isolirter Bündel behält der untere Rand eine Menge Ausbuchtungen. Nach hinten setzt sich die Commissur in eine oberflächliche, das Mittelhirndach bekleidende Faserschicht fort.

Auf dem Stadium D ist die Einsenkung des Daches, welche die Grenze zwischen Zwischenhirn und Mittelhirn markirt und auf Stadium C nur angedeutet war, deutlich ausgebildet, und die Commissura posterior bietet dem entsprechend auf dem Querschnitt eine nach unten convexe Bogenform dar. — Das Stadium E zeigt zwei Veränderungen. Theils sind die vom vorigen Stadium bekannten Ausbuchtungen der untern Fläche noch schärfer ausgeprägt, theils hat die Commissur ausser der schon erwähnten oberflächlichen Schicht noch eine Fortsetzung nach hinten erhalten, indem unter der genannten Schicht zer-

streute, quer gehende Faserbündel auftreten, die auf Stadium F eine zusammenhängende Schicht bilden (vgl. Fig. 42 und 43). Die oberflächliche Schicht ist von den äussersten Ausläufern des Tractus opticus gebildet, während die tiefer liegende Schicht das „tiefe Mark“ (Stratum medullare profundum) des Mittelhirns ist, welches sich caudalwärts in die Tractus tecto-bulbares und tecto-spinales fortsetzt.

Auf die Entwicklung dieses Stratum medullare profundum müssen wir noch mit einigen Worten näher eingehen. Wie oben gesagt, tritt es erst auf dem Stadium E als eine selbständige Schicht auf. Nun zeigt indessen eine Vergleichung der oberflächlichen Schicht auf Fig. 41 mit derjenigen auf Fig. 42, dass sie auf Fig. 41 dicker ist. Schon daraus lässt sich vermuthen, dass diese Schicht auf dem Stadium D nicht nur die Opticusfasern, sondern auch Fasern der Tractus tecto-bulbares und tecto-spinales enthält. Wie ich mich durch Untersuchung sowohl von Quer- als von Sagittalschnittserien überzeugt habe, ist das auch wirklich der Fall. Auf dem Stadium E trennen sich die letztgenannten Fasern von den Opticusfasern, und nur diese bleiben an der Oberfläche. In spätern Stadien zieht sich die untere Schicht mehr und mehr in die Tiefe. So liegt sie schon auf dem Stadium G mitten im Dach, beim Erwachsenen sogar tiefer.

Eine solche gemeinschaftliche Anlage der beiden Faserschichten lässt sich indessen nur im vordern Theil des Mittelhirns constatiren, während in den mittlern und hintern Theilen das Stratum medullare profundum tiefer und ohne Zusammenhang mit der Opticusschicht angelegt wird.

An Sagittalschnitten studiren wir auch die Entwicklung des Mittelhirnbodens. Wie vorher erwähnt, wird der Mittelhirnboden von dem obern umgebogenen Theil der den mittlern Schädelbalken umgebenden Plica encephali ventralis gebildet. Auf dem Stadium A sind im Boden keine Differenzirungen vorhanden, solche treten erst auf dem Stadium B auf, indem der hintere Bodentheil in seiner äussern, gegen den Schädelbalken gewandten Schicht ein Auftreten von Fasersubstanz zeigt. Auf dem nächsten Stadium hat sich diese Faserschicht sowohl verdickt als auch weiter frontalwärts erstreckt, so dass sie nun die Umbiegungsstelle überschreitet und nahe bis zum Tuberculum posterius reicht. (Vgl. Fig. 37 u. 38.)

In den folgenden Stadien geht diese Ausbildung von Fasersubstanz fort, und es sind hauptsächlich diese mächtigen Faserbündeln, welche die Dickenzunahme des Mittelhirnbodens bedingen. Alle diese Nerven-

bahnen werden gewöhnlich unter dem Namen *Haubentractus* zusammengefasst.

Wir gehen jetzt, um das Bild des sich entwickelnden Mittelhirns zu vervollständigen, zur Betrachtung einiger Querschnitte über. Um aber die Darstellung nicht umständlicher als nöthig zu machen, beschränke ich mich auf die Abbildung und Beschreibung eines Querschnittes durch ein jedes der zwei Stadien B und C. Da solche Querschnitte nur dann mit einander verglichen werden können, wenn sie bei den verschiedenen Gehirnen genau durch dieselben Punkte gehen, habe ich bei beiden Stadien den Schnitt durch die Austrittsstelle des Nervus oculomotorius gewählt. Fig. 56, welche einen solchen Schnitt von Stadium B darstellt, zeigt, dass die äussere Schicht der ventralen Wand von einer kernarmen Faserschicht gebildet wird. Diese nimmt nahe der Medianebene ungefähr ein Drittel der ganzen Dicke ein, wird aber gegen die Seiten hinauf mehr und mehr verdünnt. Diese Schicht repräsentirt theils die sich entwickelnde *Haubenbahn*, enthält aber auch besonders in den mehr lateralen Theilen Opticusfasern, welche gegen das Mittelhirndach ziehen. Auf der Figur kann man am Boden beiderseits nahe der Medianebene in der kernreichen Schicht eine differenzirte Partie, in welcher die Kerne weniger dicht liegen und von welcher die Oculomotoriusfasern auszugehen scheinen, unterscheiden. Da ich aber keine speciellen nervenhistologischen Methoden benutzt habe, ist es nicht möglich, mit Sicherheit zu bestimmen, von welchen Zellen die Oculomotoriusfasern abstammen. Es scheint mir jedoch, als spräche alles dafür, dass wir in der betreffenden differenzirten Partie den sich bildenden Oculomotoriuskern vor uns haben.

Auf Stadium C kann man, wie die Fig. 57<sup>1)</sup> zeigt, 3 Schichten unterscheiden, welche in den ventralen und lateralen Theilen besonders gut differenzirt sind. Diese Schichten sind, von aussen gerechnet: 1) eine aus Nervenfasern bestehende, welche der Zellkerne nahezu vollständig entbehrt; 2) eine sowohl aus Zellen als aus Nervenfasern bestehende und schliesslich 3) eine kernreiche Schicht ohne Fasern. Der Lichtung am nächsten liegt natürlich noch das Ependym, das bei schwacher Vergrösserung nicht hervortritt, sondern mit Schicht 3 zusammenfliesst.

Die die zweite Schicht durchsetzenden Faserbündel haben im Allgemeinen einen längsgehenden Verlauf und sind deshalb auf dem Schnitte

1) Leider treten die 2 innern Schichten auf der Figur nicht deutlich hervor, obschon die Grenze zwischen beiden am Präparat sowie auf der Originalphotographie scharf markirt ist.

quer getroffen. In der dritten Schicht dicht an der Grenze gegen die zweite liegt im ventralen Theil, beiderseits von der Medianebene, eine runde, scharf abgesetzte Partie, welche von den umgebenden Theilen durch ihre Farbe absticht. Sie besteht aus kernreicher Substanz, welche von einer Menge Nervenfasern durchsetzt ist. Die Farbe ist daher an mit Alauncochenille und Bleu de Lyon gefärbten Präparaten eine violette, die sowohl gegen die übrige kernreiche Schicht als gegen die Nervenfaserbahnen die betreffende Partie hervorhebt. Beim Durchmusteru einer Querschnittserie findet man auf einer grossen Anzahl von Schnitten dasselbe Bild wieder, und auf einem etwas lateral von der Medianebene gelegenen Sagittalschnitt zeigt sich das betreffende Gebilde als langgestreckt und, der Scheitelkrümmung folgend, ein wenig gebogen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir in der fraglichen von Nervenfasern durchsetzten Zellenanhäufung den lateralen Oculomotoriuskern vor uns haben, obgleich die von mir angewandten Methoden nicht gestattet haben, die Oculomotoriusfasern als Ausläufer ihrer Zellen zu identificiren. Einen medialen Oculomotoriuskern habe ich dagegen weder auf dem Stadium C noch auf den folgenden finden können.

Es scheint mir nicht unmöglich, dass vom hintersten Theil dieses lateralen Oculomotoriuskerns der Nervus trochlearis seinen Ursprung nimmt, denn ich habe keinen differenzirten Trochleariskern gefunden, und eine Verschmelzung des Trochleariskerns mit dem lateralen Oculomotoriuskern ist im Thierreich nicht ungewöhnlich, kommt, wie bekannt, auch beim Menschen vor (vgl. EDINGER 1900, p. 313). Leider ist mir jedoch die Verfolgung der Trochlearisfasern bis zum hintersten Theil des Oculomotoriuskerns nicht gelungen.

Indessen muss daran erinnert werden, dass *Erinaceus*-Embryonen für Studien über die Kerne der Augenmuskelnerven ein sehr ungeeignetes Object sind, weil beim Igel die Augenmuskeln, wie der ganze Sehapparat, wenig entwickelt sind.

Beiderseits von den Oculomotoriuskernen liegen an der Grenze zwischen der zweiten und dritten Schicht eine Reihe längs gehender Faserbündel. Schon auf Stadium C ist eine Anzahl solcher Bündel vorhanden, sind aber auf den Bodentheil beschränkt; in den folgenden Stadien findet man sie auch in den Seitenwänden. Dorsalwärts gehen sie in die tiefe Markschicht des Daches über. In der That sind diese quer oder vielleicht besser schräg getroffenen Bündel nichts anderes als Bahnen, die sich im tiefen Mark kreuzen, und können als die Fortsetzung des tiefen Markes in die Seitentheile und den Bodentheil betrachtet werden. Auf Querschnitten durch den hintern Theil des

Mittelhirnbodens macht sich das der Medianebene am nächsten liegende Längsbündel durch seine Grösse besonders bemerklich. Dieses Bündel, welches durch die ganze Medulla oblongata zu verfolgen ist und von Alters her den Namen *Fasciculus longitudinalis posterior* trägt, stammt ursprünglich aus dem Zwischenhirn, wird aber im Mittelhirn verstärkt durch Aufnahme unter andern von Fasern aus dem Kerncomplex, welcher den Oculomotorius- und Trochleariskern enthält. Dies ist die Ursache, warum dieses Bündel im hintersten Theil des Mittelhirns deutlicher hervortritt. Es liegt dem genannten Kerncomplex dicht an, lateral und ventral von ihm. Dieses hintere Längsbündel bildet ein Fasersystem für sich; die übrigen erwähnten längsgehenden Bündel an der Grenze zwischen der zweiten und dritten Schicht, welche, wie schon gesagt, die Fortsetzung des tiefen Markes bildet, gehören einem andern Fasersystem an, den *Tractus tectobulbares et tecto-spinales*, auch mit einem der menschlichen Anatomie entlehnten Namen die Schleife benannt.

Die von diesen quer geschnittenen Faserbündeln umgebene, an Zellkernen reiche Schicht, welche wir als die dritte bezeichnet haben, entspricht dem, was in der makroskopischen Anatomie unter dem Namen mittleres Höhlengrau bekannt ist.

Das erste Auftreten eines deutlichen Ganglions in den hintern Vierhügeln macht sich auf dem Stadium E bemerklich. Auf einem Querschnitt etwas hinter der Mitte des Mittelhirns sieht man auf diesem Stadium beiderseits vom Aquaeduct eine rundliche, ziemlich scharf abgegrenzte Zellenanhäufung, die mehr caudalwärts ohne Grenze in die Zellenmasse übergeht, welche den hintersten Theil des Mittelhirndachs erfüllt. Dieser hintere Theil des Daches zeigt nämlich nicht die eben beschriebenen Schichten, sondern ist von zwei grossen gangliösen Zellenanhäufungen eingenommen. Diese paarigen Ganglien sind auf den spätern Embryonalstadien und beim erwachsenen Thier durch eine Menge quer gehender Fasern mit einander vereinigt, welche auf einem Sagittalschnitt als eine Fortsetzung und Anschwellung des tiefen Markes erscheinen. Sie haben jedoch mit dem tiefen Mark nichts zu thun. Die Fasern kommen, wie erwähnt, erst spät zur Entwicklung. Auf dem Stadium G sind sie nur schwach angedeutet, und man kann, wenn man nur dieses Stadium kennt, sich kaum eine Vorstellung von der Mächtigkeit bilden, welche diese Faserbündel beim Erwachsenen erhalten.

## Capitel V.

## Kleinhirn.

Wie ich schon im Capitel I erwähnt habe und im Capitel VII näher besprechen werde, wird das Kleinhirn aus einem im Anfang relativ unbedeutenden Theil der einheitlichen Hinterhirnblase gebildet. Es ist nämlich der vorderste Theil des Daches der betreffenden Blase, der sich nicht wie das übrige Dach verdünnt und epithelial wird, welcher die Anlage des Kleinhirns bildet. Diese Anlage, von MIHALKOWICS (l. c. p. 53) als Kleinhirnlamelle (*Lamina cerebelli*) bezeichnet, grenzt also vorn ans Mittelhirn, wo die Grenze durch die tiefe Einschnürung zwischen Mittel- und Hinterhirnbläschen markirt wird. In der That bildet die Kleinhirnlamelle das hintere Blatt der *Plica dorsalis*, wie der dorsale Theil der betreffenden Einschnürung von KUPFFER genannt wird. Hinten grenzt die Kleinhirnanlage an das epitheliale Dach des vierten Ventrikels — die Deckplatte von MIHALKOWICS oder das „Rautenfeld“, wie es HIS nennt.

Auf jüngern Embryonalstadien ist die Kleinhirnlamelle in der Medianebene schmaler als in ihren lateralen Theilen, indem ihre Grenze gegen die Deckplatte nicht eine gerade Linie darstellt, sondern stumpfwinklig geknickt ist. Mit diesem stumpfen Winkel greift die Deckplatte in die Lamelle ein. Schon auf Stadium C ist dies nicht mehr so deutlich (Fig. 9), und auf den folgenden Stadien wird die Grenzlinie zwischen Kleinhirnlamelle und Deckplatte eine gerade. Lateral geht die Kleinhirnlamelle ohne scharfe Grenzen in die Seitenwände der Hinterhirnblase über, wo sich später die *Crura cerebelli ad pontem* entwickeln.

Betrachten wir jetzt auf Quer- und Sagittalschnitten die Kleinhirnanlage auf den verschiedenen Stadien.

Schon auf Stadium A unterscheidet sich der vorderste Theil des Daches der Hinterhirnblase von dem übrigen Dach durch seine Dicke und bildet, wie erwähnt, die Kleinhirnanlage (Fig. 24). Die Dicke beträgt in der Medianebene 23  $\mu$ . An den lateralen Theilen habe ich keine directen Messungen machen können, da alle meine Schnittserien den betreffenden Wandtheil schräg durchschnitten. Durch Berechnung glaube ich aber auf eine Dicke von ca. 40  $\mu$  schliessen zu können; unter allen Umständen kann die Dicke nicht geringer sein. Wir finden also, dass schon auf diesem Stadium die Kleinhirnanlage lateral dicker ist als in der Medianebene.

Die Formverhältnisse der Kleinhirnlamelle auf dem Stadium B

gehen am besten aus den Figg. 44 u. 63 hervor. Der Medianschnitt zeigt eine dorsale Convexität und ventrale Concavität. Vorn am Uebergang in das Mittelhirn findet sich eine gegen das Hirnlumen gewandte Convexität vor, welche durch die Umbiegung der Plica dorsalis bedingt wird. Eine schwache, ebenfalls nach innen gerichtete Convexität am hintersten Theil der Kleinhirnlamelle, unmittelbar vor dem Uebergang in die Deckplatte, mag als eine Zufälligkeit betrachtet werden, unter allem Umständen ist ihr keine grössere Bedeutung beizumessen. Die zwei andern Krümmungen sind dagegen durch die ganze Entstehungsweise der Kleinhirnlamelle aus dem vordersten Dachabschnitt des dritten Hirnbläschens gleich hinter der scharfen Einschnürung zwischen dem zweiten und dritten Bläschen bedingt. Durch sie erhält die Kleinhirnlamelle auf dem Medianschnitt eine  $\sim$ Form mit sehr ungleich grossen Krümmungen. Die Dicke misst im vordern Theil, ehe die Verdünnung begonnen hat, 85  $\mu$ .

Ein Querschnitt durch die Kleinhirnanlage desselben Stadiums zeigt (Fig. 63), dass die Lamelle in der Medianebene winklig geknickt ist. Der Winkel beträgt ungefähr 100°. Dadurch erhält die ganze Kleinhirnanlage das Aussehen eines Hausdachs mit in der Medianebene des Gehirns gelegnem First. Die grösste Dicke der Seitentheile beträgt 140  $\mu$ .

Die  $\sim$ Form des Medianschnitts ist auf dem Stadium C (Fig. 45) noch besser ausgeprägt, indem wir hier mit Wegfall der hintersten kleinen Krümmung nur eine vordere mit nach innen und eine hintere mit nach aussen gewandter Convexität haben. Der mittlere Theil der Kleinhirnlamelle ist gerade. Für dieses Stadium charakteristisch ist ein tiefer Einschnitt der äussern Fläche gerade an der Umbiegungsstelle in die Mittelhirnwand, welcher, schon auf Stadium B angedeutet, hier seine grösste Ausbildung erreicht. Diese Bildung muss mit dem Eindringen der Blutgefässe und der Ernährung des Gehirns in Zusammenhang stehen.

Ein Querschnitt (Fig. 64) zeigt, dass der Winkel, welchen die beiden Hälften der Kleinhirnlamelle — oder die Kleinhirnplatten, wie KUTHAN sie nennt (l. c. p. 103) — mit einander in der Medianebene bilden, grösser geworden ist und sich zwei rechten nähert. Er misst nämlich ca. 150°. Die grösste Dicke der Kleinhirnlamelle beträgt in der Medianebene 100  $\mu$ , in den Seitentheilen 310  $\mu$ .

Die Kleinhirnanlage auf Stadium D (Fig. 46 u. 65) zeigt ausser einer Dickenzunahme sowohl in der Medianebene wie in den Kleinhirnplatten — die Messungen ergeben 190 resp. 440  $\mu$  — auch eine fast vollständige Ausgleichung der Knickung in der Medianebene, d. h. der

Winkel der Kleinhirnplatten gegen einander erreicht fast  $180^\circ$ , wenn man nämlich die äussere Oberfläche berücksichtigt. Da die Kleinhirnanlage in den Seitentheilen dicker ist als in der Medianebene, wird natürlich der Winkel, welchen die innere Oberfläche bildet, kleiner. Die beiden Winkel, der äussere und der innere, messen  $170$  resp.  $120^\circ$ .

Wie Fig. 46 zeigt, ist von dem scharfen Einschnitt der äussern Oberfläche des vorigen Stadiums nur eine unbedeutende Spur übrig, indem die Krümmung des äussern Contours an der betreffenden Stelle schärfer ist. Auf den folgenden Stadien ist auch diese letzte Spur verschwunden.

Die Figg. 47 und 66 stellen Median- und Querschnitte durch das Kleinhirn auf Stadium E dar. Der Sagittalschnitt zeigt eine schwache Ausbuchtung des innern Contours am Scheitel der Plica dorsalis. Diese Ausbuchtung verdient besonders Berücksichtigung, da das betreffende Gebilde bei anderen Thierformen viel besser ausgeprägt ist, und ich werde im spätern Theil meiner Arbeit auf dieselbe zurückkommen. Die grösste Dicke der Kleinhirnanlage misst in der Medianebene  $230 \mu$  und in den Seitentheilen  $610 \mu$ .

In Fig. 48, welche einem Medianschnitt des Kleinhirns auf Stadium F entnommen ist, ist die Ausbuchtung am Scheitel der Plica dorsalis noch zu sehen. Uebrigens ist dieser Medianschnitt dem des vorigen Stadiums sehr ähnlich. Eine unbedeutende Dickenzunahme lässt sich jedoch constatiren, indem die grösste Dicke  $290 \mu$  beträgt. Die Querschnitte bieten in gröberer morphologischer Hinsicht nichts von weiterem Interesse dar. Die grösste Dicke der Seitentheile beläuft sich auf  $725 \mu$ .

Ein sehr abweichendes Aussehen erhält der Medianschnitt des Kleinhirns auf Stadium G, indem hier eine beträchtliche Dickenzunahme in der Medianebene stattgefunden hat, so dass der mittlere Theil des Kleinhirns den Seitentheilen an Dicke nur wenig nachsteht. Die Zahlen sind  $810$  resp.  $880 \mu$ . In Zusammenhang mit dieser Dickenzunahme wird die Begrenzung des Kleinhirns gegen den Theil der Hirnwand am Scheitel der Plica dorsalis, aus welchem sich das vordere Marksegel (Velum medullare anticum) zu entwickeln beginnt, recht scharf ausgeprägt (vgl. Fig. 49).

Wie aus derselben Figur hervorgeht, wird die äussere dorsale Oberfläche durch die Dickenzunahme hervorgewölbt, während der innere Contour des Medianschnitts unberührt bleibt. Ja, der innere Contour zeigt sogar eine schwache Ausbuchtung, eine Andeutung davon, dass der Verdickungsprocess mit einer Ausbuchtung der ganzen Kleinhirnlamelle einhergeht.

Der Querschnitt zeigt dagegen eine beträchtliche Veränderung des innern Contours, indem der Winkel in der Medianebene, welcher bei den vorigen Stadien zu finden war, hier vollständig ausgeglichen ist (Fig. 67).

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der verschiedenen Schichten über, welche die Kleinhirnanlage im Laufe der Entwicklung aufbauen.

Auf Stadium A besteht die ganze Kleinhirnlamelle aus dicht gedrängten, mit ziemlich grossen Kernen versehenen indifferenten Zellen, wie dies in den meisten, nicht epithelial gewordenen Theilen des Hirnrohrs auf diesem Stadium der Fall ist.

Wie in Fig. 44 zu sehen ist, liegt auf dem Stadium B, nahe der Stelle, wo das vordere, dem Mittelhirn zugehörige Blatt der *Plica encephali dorsalis* in das hintere Blatt, d. h. die Kleinhirnlamelle, übergeht, ein quer getroffenes Faserbündel. Dieses Bündel, an welchem man zwei Partien unterscheiden kann, stellt die Trochleariskreuzung dar. Die Lage ist nicht gerade da, wo das eine Blatt der Falte sich in das andere umschlägt, sondern das Bündel liegt ein wenig mehr im Bereich der Kleinhirnlamelle. Das Bündel liegt weiter, wie aus der Figur hervorgeht, in der äussern Schicht der Wand, nur wenig unter der Oberfläche. Uebrigens sind auf dem Medianschnitt keine Differenzirungen in der Kleinhirnlamelle wahrzunehmen, mit Ausnahme eines kleinen Faserzugs nahe dem Uebergang in die epitheliale Deckplatte, welcher später näher besprochen werden wird.

Die Fig. 63, ein Querschnitt durch die Kleinhirnanlage desselben Stadiums, zeigt aber, dass man in den lateralen Theilen drei getrennte Schichten unterscheiden kann. Zu äusserst liegt eine zellenreiche Schicht, welche ungefähr  $\frac{1}{5}$  der ganzen Dicke einnimmt, hierauf folgt eine Schicht von derselben Mächtigkeit, welche an Zellkernen arm ist und zahlreiche Blutgefässe enthält. Nervenfasern habe ich mit den von mir angewandten Methoden nicht finden können. Die innern drei Fünftel werden von einer kernreichen Schicht eingenommen. Diese Differenzirung in drei Schichten ist nicht in dem ganzen Umfang der Seitentheile verbreitet, sondern ist nur in den vordern zwei Dritteln derselben vorhanden, der hintere Theil entbehrt nämlich der mittlern kernarmen Schicht. Ausserdem ist an der Stelle, wo die Kleinhirnlamelle sich verdünnt, um in die Deckplatte überzugehen, der schon erwähnte schwache Faserzug vorhanden, welcher der äussern (dorsalen) Oberfläche nahe anliegt. Dieses Faserbündel, das sich sowohl an Sagittal- wie an Querschnittserien verfolgen lässt, begleitet den hintern Saum der Kleinhirnlamelle und bildet deshalb einen nach

hinten offenen, stumpfen Winkel. In Fig. 44 ist dieser Faserzug in der Medianebene quer getroffen.

Auf Stadium C zeigt die Kleinhirnanlage in der Medianebene nur wenige Veränderungen. Die Trochleariskreuzung zeigt sich hier noch deutlicher als auf dem vorigen Stadium dem hintern Blatt der Plica dorsalis angehörig. Nahe der Trochleariskreuzung beginnen andere transversal verlaufende Faserbündel sich zu entwickeln, doch sind die Trochlearisfasern scharf abgegrenzt.

Fig. 64 stellt einen Querschnitt durch die Kleinhirnlamelle auf demselben Stadium dar. Wir finden die schon auf Stadium B differenzirten 3 Schichten wieder, von denen die mittlere, kernarme, von Blutgefässen reichlich durchgesetzte an Grösse bedeutend zugenommen hat. Die 3 Schichten sind eine kurze Strecke beiderseits von der Medianebene am besten ausgeprägt. Mehr lateral spaltet sich die mittlere Schicht in zwei, die eine kernreiche Lage umfassen. Man kann also hier 5 Schichten unterscheiden. Die mittlere kernreiche Schicht ist jedoch, wie aus spätern Stadien hervorgeht, nur eine vorübergehende Bildung, indem sie mit zunehmender Entwicklung in die kernarme Schicht aufgenommen wird. Noch mehr lateralwärts fliessen alle Schichten in eine ziemlich zellenreiche Masse zusammen.

Ein Querschnitt mehr frontalwärts zeigt eine dorsale oberflächliche Faserschicht, welche auf die zwei innern Drittel jeder Kleinhirnlamelle beschränkt ist, ohne jedoch die Medianebene zu erreichen. Verfolgt man sie in der Serie nach vorn, so findet man, dass die fragliche Schicht mit den schon oben erwähnten, nahe der Trochleariskreuzung liegenden und auf einem Medianschnitt quer getroffenen Nervenfasern in Zusammenhang steht. Ferner hängt die Schicht mit der Faserschicht, welche die Seiten des Mittelhirns bekleidet, sowie mit derjenigen, welche den gegen den mittlern Schädelbalken gerichteten Bodentheil des Hinterhirns bedeckt, zusammen. Möglicher Weise haben wir in den letzt genannten Verbindungen die erste Anlage der Crura cerebelli ad pontem zu suchen. Eingehender habe ich mit den von mir angewandten Methoden diese Faserzüge nicht verfolgen können.

Auf Stadium D zeigt die Kleinhirnanlage in der Medianebene 2 Schichten (vgl. Fig. 46), eine äussere kernarme, welche ein Drittel der ganzen Dicke der Lamelle einnimmt, und eine innere kernreiche, die den übrigen Theil ausfüllt. Diese kernarme Schicht ist sehr reich an Nervenfasern, welche auf einem Medianschnitt quer getroffen werden. Die Trochleariskreuzung ist noch deutlich zu sehen, obgleich sie in der

faserreichen Schicht liegt. Auf einem Querschnitt durch die Kleinhirnlamelle desselben Stadiums (Fig. 65) finden wir in der Medianebene die von der Fig. 46 bekannten 2 Schichten wieder, die äussere (dorsale) aus hier längs getroffenen Nervenfasern bestehend und eine innere (ventrale) kernreiche. Die Faserschicht nimmt nur die halbe Strecke von der Medianebene zur lateralen Kante der Lamella ein. Die Fortsetzung dieser Faserschicht lateralwärts wird an mehr frontalwärts gelegenen Querschnitten wiedergefunden und kann bis in die Seitenwände des Hirnrohrs verfolgt werden, ohne dass ich jedoch ihre Endigungsstelle bestimmen kann.

Während in der Medianebene nur die erwähnten 2 Schichten vorhanden sind, sind die lateralen Theile von 3 Lagen gebildet, indem die kernreiche Schicht in zwei getheilt ist, eine dem Gehirnlumen zunächst liegende mit sehr gedrängten Kernen und eine mittlere, wo die Kerne nicht so dicht liegen und Blutgefässe reichlich vorkommen. Diese 2 Schichten entsprechen mit Sicherheit den beiden innern des vorigen Stadiums. Die äussere Faserschicht ist dagegen eine Neubildung. Die dorsale kernreiche Schicht in Fig. 64 ist auf diesem Stadium verwischt; als Reste derselben sind mit Sicherheit eine dünne oberflächliche Zellschicht in den lateralen Theilen des Querschnitts, sowie Kernansammlungen mitten in der Faserschicht beiderseits von der Medianebene zu betrachten.

Die Fig. 47, ein Medianschnitt durch das Kleinhirn des folgenden Stadiums, zeigt einen Unterschied von Stadium D darin, dass die Differenzirung der ventralen kernreichen Schicht, die auf Stadium D nur in den Seitentheilen zu beobachten war, sich hier auch zur Medianebene erstreckt. Wir können deshalb an einem Medianschnitt 3 Schichten unterscheiden: 1) eine dorsale Faserschicht, die an Kernen arm ist, 2) eine mittlere an Kernen ziemlich reiche Schicht und 3) eine ventrale Lage mit dicht gedrängten Kernen. Uebrigens ist zu bemerken, dass die Trochleariskreuzung in Folge der reichlichen Entwicklung von Fasersubstanz in ihrer Umgebung nicht mehr deutlich hervortritt.

An einem Querschnitt durch die Kleinhirnlamelle auf derselben Entwicklungsstufe (Fig. 66) treten uns ausser den vom vorigen Stadium bekannten Gebilden noch einige neue Verhältnisse entgegen. So zeigen sich die auf dem vorigen Stadium vorhandenen und als Reste der zusammenhängenden dorsalen Schicht gedeuteten dünnen oberflächlichen Zellenanhäufungen in den lateralen Theilen des Querschnitts hier ein wenig vergrössert. Sie sind eben im Begriff, in der Medianebene zusammen

zu stossen und sind schon auf dem Medianschnitt zu sehen (vgl. Fig. 47), obgleich ich sie nicht als selbständige Schicht erwähnt habe.

Ventral von diesen oberflächlichen, kernreichen Platten liegt jederseits eine recht scharf markirte Faserschicht und ventral von dieser Faserschicht noch eine Zellenlage, welche sich durch ihre dicht angehäuften Kerne von dem übrigen, aus gemischten Zellen und Fasern zusammengesetzten, den grössten Theil der Kleinhirnanlage einnehmenden Gewebe deutlich scheidet. An der Grenze zwischen dieser mächtigen, die Hauptmasse der Kleinhirnlamelle bildenden Schicht — welche in der Literatur (vgl. KUTHAN l. c.) mit dem Namen „zellig-fibrilläre Schicht“ bezeichnet wird — und der innern kernreichen Schicht liegt eine Reihe Saft- oder Bluträume, welche jedoch eine Strecke von der Medianebene aufhört. In vielen dieser Lumina habe ich Blutkörperchen gefunden, weshalb ich sie als Bluträume gedeutet habe.

Die von den vorigen Stadien bekannten lateralen, kernreichen Platten, welche auf Stadium E begannen in der Medianebene zusammen zu stossen, bilden auf Stadium F an dem Medianschnitt eine recht dicke Lage (s. Fig. 48). Uebrigens gleicht dieser Sagittalschnitt demjenigen des vorigen Stadiums.

Ein Querschnitt zeigt ausser der continuirlichen dorsalen kernreichen Schicht an Stelle der zwei paarigen Platten keine wesentlichen Verschiedenheiten von den Verhältnissen beim Stadium E.

Während auf dem Stadium F ein Medianschnitt nur auf einer kurzen Strecke im mittlern Theil der Kleinhirnanlage die kernreiche dorsale Schicht zeigt, ist auf der folgenden Entwicklungsstufe die ganze dorsale Oberfläche von der genannten Schicht bekleidet (vgl. Fig. 49). Unter dieser Zellenlage, die in der Literatur als die OBERSTEIN'sche Schicht bezeichnet wird, liegt die schon von frühern Stadien bekannte Faserschicht. Darunter befindet sich eine zellenreiche Lage, welche durch Zusammenstossen in der Medianebene aus den schon auf dem Stadium E beschriebenen paarigen, ventral von der Faserschicht liegenden Zellenanhäufungen entstanden ist. Aus dieser Schicht scheinen die PURKINJE'schen Zellen hervorzugehen.

Die Hauptmasse der Kleinhirnanlage wird von der zellig-fibrillären Schicht gebildet. Die ventrale, gegen das Gehirnlumen gerichtete Oberfläche wird von der jetzt an Dicke sehr reducirten ventralen kernreichen Schicht gebildet.

An Querschnitten durch das Kleinhirn derselben Entwicklungsstufe finden wir die genannten 5 Schichten wieder (Fig. 67).

In der zellig-fibrillären Schicht haben sich eine Menge von Faserbahnen entwickelt, von welchen sich viele bis in das verlängerte Mark verfolgen lassen. Da sich aber diese Faserbahnen gleichzeitig entwickeln, können sie an meinem Material und mit den von mir angewandten Methoden nicht näher studirt werden. Hier könnten WEIGERT'sche Hämatoxylinpräparate von neugeborenen resp. sehr jungen Thieren vielleicht ein gutes Resultat geben, da die Bahnen möglicher Weise ungleichzeitig markhaltig werden.

Wie aus der Fig. 67 deutlich hervorgeht, zeigt die innere kernreiche Schicht keine Verdickung in der Medianebene, ein Verhalten, auf das ich in einem spätern Capitel zurückkommen werde.

Uebrigens bieten die Querschnitte in Bezug auf den feinern Bau nichts von weiterm Interesse dar.

## Capitel VI.

### Medulla oblongata.

In Bezug auf diesen Gehirnabschnitt, welcher sich bekanntlich bei verschiedenen Thierformen sehr ähnlich verhält, will ich hier nur die wichtigsten Momente berücksichtigen und speciell einige Punkte berühren, in welchen die Hirnentwicklung beim Igel sich von den aus der Entwicklungsgeschichte anderer Formen bekannten Vorgängen abweichend verhält.

Nach der Eintheilung des Gehirns, welche im Capitel VII näher besprochen werden soll, hat man zum verlängerten Mark alles zu rechnen, was aus der dritten Hirnblase oder Hinterhirnblase sich entwickelt, mit Ausnahme des vordern Theils des Daches, welcher zum Kleinhirn wird. Auch der Pons ist als ein Theil der Medulla oblongata zu betrachten, denn obgleich er ein Commissurensystem des Kleinhirns ist, liegt er doch in einem Hirntheil, welcher bei niedern Vertebraten, die keinen Pons haben, allgemein zur Medulla oblongata gerechnet wird.

Die Form des Hinterhirnbläschens ist, wie wir gesehen haben, von Anfang an diejenige eines Doppelkegels, mit einem kürzern vordern und einem längern hintern Kegel. Diese Form ist schon auf Stadium A ausgebildet.

In der weitem Entwicklung der Medulla oblongata haben wir zuerst die Bildung des epithelialen Daches zu berücksichtigen. Diese „Dachplatte des vierten Ventrikels“ oder das „Rautenfeld“, wie sie auch genannt wird, spiegelt in ihrer Form auf einer gewissen frühern

Entwicklungsstufe die Gestalt des dritten Hirnbläschens ab. Sie bildet nämlich auf dem Stadium A eine vierseitige Figur, welche aus zwei gleichschenkligen Dreiecken gebildet gedacht werden kann. Das nach vorn gerichtete Dreieck ist stumpfwinklig, das hintere dagegen spitzwinklig. Die beiden lateralen Ecken bilden keine scharfen Winkel, sondern hier gehen die Seiten des Vierecks mit einer Curve in einander über (vgl. Fig. 3). Selbstverständlich sind die zwei vordern Seiten des Vierecks kürzer als die hintern.

Diese viereckige, dünne Dachpartie ist nicht durch Verdünnung eines Bezirks von der gleichen Form entstanden, sondern ist aus einem relativ schmalen medial gelegenen Streifen durch Streckung in der Querrichtung gebildet. Dieser Process lässt sich bei den mir zu Gebote stehenden Embryonalstadien nicht verfolgen, da schon auf Stadium A die epitheliale Dachplatte gut ausgebildet ist<sup>1)</sup>. Dass aber die Dachplatte auf die hier angegebene Weise entstanden und in Zusammenhang hiermit die lateral von ihr gelegenen Wandtheile lateral-resp. ventralwärts verschoben sind, wird dadurch bewiesen, dass der Sulcus limitans, welcher, die Grenze zwischen der Grund- und Flügelplatte markirend, ursprünglich in der Seitenwand des Hirnrohrs liegt, später in den Bodentheil eingeht. Das Stadium A zeigt in dieser Hinsicht ein Uebergangsstadium (vgl. die Textfig. P). Ausgebildet wird das Verhältniss auf Stadium B, wo die beiden ursprünglichen Seitenwände fast in derselben Ebene flach ausgebreitet liegen und demnach den Boden des vierten Ventrikels bilden.

Die Deckplatte behält nicht lange die einfache Rautenform bei. Die schematischen Figuren auf der folgenden Seite geben eine Uebersicht über die wichtigsten Formveränderungen. Die Ausbreitung der Deckplatte auf dem Stadium A bis C ist auch auf den Figg. 3, 7 und 11 durch die punktirte Linie angedeutet. Wie an allen diesen Figuren zu sehen ist, zeichnet sich das Wachsthum der Deckplatte durch Ausbildung grosser, flügel förmiger Seitentheile aus. Gleichzeitig hiermit werden die zwei vordern Seiten des ursprünglichen Vierecks scharf Sförmig gebogen. Es ist diese Form der Begrenzungslinie der Deckplatte gegen die Kleinhirnlamelle, welche ein solches Querschnittsbild wie die Fig. 59 möglich macht. Ein Querschnitt, der die Deckplatte so wie die punktirte Linie in Textfig. O III schneidet, muss offenbar

1) Gerade in diesem Umstand muss man zum Theil die Ursache der schon hier gut ausgebildeten doppelconischen Form des Hinterhirnbläschens suchen.

3 dünne Wandpartien aufweisen, wie dies auf Fig. 59 der Fall ist. Auf noch spätern Stadien, Stadium C meiner Igelebryonen, erlangen die lateralen Flügel eine noch stärkere Ausbildung und kommen in die Seitenwände ventral von der Kleinhirnanlage zu liegen. Ja, sie sind sogar auf Querschnitten, welche vor der Kleinhirnlamelle liegen, zu sehen (Fig. 60). Dieses Hervorrücken der flügelartigen Seitenpartien beiderseits von der Kleinhirnlamelle wird zum grössten Theil durch die starke Ausbildung der Brückenkrümmung bedingt. Auch die in der Brückenregion besonders starke Verflachung des Ventrikelbodens — der Winkel, welchen die beiden Seitenhälften in der Medianebene mit einander bilden, beträgt fast zwei Rechte — trägt mit dazu bei. Uebrigens steht diese Verflachung mit der Brückenkrümmung in Zusammenhang, und die *Recessus laterales* des vierten Ventrikels, welche, wie bekannt, gerade an der Brückenkrümmung liegen, sind wenigstens zum Theil als „Knickungsöhren“ im Sinne von His zu deuten<sup>1)</sup>.

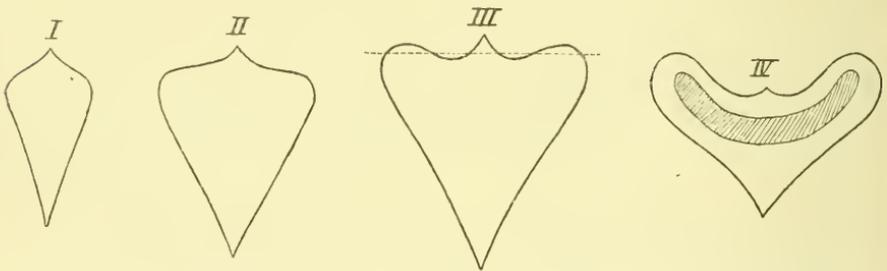


Fig. O. Schematische Figuren, um die Formveränderungen der Deckplatte des vierten Ventrikels zu zeigen. Fig. I entspricht ungefähr Stadium A, Fig. III Stadium B und Fig. IV Stadium C und folgenden.

Auf Stadium C hat die Bildung des *Plexus chorioideus ventriculi quarti* begonnen. Die an der Plexusbildung theilnehmende Partie der Deckplatte ist auf Textfig. O IV schräg schaffirt. Wir sehen, dass diese Partie in der Medianebene gleich hinter der Kleinhirnanlage liegt und, eine Hufeisenform bildend, beiderseits in die Seitenflügel hineinragt. Durch die Plexusbildung erfährt die Deckplatte eine Verkürzung in der Längsrichtung, wodurch sie auch bei zunehmender Brückenkrümmung immer gespannt über der Rautengrube liegt (vgl. Figg. 27 u. 28).

Gehen wir nun zu den Boden- und Seitentheilen der Rautengrube

1) His, 1875.

über, so finden sich auf Stadium A im vordern Theil der Rautengrube jederseits von der Medianrinne oder Sulcus centralis 2 Längsrinnen (siehe Textfig. P). Von diesen entsprechen die lateralen den Sulci limitantes, die medialeren aber sind als secundäre Bildungen anzusehen. Im hintern Theil der Rautengrube finden sich nur die Sulci limitantes. Denselben 2 Furchen begegnen wir auf Stadium B (vgl. Fig. 59). Eine Vergleichung mit Stadium A zeigt, dass der ventromedial vom Sulcus limitans liegende Wandabschnitt, die Grundplatte nach His' Terminologie, den dorsalen Theil, alias die Flügelplatte, im Wachstum bedeutend übertrifft. Besonders gilt dies von der Partie zwischen der Medianebene und der innern Furche. Dies ist auf Stadium C noch schärfer ausgeprägt (Fig 60). Hier hat die Wand beiderseits von der Medianfurche sehr stark an Dicke zugenommen. In Folge davon ist die Medianfurche bis auf einen schmalen Spalt reducirt. Jederseits von der Medianfurche bildet die verdickte Wand einen runden, längs gehenden Wulst; wir erkennen in dieser Bildung die Eminentia teres. Lateral von ihr liegt die innere der beiden oben erwähnten Furchen. Während auf Stadium B die lateralere Furche, d. i. der Sulcus limitans, am besten ausgebildet ist, herrscht auf Stadium C das umgekehrte Verhältniss, indem die innere Furche hier scharf ausgeprägt, die laterale dagegen nur schwach angedeutet ist (Fig. 60).

Auf allen folgenden Stadien erhält sich die innere Furche und begrenzt die Eminentia teres nach aussen, während der Sulcus limitans ganz verwischt ist.

An der äussern ventralen Fläche des verlängerten Marks bildet sich, wie bekannt, in der Medianebene eine längs gehende Furche, welche in der menschlichen Anatomie den Namen Fissura mediana anterior erhalten hat. Diese Furche, die wir mit dem für die vergleichende Anatomie geeigneten Namen Fissura mediana ventralis bezeichnen wollen, ist auf Stadium B kaum angedeutet. Schon auf dem nächsten Stadium ist sie gut entwickelt, ja, sie erreicht sogar auf Stadium C ihre grösste Ausbildung (vgl. Fig. 10). Auf Fig. 60 ist sie ebenfalls zu sehen, obgleich sie in dem Theil des verlängerten Marks, wo dieser Schnitt liegt — gleich hinter der Brücken-

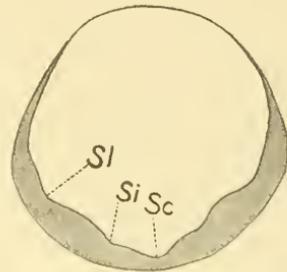


Fig. P. Querschnitt durch das IIinterhirn von Stadium A. Bezeichnungen wie an den Tafelfiguren.

krümmung — verhältnissmässig seicht ist. Weiter nach hinten wird sie tiefer und geht direct in die gleichnamige Furche des Rückenmarks über. Auf Stadium D sind nur der vorderste und der hinterste Theil der Furche übrig (Fig. 14); auf spätern Stadien verschwindet auch der vorderste Theil, so dass nur am Uebergang in das Rückenmark ein Rest fortbesteht (Fig. 17 u. 20).

Der mediane Theil des Ventrikelbodens, welcher sich zwischen der Fissura mediana ventralis und der innern medianen Fissur erstreckt, ist ursprünglich sehr dünn. Er geht natürlich aus der Bodenplatte des Rautenhirns hervor. His bezeichnet diese Partie mit dem Namen *Septum medullae*. Vom Stadium C an nimmt das *Septum medullae* rasch an Dicke zu, wenn es auch den zunächst liegenden Seitenpartien in dieser Hinsicht nachsteht und die innere mediane Furche deshalb immer bestehen bleibt. Was die Art und Weise betrifft, wie diese Verdickung vor sich geht, so habe ich Querschnitte, welche deutlich zeigen, dass die Verdickung theilweis durch eine Verschmelzung der Ränder der innern medianen Furche bedingt wird. Während nämlich im äussern (ventralen) Theil des Septums Kerne nur spärlich vorhanden sind, ist der innere (dorsale) Abschnitt sehr kernreich und geht ohne Grenze in das Ependym der innern Furche über. Solche Bilder, welche sich schwerlich ohne Annahme eines Verlöthungsprocesses im untersten Theil der innern medianen Furche erklären lassen, finden sich auf Stadium C und D (vgl. Fig. 62).

Im vordern Theil des verlängerten Marks liegt im *Septum medullae* die Nervenfaserkreuzung, die unter dem Namen *Raphe* bekannt ist. Die Entwicklung der *Raphe* beginnt schon auf Stadium C. Die Fig. 61 zeigt einen Theil der *Raphe* auf einem spätern Stadium.

Ein anderes Verhältniss, welches aus derselben Figur ersichtlich ist, mag mit einigen Worten erwähnt werden. Es muss nämlich auffallen, dass die *Recessus laterales* auf dem Schnitt als zwei abge sonderte *Lumina* zu sehen sind. Dies ist folgendermaassen zu erklären. Der vor dem Pons liegende Theil des Ventrikelbodens, der in Folge der Brückenkrümmung senkrecht gegen den eigentlichen Boden der Rautengrube zu liegen kommt und deshalb eher die vordere Wand derselben als einen Theil des Bodens bildet, ist nämlich so verflacht, dass die Innenflächen der Seitentheile sich nach vorn neigen. Folglich erstrecken sich die *Recessus laterales* weiter nach vorn als der Ventrikel in der Medianebene, und daher müssen in einer Querschnittserie gewisse Schnitte die *Recessus laterales* mit abgesonderten *Lumina* zeigen.

Die Entwicklung und Vertheilung der weissen und grauen Substanz, mit andern Worten, der Faserbahnen und der Gangliencentra, im verlängerten Mark sind an meinen Präparaten nur theilweise zu verfolgen. Deshalb seien nur einige leichter verfolgbare Bildungen hier erwähnt.

Fig. 62 zeigt einen Schnitt durch das verlängerte Mark vom Stadium D. Die Doppelfärbung mit Cochenille und Bleu de Lyon ist recht gut gelungen und zeigt zwei Paar Gangliencentra dicht an der Medianebene. Das eine Paar hat seine Lage unter den Seitenwänden des Sulcus centralis, das andere Paar dagegen liegt mehr ventral, nahe der ventralen Fläche des verlängerten Marks. Diese letztgenannten Zellenanhäufungen sind die Anlage der Oliven. Der dorsale Zellencomplex ist der Kern des Nervus hypoglossus. Am ventromedialen Rande dieses Kerns verläuft der Fasciculus longitudinalis posterior, welcher Faserzug jedoch auf der Fig. 62 nicht deutlich hervortritt.

Diese drei Bildungen: Oliven, Hypoglossuskern und hinteres Längsbündel, sind schon auf Stadium C ausgebildet, wenn sie auch nicht so scharf abgegrenzt sind.

Eine Faserbahn, die sich auch ohne grössere Schwierigkeit verfolgen lässt, ist die Facialisbahn. Sie ist schon auf Stadium B zu sehen und auf dem nächsten Stadium sehr gut ausgebildet. Auf Fig. 60 sieht man beiderseits von dem zusammengedrückten Sulcus centralis eine kleine, runde und helle Partie; das ist die quer geschnittene Facialisbahn, ein wenig hinter dem Facialisknie getroffen.

Ein Pons Varoli als distincte Bildung findet man erst auf Stadium F. Doch kann man schon auf Stadium E in der Brückenregion einige quer gehende Fasern entdecken, welche vielleicht als die erste Andeutung der Brücke aufzufassen sind. Das späte Auftreten dieses Commissurensystems kann nicht auffallen, denn erstens entwickelt sich das Kleinhirn ontogenetisch sehr langsam, und ferner ist ja der Pons eine Bildung, welche in der Wirbelthierreihe phylogenetisch erst spät, nämlich bei den Säugethieren, auftritt.

## Vergleichender Theil.

### Capitel VII.

#### Ueber die Eintheilung des Säugergehirns.

Da ich bei meinen Studien über die Entwicklung des Igelgehirns in Bezug auf die Eintheilung des Gehirns zu Ansichten gekommen bin,

welche mit den in der Literatur gebräuchlichen in Widerspruch stehen, sehe ich mich veranlasst, dieser Frage eine ausführlichere Darstellung zu widmen. Hierbei werde ich auch die wichtigsten Ansichten referiren, die bis dato in dieser Frage geäußert worden sind.

Wissenschaftlich berechtigt ist nur diejenige Eintheilung des Säuger-gehirns, welche sich auf die primitive Gliederung, wie sie uns bei den niedern Vertebraten entgegentritt, stützt. In je höherm Grade unsere Eintheilung diesen Gesichtspunkten Rechnung trägt, desto höher ist ihr Werth.

Ein Criterium für die Berechtigung einer solchen auf die vergleichende Anatomie gegründeten Eintheilung hat man auch darin, dass die Hauptabschnitte des Gehirns in der ontogenetischen Entwicklung früh auftreten. Dies folgt nämlich mit Nothwendigkeit aus dem biogenetischen Gesetz. Denn wenn die Grenze zwischen zwei Abschnitten durch die ganze Vertebratenreihe sich vorfindet, also schon bei den niedersten Vertebraten vorkommt, so muss sie auch während der ontogenetischen Entwicklung eines Säugers relativ früh auftreten. Dies ist die Ursache, dass die Embryonalentwicklung so wichtige Beiträge zur Lösung der betreffenden Fragen liefert und dass eine Eintheilung des Gehirns, welche den Forderungen der vergleichenden Anatomie entsprechen soll, auf embryologische Studien basirt werden kann.

Eine nur den Forderungen der topographischen menschlichen Anatomie entsprechende Eintheilung des Gehirns finden wir bei den ältern Anatomen bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts, welche das Gehirn in Grosshirn, Kleinhirn und verlängertes Mark eintheilten.

Soviel ich weiss, war v. BAER der Erste, der die Befunde im Embryonalzustande der Hirneintheilung zu Grunde legte. Dieser Forscher beschrieb ein Dreiblasenstadium und darauf ein Fünfblasenstadium des Gehirns. Den 5 Blasen des letztgenannten Stadiums gab er Namen und leitete die definitiven Gehirnthteile aus den besagten 5 Embryonalhirublasen ab.

Dieselbe Eintheilung finden wir auch in der classischen Arbeit von MIHALKOWICS wieder, wo sich übrigens eine Zusammenfassung von Ansichten älterer Autoren findet, weshalb ein näheres Eingehen auf solche ältere Ansichten, die nur historisches Interesse darbieten, hier unnöthig ist.

MIHALKOWICS' eigene Ansichten müssen jedoch etwas näher erwähnt werden, denn wie seine Arbeit im Allgemeinen in der Geschichte der hirnembryologischen Forschung Epoche macht, so haben auch seine Ansichten über die Eintheilung des Gehirns einen grossen Ein-

fluss auf die Auffassung der betreffenden Fragen während einer längern Zeit ausgeübt, ja die Darstellung in vielen unserer embryologischen Handbücher ist noch gegenwärtig hauptsächlich eine Wieder-gabe der Ansichten von MIHALKOWICS.

M. betont ausdrücklich, dass das Gehirn zuerst ein Dreiblasen-stadium durchläuft, ehe es — durch Theilung des ersten und dritten Bläschens — aus 5 Bläschen zu bestehen kommt. Er hebt auch hervor, dass diese letztgebildeten Bläschen nicht mit den 3 ersten zu vergleichen sind, sondern, durch Theilung eines der 3 primären ge-bildet, einen ganz andern Werth als diese haben.

Da es nun aber gilt, die embryonalen Verhältnisse einer Eintheilung des Gehirns zu Grunde zu legen, lässt er diese Ansichten nicht zum Ausdruck kommen, sondern nimmt 5 von den 5 Hirnblasen ent-stammende Haupttheile des Gehirns an, ohne die primäre Dreitheilung zu berücksichtigen. Diese seine 5 Hirntheile sind, wie bekannt, von vorn nach hinten gerechnet: secundäres Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, secundäres Hinterhirn und Nachhirn, oder mit den von HUXLEY vorgeschlagenen Namen: Prosen-cephalon, Thalamencephalon, Mesencephalon, Meten-cephalon und Myelencephalon.

Im Allgemeinen ist es nicht schwierig für den Leser, heraus-zufinden, welche Partien des Gehirns nach MIHALKOWICS den verschie-denen Abtheilungen zuzurechnen sind. Nur in einem Punkt ist MIHAL-kowics auf grössere Schwierigkeiten gestossen und hat sich Wider-sprüche zu Schulden kommen lassen, nämlich in Bezug auf die Grenze zwischen secundärem Vorderhirn und Zwischenhirn. Nach MIHAL-kowics theilt sich das primäre Vorderhirn in Zusammenhang mit einem Hervorwachsen seines vordern Theils der Quere nach in zwei Partien, eine vordere im Anfang unpaare, das secundäre Vorderhirn, und eine hintere, das Zwischenhirn. Die Theilung der vordersten Blase in die beiden Hemisphärenblasen findet erst später statt. Dabei bleibt aber ein medianer Theil zurück, welcher nicht in die Hemisphären-blasen übergeht, und dieser Theil ist es, welcher, wie wir später sehen werden, bald dem Vorderhirn, bald dem Zwischenhirn zuge-rechnet wird.

In Zusammenhang mit dieser Betrachtungsweise finden wir bei MIHALKOWICS auch eine eigenthümliche Auffassung der Lamina termi-nalis. So sagt er in seiner Beschreibung vom Gehirn auf dem Drei-blasenstadium (l. c. p. 23): „Da in die Bildung der primären Augen-blasen die ganze Seitenwand des primären Vorderhirnbläschens eingeht,

so ist es klar, dass zur Zeit der dreifachen Gliederung alle jene Theile des Gehirns noch fehlen, welche nachher vor den Augenblasen und der Stelle der Sehnervenkreuzung liegen. Insbesondere ist von der Anlage des Grosshirns s. str. noch nichts vorhanden, es kann also dieser Hirntheil nicht aus einer fernern Gliederung des Vorderhirns hervorgehen, sondern muss in der Folge durch einen Auswachsungsprocess aus dem vordern Abschnitt des Vorderhirns entstehen. Dann kann aber auch der vordere Schlusstheil des Vorderhirns keine definitive Bildung sein, sie ist nicht jener Schlussplatte gleich, welche später das secundäre Vorderhirn am Stirntheil abschliesst.“ Und später bei Beschreibung des Fünfblasenstadiums sagt er (p. 34): „Die Verbindungslamelle, welche sich von der Sehnervenplatte auf den Schlusstheil des secundären Vorderhirns fortsetzt, heisst die embryonale Schlussplatte; sie ist nicht identisch mit der gewesenen Schlussplatte zur Zeit der dreifachen Hirngliederung, weil sie mit dem secundären Vorderhirn hervorgewachsen ist.“

Diese Ansichten von MIHALKOWICS zeigen sich auch bei einer nähern Prüfung als recht unbestimmt, und die Motivirung scheint mir wenig beweisend. Seine Ansichten können in folgende zwei Hauptpunkte zusammengefasst werden: 1) Das secundäre Vorderhirn entsteht nicht ganz einfach durch Quertheilung des primären Vorderhirns, sondern durch ein Hervorwachsen der vordern Wand. 2) Die Lamina terminalis zur Zeit der dreifachen Hirngliederung ist nicht mit derselben Bildung bei dem fünfgliedrigen Gehirn identisch.

Da ich indessen im Folgenden zu zeigen suchen werde, dass in Uebereinstimmung mit den bei niedern Vertebraten von KUPFFER nachgewiesenen Verhältnissen die Lamina terminalis immer ihre Lage im Zwischenhirn beibehält und die Grosshirnhemisphären nicht vor, sondern dorsal von dem Zwischenhirn sich anlegen, so brauche ich hier auf diese Ansichten von MIHALKOWICS nicht näher einzugehen.

Ein Punkt, in welchem MIHALKOWICS, wie oben erwähnt, nicht vollkommen consequent ist, ist die Frage, wohin der Raum, welcher zwischen den beiden Foramina Monroi liegt und gewöhnlich als der vorderste Theil des dritten Ventrikels betrachtet wird, zu rechnen ist. Während MIHALKOWICS auf der einen Seite ausdrücklich erklärt, dass die Theilung des secundären Vorderhirns nicht vollständig ist, sondern ein kleiner, nach vorn von der Lamina terminalis begrenzter Theil, welcher mit dem dritten Ventrikel verschmilzt, übrig bleibt, lässt er ein andres Mal den ganzen dritten Ventrikel aus dem Lumen der Zwischenhirnblase hervorgehen. Diese letztgenannte Auffassung ist in

der auf p. 48 befindlichen Tabelle wiedergegeben. Die Lamina terminalis wird indessen in der Tabelle nicht erwähnt.

Ein anderer Umstand, welcher bei Durchsehen dieser Tabelle in die Augen fällt, ist, dass die Dreitheilung des Gehirns in der Tabelle keinen Ausdruck erhalten hat, sondern die 5 Hirnabschnitte als die ersten Unterabtheilungen des Gehirns angenommen sind und als einander ebenbürtige Theile betrachtet werden.

Wenn also auch in ein paar Punkten eine gewisse Undeutlichkeit und eine offenbare Inconsequenz in MIHALKOWIC'S Darstellung von der Eintheilung des Gehirns sich geltend macht, so hat er doch seine Ansichten auch in dieser Hinsicht im Allgemeinen so klar und deutlich formulirt, dass, wie schon eben erwähnt, seine Eintheilung lange Jahre in Hand- und Lehrbüchern geherrscht hat.

Im Jahre 1893 wurde indessen von zwei Forschern ein Versuch gemacht, an Stelle dieser Auffassung eine andere zu setzen. Theils gab nämlich HIS einen Aufsatz mit dem Titel „Vorschläge zur Eintheilung des Gehirns“ heraus, theils sprach KUPFFER in seiner Arbeit „Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, I“ gewisse Ansichten über die Entwicklung des Gehirns bei niedern Vertebraten aus, welche geeignet sind, die ältern Vorstellungen über die Eintheilung des Gehirns zu erschüttern.

Ehe ich indessen auf die Ansichten dieser Verfasser eingehe, muss ich einen Begriff, welcher in der Frage nach der Eintheilung des Gehirns eine Rolle gespielt hat, mit einigen Worten erwähnen. Das ist die sog. *Axe des Hirnröhrs*.

Ohne eine exactere Definition dieses Begriffes zu geben, hat man im Allgemeinen damit eine Linie gemeint, die mitten im Lumen des Rohres verläuft und allen dessen Krümmungen folgt. Nur über die Frage, wohin das vordere Ende dieser *Axe* zu verlegen sei, sind die Meinungen verschieden gewesen.

Vor allem möchte ich indessen gegen den Namen *Axe* opponiren, weil dieser Name nur einer wirklichen oder gedachten geraden Linie — am besten in Zusammenhang mit einer wirklichen oder gedachten Rotation um diese Linie — gegeben werden kann. Die fragliche Linie im Hirnröhr ist nicht einmal vor dem Auftreten der Hirnkrümmungen gerade, weil das Hirnröhr, wie der ganze Embryo, der buchtigen Oberfläche des Eies folgend, mehr oder weniger gebogen ist.

Ich schlage für diese krumme Linie den Namen *Centrallinie des Hirnröhrs* vor. Näher bestimmt verlege ich diese Central-

linie in die Medianebene in die Mitte zwischen Dach und Boden. Wenn wir die Centrallinie auf diese Weise definiren, so ist es auch kein Zweifel, wohin ihr vorderes Ende zu verlegen ist. Es muss da, wo Dach und Boden zusammenstossen, in dem Punkt also, wo die Medianlinie der Medullarrinne mit der Dachnaht zusammentrifft, liegen.

Diesen Punkt hat KUPFFER nach Untersuchungen an niedern Vertebraten in den vordern Neuroporus verlegt, und NEUMAYER ist durch Studien an Schafembryonen zu demselben Resultat gekommen. HIS behauptet dagegen, dass das vordere Ende der Hirnaxe in den Recessus opticus zu legen sei.

Nun glaube ich indessen, dass man die Bedeutung der Centrallinie für die Eintheilung des Gehirns sehr überschätzt hat und dass man unabhängig von der Lage ihres vordern Endes eine rationelle Eintheilung des Gehirns aufstellen kann. Denn die bisher allgemein aufgestellte Forderung, dass die Grenzen zwischen den Hirnabschnitten möglichst rechtwinklig gegen die Centrallinie liegen sollen, hat freilich ihre Berechtigung, wenn es gilt, das Hirnrohr in Neuromeren einzutheilen, ist aber bei der fraglichen Eintheilung des Gehirns von keiner Bedeutung.

Wie oben gesagt, suchten HIS und KUPFFER im Jahre 1893 gegen die Auffassung von MIHALKOWICS neue Ansichten geltend machen. Die Eintheilung nach HIS zeigte in zwei Punkten Abweichungen. So verlegte er die Grenze zwischen erster und zweiter Hirnblase, d. h. zwischen secundärem Vorderhirn und Zwischenhirn, an den Boden hinter das Infundibulum, und zwar um eine gegen die Hirnaxe wöglich rechtwinklige Grenze zu erhalten. Er fasste mit andern Worten die Grosshirnhemisphären und einen grossen Theil des alten Zwischenhirns zu einem Ganzen zusammen. Diesen vordersten Hirnabschnitt nennt er *Telencephalon*. Den Rest des alten Zwischenhirns lässt er diesen Namen beibehalten und bezeichnet ihn in der griechischen Namenserie als *Diencephalon*.

Eine andere Neuerung in der HIS'schen Eintheilung besteht darin, dass zwischen Mittel- und Hinterhirn eine neue Abtheilung *Isthmus* eingeschoben ist. Der Name *Isthmus* ist allerdings nicht neu in der Gehirnliteratur, er ist von vielen Verfassern benutzt worden, um den Theil, welcher das Kleinhirn und den Pons mit dem Mittelhirn verbindet, zu bezeichnen. Das Neue in der HIS'schen Darstellung liegt in der Auffassung vom *Isthmus* als einem selbständigen, den 5 Hirnabtheilungen gleich gestellten Abschnitt.

Während aber die übrigen 5 Hirntheile — wenigstens nach der

alten Betrachtungsweise — auf einem frühen Embryonalstadium durch von einander mehr oder weniger scharf getrennte Bläschen repräsentirt werden, sollte dagegen der Isthmus von der eingeschnürten Partie zwischen der 3. und 4. Blase gebildet sein. Hrs hat natürlich auch diesen primären Unterschied bemerkt und daher, um seinen Isthmus so gut wie möglich mit den übrigen Hirnabschnitten gleich zu stellen, auf eine Ausbuchtung am Boden, welche er bei menschlichen Embryonen gefunden, aufmerksam gemacht. Diese Ausbuchtung, welche an der Grenze zwischen Mittel- und Hinterhirn liegt, hat er *Eminentia interpeduncularis* genannt und die entsprechende Grube im Innern des Hirnrohrs mit dem Namen *Isthmusgrube* bezeichnet. Diese Ausbuchtung ist das Einzige, was meiner Meinung nach für die Gleichstellung des Isthmus mit den übrigen Hirnblasen sprechen könnte. Da indessen sowohl das Dach als die Seitenwände in diesem Theil des Hirnrohrs eine scharfe Einkerbung zeigen, liegt es am nächsten, anzunehmen, dass die Ausbuchtung des Bodens nicht der Rest einer frühern Hirnblase ist, sondern durch andere Ursachen bedingt ist. Ausserdem ist die Ausbuchtung nicht bei allen Säugethierembryonen zu finden. Bei *Erinaceus* fehlt sie ganz. Wie ich vorher gezeigt habe, erstreckt sich nämlich auf Stadium A die Einschnürung zwischen der 2. und 3. primären Hirnblase auch zum Bodentheil, indem die Einbuchtung *c* auf Fig. 24 mit dieser Einschnürung in Zusammenhang steht oder, vielleicht besser ausgedrückt, durch diese Einschnürung bedingt wird. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Grenze zwischen der 2. und 3. primären Hirnblase die am schärfsten ausgeprägte ist und auch die, welche am frühesten zur Ausbildung kommt (wenn ich ein sehr frühes Zweiblasenstadium nicht berücksichtige, dessen Grenze zwischen den beiden Blasen nicht bestehen bleibt). Wie scharf diese Grenze ist, geht am besten aus plastischen Modellen jüngerer Embryonalstadien hervor. Die scharfe Einschnürung nicht als Grenze bei der Eintheilung des Gehirns anzuwenden, sondern an diesen Platz einen besondern Hirntheil mit Grenzen vor und hinten zu legen, scheint mir sehr unpassend.

Der wichtigste Grund für die Aufstellung des Isthmus als eigenen Hirnabschnitt neben den andern 5 dürfte nach meiner Auffassung in folgendem Verhältniss zu suchen sein. Vorausgesetzt, dass wirklich aus der 4. der 5 Hirnblasen das Cerebellum und der Pons gebildet wird, bleiben zwischen Mittelhirn und diesem Hinterhirn beim erwachsenen Gehirn gewisse Partien übrig — im Dach das Velum me-

dullare anticum, am Boden und in den Seitenpartien das Ganglion interpedunculare, die Trochleariskerne, die Bindearme und die Schleife — welche weder zum Mittelhirn, noch zum Cerebellum mit dem Pons gerechnet werden können. Dies mag die eigentliche Ursache sein, warum diese Partie, welche schon vorher in der Gehirnliteratur den Namen Isthmus erhalten hatte, als ein selbständiger Abschnitt neben den 5 anderen betrachtet worden ist. MIHALKOWICS hat diese Schwierigkeit schon erkannt, ist ihr aber dadurch aus dem Wege gegangen, dass er den Mittelhirnboden bis zum vordern Rande der Brücke rechnet, wodurch jedoch meiner Meinung nach die Grenze zu weit nach hinten verlegt wird.

Mit der Auffassung von dem Verhältniss zwischen dem Cerebellum und der Medulla oblongata, welche ich im Folgenden geben werde, entgeht man den hier erwähnten Schwierigkeiten, und die Grenze zwischen Mittel- und Hinterhirn kann an die am meisten eingeschnürte Stelle verlegt werden, was ich für das einzig Richtige halte, und ein Isthmustheil im Sinne von HIS wird nach meiner Betrachtungsweise nicht nothwendig.

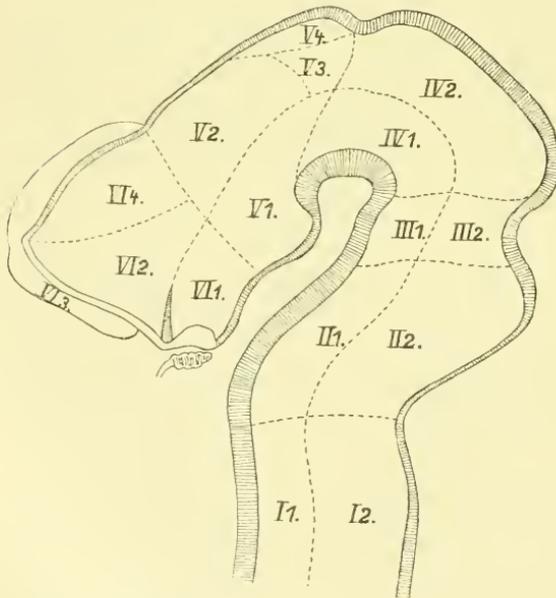
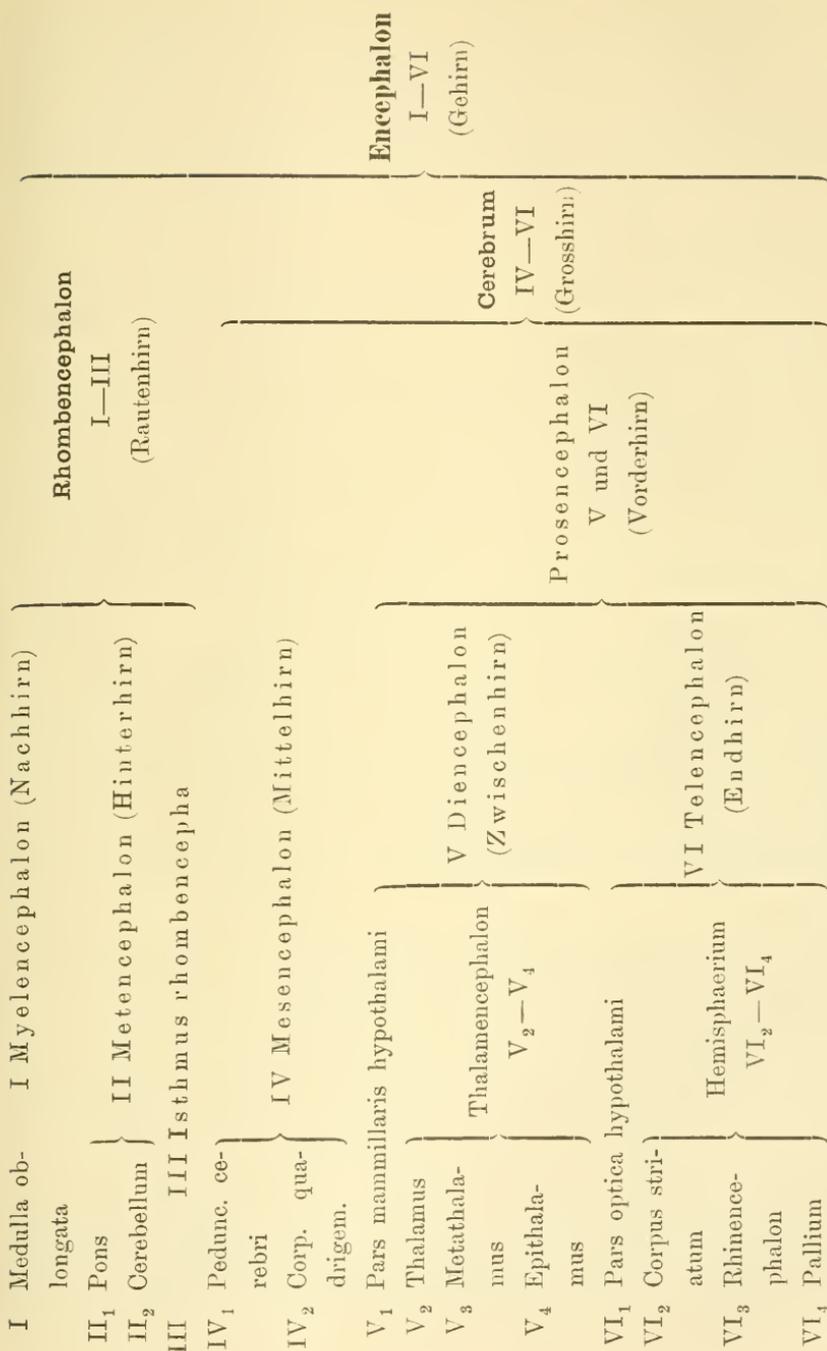


Fig. Q. Medianschnitt durch ein menschliches Embryonenhirn vom Ende des 1. Monats mit eingezeichneten Feldern, nach HIS. Vgl. die HIS'sche Tabelle.

Um übrigens auf die einfachste Weise die HIS'sche Eintheilung in allen Einzelheiten zu zeigen, habe ich theils HIS' tabellarische Zusammenstellung, theils eine seiner Figuren (einen Medianschnitt durch ein menschliches Embryonalgehirn vom Ende des 1. Monats) mit eingezeichneten Feldern und Ziffern, welche auf die Tabelle hinweisen, wiedergegeben. Sowohl die Tabelle als die Figur sind aus HIS' Aufsatz „Vorschläge zur Eintheilung des Gehirns“ entnommen.



Die Eintheilung des Gehirns nach His.

Die His'sche Eintheilung liegt der von der Anatomischen Gesellschaft im Jahr 1895 in Basel angenommenen anatomischen Nomenclatur, soweit diese die Hirnanatomie berücksichtigt, zu Grunde. Da also die Eintheilung einen officiellen Charakter erhalten hat und wohl zur Zeit die wenigstens in der menschlichen Anatomie am allgemeinsten angenommene Eintheilung ist, so geschieht es hauptsächlich, um mich gegen diese zu wenden, wenn ich im Folgenden meine abweichenden Ansichten äussere.

Vorher jedoch einige Worte über KUPFFER's Ansichten von der Eintheilung des Gehirns bei niedern Vertebraten. Nach ihm ist ein Stadium mit zweigetheiltem Gehirn dem Dreiblasenstadium vorausgegangen, indem, schon ehe sich die Einschnürungen vor und hinter dem Mittelhirn gebildet haben, am Boden die schon in Capitel I erwähnte, den mittlern Schädelbalken umgebende Falte, die von KUPFFER den Namen *Plica encephali ventralis* erhalten hat, entsteht. Diese *Plica* theilt auf diesem frühen Stadium das Gehirn in zwei Theile, Vorhirn und Nachhirn. Die *Plicabildung* steht nach KUPFFER mit keiner Krümmung der Hirnaxe in Zusammenhang und ist von der erst später eintretenden Scheitelkrümmung unabhängig.

Auf einem bedeutend spätern Stadium entsteht im Dach eine Falte, KUPFFER's *Plica encephali dorsal*, welche die hintere Grenze des Mittelhirns bezeichnet. Jetzt verlegt KUPFFER die Grenze zwischen Vor- und Nachhirn am Dach in diese Falte, so dass das Mittelhirn auf dem Zweiblasenstadium einen Theil der vordern der beiden Blasen bildet. Durch Theilung dieser Vorhirnblase sollen später das Dreiblasenstadium und das Mittelhirn als selbständige Blase entstehen.

In seiner Beurtheilung des Verhaltens zwischen dem secundären Vorderhirn und dem Zwischenhirn weicht KUPFFER sowohl von der Auffassung von MIHALKOWICS als von derjenigen von HIS ab.

Nach KUPFFER geht nämlich die secundäre Vorderhirnblase aus einer Dachpartie der primären Vorderhirnblase hervor, kommt also nicht in die Verlängerung des Gehirnrohrs zu liegen, sondern nimmt eine mehr dorsale Lage ein. Die *Lamina terminalis* bleibt im Zwischenhirn liegen und bildet auf allen Stadien die vordere Begrenzung des Hirnrohrs.

Im Jahr 1899 publicirte NEUMAYER eine kürzere Mittheilung, „Zur Morphogenie des Gehirns der Säugethiere“, in welcher er zeigt, dass viele der von KUPFFER an niedern Vertebraten gewonnenen Re-

sultate auch für die Säugethiere Geltung besitzen. Er fasst seine Resultate folgenderweise zusammen <sup>1)</sup>:

„Aus diesen Thatsachen ergeben sich eine Reihe von Analogien in der Entwicklung des Gehirns mit jenen niedern Formen, welche Herr Prof. v. KUPFFER in seinen Studien eingehend untersucht hat, und zwar zeigt sich, dass

1) der Schluss und die Ablösung des Hirnrohrs der Säugethiere an einer Stelle erfolgt, welche dorsal, an dem Uebergang der Lamina terminalis in die Hirndecke gelegen ist.

2) Ventral von dieser Stelle, welche KUPFFER's Lobus olfactorius impar bei niedern Wirbelthieren homolog ist und dem Recessus triangularis SCHWALBE's beim Menschen entspricht, besteht keine Schlussnaht.

3) Die erste Anlage des Vorderhirns ist in der Querrichtung dreigetheilt: es bestehen neben einem unpaaren, medianen Abschnitt, dem Telencephalon, die paarigen Hemisphären vom Zeitpunkt des Schlusses des Medullarrohrs ab.

4) Diese unpaare, mediane Anlage des Vorderhirns erstreckt sich oralwärts bis zu jener Stelle, welche dem unpaaren Riechlappen entspricht.

5) Alle Säugethiere sind im frühesten embryonalen Leben als monorhin zu betrachten, ähnlich dem Amphioxus, den Cyclostomen, Ganoiden und Amphibien, denn sie besitzen eine unpaare mediane Riechplacode, der ein unpaarer medianer Hirnthheil, wenn auch in rudimentärer Form, bei den Säugethieren entspricht: der Lobus olfactorius impar der niedern Wirbelthiere, welcher dem von SCHWALBE als Recessus triangularis bezeichneten Hirnthheil des Menschen als homolog zu betrachten ist.“

Von besonderm Interesse ist die bestimmte Erklärung NEUMAYER's, dass ventral vom Neuroporus keine Schlussnaht existirt. Ist dies richtig, so ist man ja berechtigt, auch bei den Säugethieren das vordere Ende der Centrallinie in den Neuroporus zu verlegen. Der Angabe NEUMAYER's entgegen steht indessen His' Darstellung über den Entwicklungsmodus beim Hühnchen — vom Menschen oder andern

---

1) Nachdem ich dieses Capitel schon niedergeschrieben habe, ist mir durch die Gefälligkeit des Herrn Dr. NEUMAYER ein Exemplar seiner in der KUPFFER'schen Festschrift publicirten ausführlichern Abhandlung zugänglich geworden. Da aber bezüglich der Eintheilung des Gehirns die Zusammenfassung in der kürzern Mittheilung seine Ansichten ebenso gut wiedergiebt, habe ich das ursprünglich niedergeschriebene Citat beibehalten.

Säugethieren hat er dieses frühe Stadium nicht untersucht — wo er eine präneuroporale Naht beschreibt und abbildet. Zukünftige Untersuchungen mögen in dieser strittigen Frage die Entscheidung bringen. Möglich ist ja auch, dass verschiedene Wirbelthierclassen sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten, so dass der Neuroporus der einen Classe nicht mit dem der andern homolog und morphologisch vollkommen vergleichbar ist.

Ein anderer Befund, der aus NEUMAYER's Aufsatz hervorgeht, den er aber nicht in der citirten Zusammenfassung betont, ist das Vorhandensein auf einem sehr frühen Stadium eines zweitheiligen Gehirns auch bei den Säugethieren. So sagt er (NEUMAYER, 1899a, p. 51): „Zur Zeit des noch offenen Neuralporus besteht auch bei Säugethieren jene von KUPFFER in seinen Studien geschilderte Zweigliederung des Hirnrohrs: eine ventrale dorsalwärts sich erhebende Bodenfalte, KUPFFER's Plica encephali ventralis, scheidet die noch gerade gestreckte Medullarröhre in zwei Abschnitte: in Vorhirn und in Nachhirn, wie sie bei Amphioxus als bleibende Hirnabschnitte zeitlebens bestehen.“

Ich gehe jetzt zu meinen eigenen Ansichten über die Eintheilung des Gehirns über.

Vor allem muss hervorgehoben werden, dass jede natürliche und in der vergleichenden Anatomie verwendbare Eintheilung des Gehirns auf eine Dreitheilung, den 3 Hirnbläschen v. BAER's entsprechend, gegründet werden muss. Die zwischen diesen 3 Blasen gelegenen Grenzen, d. h. die Grenze vor und diejenige hinter dem Mittelhirn, treten ontogenetisch sehr früh auf und werden später beibehalten. Phylogenetisch sind sie durch die ganze Wirbelthierreihe (Amphioxus ausgenommen) zu verfolgen. Sie besitzen dabei alle Kriterien guter und natürlicher Grenzen. Dies ist nun freilich von vielen Forschern theoretisch anerkannt worden. Wenn es aber in der Praxis galt, eine Eintheilung herzustellen, so haben sie es nicht zum Ausdruck gebracht. So legt MIHALKOWICS, wie schon erwähnt, das Fünfblasenstadium seiner Eintheilung zu Grunde, und HIS hat ja die Zahl der Hirntheile um noch einen, nämlich den Isthmus, vermehrt <sup>1)</sup>.

1) Dass HIS wirklich diese 6 Theile als die für die Eintheilung des Gehirns grundlegenden betrachtet, geht am besten aus seiner Methode, sie mit den römischen Zahlen I bis VI und kleinere Partien als Unterabtheilungen durch eine kleine arabische Ziffer neben der römischen (z. B. Cerebellum II<sub>2</sub> und Corpus striatum VI<sub>2</sub>) zu bezeichnen, hervor. Eine Dreitheilung kann man in seiner Tabelle nur durch Zusammen-

Also, die Dreitheilung muss zum Ausdruck kommen, und für die drei betreffenden Hirntheile schlage ich vor, die alten Namen Prosencephalon, Mesencephalon und Metencephalon beizubehalten.

Die Dreitheilung ist indessen nicht die während der Ontogenese zuerst auftretende Gliederung, indem sehr früh, wie KUPFFER und NEUMAYER gezeigt haben, eine Zweitheilung stattfindet. Die Grenze zwischen den beiden Hirnabschnitten des betreffenden Stadiums geht durch das Mittelhirn und ist also keine bestehen bleibende Grenze <sup>1)</sup>.

Ob das frühe Auftreten der Plica encephali ventralis und das in Zusammenhang hiermit stehende Zweiblasenstadium des Gehirns als eine cänogenetische Bildung oder als eine Reminiscenz einer phylogenetischen Entwicklungsstufe des Gehirns bei den Vorfahren der Vertebraten anzusehen ist, kann gegenwärtig nicht mit Sicherheit entschieden werden. Im letztern Falle würden wir im zweigetheilten Gehirn ein Ur- oder Primordialhirn vor uns haben. Für diese Auffassung spricht das Verhältniss, dass wir, wenn KUPFFER's Deutungen richtig sind, bei *Amphioxus* ein solches durch eine Plica ventralis zweigetheiltes Gehirn haben. Nun ist indessen die Stellung und Bedeutung des Lanzettfischchens noch recht unklar, so dass es schwer ist, sich in dieser Frage auf die Befunde bei *Amphioxus* zu stützen.

Auf das Dreiblasenstadium des Gehirns lassen die meisten Verfasser ein Stadium mit 5 Hirnblasen folgen, aus welchen die 5 Hirntheile, Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn hervorgehen sollen. Meine Studien an *Erinaceus*- und Kaninchen-Embryonen haben mich indessen zu der Ueberzeugung geführt, dass ein solches Fünfblasenstadium im alten Sinne bei diesen Thierformen gar nicht existirt. Auch habe ich bei keinem Verfasser irgend welche

---

stellung von Theilen erhalten, welche sowohl durch die ganze Aufstellung der Tabelle, als durch die beim Druck gebrauchten verschiedenen Typen als ungleichwerthig bezeichnet sind.

1) Da auf einem spätern Stadium die Plica encephali dorsalis entsteht, welche indessen nicht der ventralen Falte gegenüber liegt, verlegt KUPFFER, wie erwähnt, die Grenze an diese Stelle, obschon die Grenze am Dach vorher natürlich der Plica ventralis gegenüber, mit andern Worten in einen Punkt im zukünftigen Mittelhirndach zu verlegen ist. KUPFFER verschiebt also die Grenze des Zweiblasenstadiums und lässt sie zur hintern Mittelhirngrenze des Dreiblasenstadiums werden. Ich meinerseits betrachte es als richtiger, die letztgenannte Grenze als eine neue und das Zweiblasenstadium und seine Grenze als vorübergehende Bildungen anzusehen.

Thatsachen erwähnt gefunden, welche die Annahme eines solchen Stadiums rechtfertigen.

Das Fünfblasenstadium sollte ja durch eine Quertheilung des 1. und 3. primären Hirnbläschens entstehen. Die Theilungen sollten durch Einschnürungen markirt werden; die Ebenen, welche die verschiedenen Hirnabschnitte von einander abgrenzten, sollten gegen die Centrallinie ungefähr rechtwinklig sein und diese Centrallinie in der Vorderwand des 1. Bläschens enden. Ein solches Stadium existirt indessen nicht.

Da die Verhältnisse sich im primären Vorderhirn und Hinterhirn etwas verschieden gestalten, ist es nothwendig, jedes für sich zu betrachten, und wir können da mit dem Hinterhirn beginnen.

Weder auf Stadium A oder B meiner Igelembryonen noch bei einem von mir untersuchten Kaninchenembryo, der seiner Entwicklung nach zwischen den beiden genannten Igelembryonalstadien lag, habe ich ein Zeichen einer Einschnürung in 2 Blasen, die Hinterhirn- und die Nachhirnblase der Verfasser, finden können. Dies braucht jedoch nicht so viel zu bedeuten, denn es wäre ja möglich, dass eine solche Einschnürung auf einem von mir nicht beobachteten Stadium aufträte, um später zu verschwinden. Es ist unter allen Umständen zu bestimmen, aus welchen Theilen des Metencephalons die spätern Hirnabschnitte Kleinhirn und verlängertes Mark entstehen, denn wenn diese aus Theilen entstehen, welche 2 Blasen entsprechen können, so ist es von keiner Bedeutung, ob die die Grenze zwischen den Blasen markirende Einschnürung verwischt worden ist.

Nun haben wir indessen schon im Vorigen gesehen, dass das Kleinhirn von einer sehr kurzen Partie, nur circa einem Fünftel, des Daches der dritten primären Hirnblase gebildet wird. Und was den Pons Varoli betrifft, welcher nach der ältern Anschauung vom Boden des Gehirnbräschens entsteht, so wird er auch von einer relativ kurzen Partie gebildet, welche indessen nicht, wie die Anlage des Kleinhirns, unmittelbar ans Mittelhirn grenzt, sondern mehr caudalwärts liegt. Schon auf Stadien, wo noch kein Pons sich zu entwickeln begonnen hat, ist seine zukünftige Lage leicht zu bestimmen, indem er immer bei der zweiten Hirnkrümmung, welche eben deshalb den Namen Brückenkrümmung erhalten hat, entsteht. Durch diese Lage des Pons kommt ein Theil des Bodens der dritten primären Hirnblase vor dem Pons zu liegen. Es ist der Theil, wo bei dem erwachsenen Gehirn die Pedunculi cerebri zu divergiren beginnen und das Ganglion interpedunculare zwischen sich schliessen. Nimmt man mit MIHALKOWICS

5 Hirnbläschen an, von welchen das 4. die Anlage zum Kleinhirn und Pons bildet, so muss man den erwähnten Hirntheil zum Boden der 3. Hirnblase rechnen, was ja auch MIHALKOWICS gethan hat.

Gegen den Vorschlag von HIS, einen besonderen Hirntheil Isthmus einzuschalten, habe ich mich schon oben ausgesprochen. Ich will hier nur hinzufügen, dass nicht das ganze Dach seines Isthmusabschnitts zum Velum medullare anticum wird, sondern dass dieses durch Streckung einer sehr kurzen Partie, nur eines Bruchtheils der Strecke, welche er als Isthmusbach bezeichnet, entsteht. Was HIS als Anlage des Velum medullare anticum bezeichnet, ist in der That die Anlage für den hintersten Theil des Mittelhirndachs, das Velum und den vordersten Theil des Cerebellums.

Aus meinen Figg. 44—49 geht hervor, dass das Mittelhirndach nicht von vorn herein mit dem Kleinhirn durch eine längere Partie verbunden ist. Das Velum medullare anticum des erwachsenen Igels entsteht nämlich durch eine secundäre, durch Wachsthum des Kleinhirns bedingte Streckung einer Anfangs sehr kurzen Partie des Daches. Noch deutlicher ist dies an den Textfigg. D—F zu sehen, welche die betreffenden Verhältnisse bei Kaninchenembryonen zeigen. Diese Entstehung des Velums durch eine vom Cerebellum verursachte Streckung eines kurzen Dachabschnitts war schon MIHALKOWICS bekannt (s. MIHALKOWICS op. cit. p. 54.)

Wenn man in Betracht zieht, dass der Pons Varoli erst bei den Säugethieren auftritt, so können wir leicht einsehen, dass wir es im Pons mit einer secundären Bildung zu thun haben, welche nicht als Boden eines eigenen Hirnbläschens der Eintheilung zu Grunde gelegt werden kann. Ja, auch das Cerebellum ist sowohl phylogenetisch als ontogenetisch ein sich spät entwickelndes Organ. *Ammocoetes* und die Amphibien haben nur eine Andeutung des Kleinhirns, und bei gewissen Reptilien ist derselbe Hirntheil sehr schwach entwickelt. Während der Ontogenese sind die übrigen Hirnthteile in ihrer Entwicklung weit vorgeschritten, ehe die Platte im Dach, aus welcher das Kleinhirn hervorgeht, einen bedeutendern Zuwachs zeigt.

In Folge dessen betrachte ich das Kleinhirn und die Varolsbrücke als secundäre Bildungen, die auf frühern Stadien nicht durch eine eigene Hirnblase repräsentirt sind. Vielmehr geht das Cerebellum auf einem spätern Embryonalstadium aus dem vordern Theil des Daches der 3. primären Hirnblase durch starke Verdickung hervor. Und was den Pons betrifft, so umschlingt er ventral die Medulla ob-

longata, liegt nicht vor ihr, wie man nach der Fünfblasentheorie erwarten sollte. Bei niedern Vertebraten, welche keinen Pons haben, erstreckt sich die Medulla oblongata an der Ventralseite von der Nackenkrümmung bis zur hintern Grenze des Mittelhirnbodens. Am richtigsten scheint es mir, denselben Betrachtungsmodus für das Säugethiergehirn einzuführen, denn was man Isthmus genannt hat, ist, wenn man den Dachtheil, das Velum medullare anticum, abrechnet, nichts anderes als der praepontale Theil der Medulla oblongata.

Aber, könnte Jemand einwenden, die Auffassung, dass die 3. primäre Hirnblase in 2 Blasen quer getheilt wird, ist ja auf Beobachtungen von Vogelembryonen gegründet. So beschreibt MIHALKOWICS (l. c. p. 25 und tab. 4, fig. 33) eine solche Quertheilung des 3. primären Hirnbläschens eines 58 Stunden bebrüteten Hühnerembryos. Ein neuerdings publicirter Aufsatz von HILL scheint mir sehr geeignet, die Frage, welche Bedeutung wir dieser Quertheilung beimessen sollen, zu beleuchten. Nach den Untersuchungen HILL's ist die 3. primäre Hirnblase bei Hühnerembryonen auf einem gewissen Stadium in 6 Metameren getheilt, welche er, der Anzahl der Neuromeren in dem vordern Hirnabschnitt zu Folge, als die Neuromeren 6—11 bezeichnet. Diese Neuromeren sind ursprünglich alle durch Einschnürungen von einander getrennt, aber schon nach der 33. Incubationsstunde fließen die Neuromeren 6 und 7 zusammen und bilden eine Blase. Ich glaube, dass es diese gegen die hintern Segmente deutlich abgesetzte Blase ist, welche MIHALKOWICS bewogen hat, eine Quertheilung des primären Hinterhirnbläschens anzunehmen, dies um so mehr, als die Grenze zwischen den Segmenten 7 und 8 dieses Bläschens gerade in der von MIHALKOWICS angegebenen Proportion theilt. Nun giebt aber HILL ausdrücklich an, dass das Kleinhirn nur vom Segment 6 gebildet wird, was mit meinem durch Studium an Säugethierembryonen gewonnenen Resultat wohl übereinstimmt.

Auch für die 1. primäre Hirnblase nimmt ja MIHALKOWICS eine Quertheilung an. Doch haben wir gesehen, dass er diese Quertheilung als mit einem Hervorwachsen des vordersten Theils der primären Vorderhirnblase verbunden ansieht, die vorderste neugebildete Blase, sein secundäres Vorderhirnbläschen, aber in die directe Verlängerung des Hirnrohrs verlegt.

HIS, der gefunden hat, dass die Grosshirnhemisphären durch eine im Anfang unpaare, später paarige Ausstülpung eines Theils des Daches der Vorderhirnblase gebildet werden, hat indessen die alte

Methode, das Embryonalgehirn in hinter einander liegende und durch gegen die Centrallinie möglichst rechtwinklige Ebenen begrenzte Blasen oder Segmente einzutheilen, beibehalten wollen. Von diesem Grundsatz ausgehend, hat er, um in dem ersten Hirnabschnitt eine entsprechende Bodenpartie zu erhalten, wie wir schon im Vorigen gesehen haben, zu seinem Telencephalon auch einen grossen Theil des unpaaren Zwischenhirns mitrechnen müssen, indem er die Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon hinter den Recessus infundibuli verlegt. Dass eine solche Vereinigung der Grosshirnhemisphären mit einem Theil des unpaaren Zwischenhirns zu einem Hirnabschnitt sehr unnatürlich ist, braucht nicht näher begründet zu werden<sup>1)</sup>.

Wenn man nun gefunden hat, dass die Grosshirnhemisphären sich aus einer Partie des Daches der Vorderhirnblase entwickeln und nie eine eigene Blase in der Verlängerung des Hirnrohrs nach vorn bilden, so halte ich es für unrichtig, die alte Ansicht, dass die verschiedenen Abschnitte aus hinter einander liegenden Bläschen oder Ringen des Hirnrohrs mit gegen die Centrallinie rechtwinkligen Grenzen hervorgehen, aufrecht zu halten. Vielmehr müssen wir die Thatsache anerkennen, dass das Grosshirn ebenso wie das Cerebellum secundäre Bildungen sind, welche auf keinem Stadium durch eine eigene, von der Centrallinie durchzogene Hirnblase im alten Sinne repräsentirt werden. Zu diesem Resultat ist ja schon KUPFFER für die niedern Vertebraten gekommen, und NEUMAYER'S Untersuchungen an Schafembryonen zeigen wie die meinigen an Igel- und Kaninchenembryonen, dass die KUPFFER'sche Ansicht auf die Säugethiere ihre volle Anwendung findet.

Die Lamina terminalis gehört nach dieser Betrachtungsweise während der ganzen Zeit dem Zwischenhirn an.

Was den Namen Zwischenhirn betrifft, so findet KUPFFER diese Benennung unnöthig, weil das Zwischenhirn nichts anderes ist als das

---

1) FLATAU u. JACOBSON haben in dem neuerdings erschienenen „Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Säugethiere“ die His'sche Eintheilung benutzt. Doch schliessen sie die Darstellung dieser Eintheilung, womit sie ihre Arbeit einleiten, mit folgenden Worten: „Bei der Beschreibung lässt sich die Pars optica hypothalami von der genetisch verschiedenen Pars mammillaris schwer trennen. Diese beiden Abschnitte werden deshalb gemeinschaftlich geschildert.“ Nach meiner Ansicht sind sie auch genetisch nicht verschieden, wie ich zu zeigen versuchen will.

primäre Vorderhirn, wenn man das secundär ausgebildete Hemisphärenhirn abrechnet. Indessen ist der Name Zwischenhirn nun einmal eingebürgert, und ich finde es nicht unpassend, diesen Namen beizubehalten. Das Zwischenhirn ist also das primäre Vorderhirn minus Hemisphärengehirn.

Eine Frage, welche man bei verschiedenen Verfassern sehr verschieden beantwortet findet, ist die, ob die erste Anlage des Hemisphärenhirns unpaar oder paarig ist. Von der Antwort, welche diese Frage erhält, hängt es ab, ob man die mediane Partie, welche die beiden Grosshirnhemisphären oberhalb der Foramina Monroi verbindet und aus welcher später der Plexus chorioideus superior hervorgeht, zum Hemisphärenhirn oder zum Zwischenhirn zu rechnen hat.

Es lässt sich nicht leugnen, dass während der Ontogenese die sich hervorwölbende Dachpartie im Anfang, den medianen Theil mitnehmend, eine unpaare Bildung darstellt. Später hört die Medianpartie zu wachsen auf, während die Seitentheile sich als Hemisphären emporwölben. Wenn man nur diesen ontogenetischen Vorgang berücksichtigt, kann es als vollkommen conventionell betrachtet werden, ob man die erste unpaare Ausbuchtung als eine Partie des ungetheilten primären Vorderhirns ansehen oder schon hier von Grosshirn, Hemisphaerium, sprechen soll. Im letztern Fall gehört der Plexus chorioideus superior des erwachsenen Gehirns genetisch zum Grosshirn, obschon er einen Theil des Daches des 3. Ventrikels bildet und deshalb gewöhnlich zum Zwischenhirn gerechnet wird.

Wenn man nichts als diese ontogenetischen Thatsachen zu berücksichtigen hätte, würde ich aus praktischen Gründen die erste Alternative wählen und erst die paarigen Hemisphärenblasen mit dem Namen Hemisphaerium bezeichnen. Nun giebt es aber, wie bekannt, niedere Vertebraten, nämlich verschiedene Selachier, Ganoiden und Teleosteer, bei welchen das Hemisphärenhirn gar keine oder nur eine schwache Paarigkeit aufweist (vgl. z. B. GEGENBAUR l. c. p. 740). Hier wird also der vorderste Theil eines Medianschnitts vom Hemisphärenhirn eingenommen, und vor dem Zwischenhirn — „dem 3. Ventrikel“ — liegt mit ihm in offener Verbindung der *Ventriculus communis seu impar* des Hemisphärenhirns.

Um eine für alle Vertebraten geeignete Eintheilung des Gehirns zu erhalten, ist es deshalb nothwendig, zum Hemisphärenhirn der höhern Vertebraten auch einen medialen Theil mit einem Ventri-

culus impar mitzurechnen. Dieser Ventriculus impar steht mit dem Zwischenhirnlumen in weit offener Verbindung und wird oft nicht von diesem unterschieden.

Was nun speciell das Säugergehirn betrifft, so ist die in der Medianebene gelegene Wandpartie des Hemisphäriums oberhalb der MONRO'schen Löcher — der Mutterboden des Plexus superior — so stark gegen das Lumen niedergedrückt, dass der Ventriculus impar auf ein Minimum reducirt wird. Man kann deshalb sogar annehmen, dass die fragliche Wandpartie an der Begrenzung des Zwischenhirnlumens Theil nimmt.

Ich habe daher auch, in Uebereinstimmung mit dem gewöhnlichen Gebrauch, den Plexus chorioideus superior in Zusammenhang mit dem Zwischenhirn beschrieben.

Sehr deutliche Grenzen zwischen dem medianen Theil des Hemisphärenhirns und den Anlagen der Seitenventrikel beschreibt NEUMAYER bei Schafembryonen. Nach ihm theilt sich der vordere Theil des primären Vorderhirnbläschens der Länge nach in 3 Abschnitte, einen medianen unpaaren und zwei seitliche, welche von dem medianen durch Längsfurchen getrennt sind. Die zwei seitlichen Abschnitte sind die Anlage der Grosshirnhemisphären, und der mittlere bildet den medialen Gehirnabschnitt mit dem Ventriculus impar (vgl. den Punkt 3 in NEUMAYER's, von mir auf der S. 333 citirter Zusammenfassung und die Darstellung in seiner grössern Abhandlung [1899b] p. 13 und 30, tab. 2, fig. 8 und 9)<sup>1)</sup>.

Auch ältere Forscher, wie REICHERT und LÖWE, haben dasselbe gesehen. Aehnliche Verhältnisse beschreibt auch HENRICH bei Hühnchenembryonen.

Bei *Erinaceus* finde ich keine Spur eines solchen medianen Abschnitts. Dies rührt vielleicht daher, dass ich kein dafür geeignetes Stadium erhalten habe.

Schliesslich stelle ich hier meine Ansichten über die morphologisch richtige Eintheilung des Gehirns tabellarisch zusammen:

1) Ich will hier die Gelegenheit benutzen, um auf ein Uebersehen NEUMAYER's aufmerksam zu machen. Nachdem er die 3 Abschnitte Epencephalon, Parencephalon und Diencephalon, welche KUPFFER am Dache des Vorderhirns von Anamniern unterscheidet, erwähnt hat, sagt er nämlich (NEUMAYER, 1899b, p. 12):

„Das Dach des Diencephalon erstreckt sich, nachdem die Zirbel erschienen ist, zwischen dieser und der Commissura posterior, das Dach des Parencephalon von der Zirbel bis zu der Furche, die das Grosshirn

Prosencephalon (Vorderhirn)	←	Hemisphaerium
		Thalamencephalon (Zwischenhirn)
Mesencephalon (Mittelhirn)	—	Mesencephalon (Mittelhirn)
Metencephalon (Hinterhirn)	←	Cerebellum (Kleinhirn)
		Medulla oblongata (verlängertes Mark)

Durch die horizontale Linie zwischen Prosencephalon resp. Metencephalon und Thalamencephalon resp. Medulla oblongata habe ich andeuten wollen, dass jene mit ihrem Haupttheil direct in diese übergehen, während Hemisphaerium und Cerebellum, zu welchen die schräg aufsteigenden Linien führen, Gehirnthteile sind, welche sich secundär ausbilden und von vorn herein nur durch kleine Partien des Vorder- resp. Hinterhirnbläschens repräsentirt sind.

Die nebenstehende Figur zeigt die Grenzen meiner 3 Hauptabschnitte. Die Theile des Medianschnittes, welche zu Kleinhirn und Pons werden, sind dunkel gehalten. Um die Verschiedenheiten gegen die His'sche Eintheilung scharf hervortreten zu lassen, habe ich

hinten abgrenzt. Selbstverständlicher Weise lässt sich die vorderste und ausgedehnteste dieser 3 Abtheilungen nicht als Grosshirn auffassen, denn sie umfasst mehr als das Grosshirn, sie stellt den gleich mit dem Schlusse des Neuroporus gegebenen Vordertheil des Prosencephalon dar, welchem ventral die Augenblasen, dorsal und lateral die Hemisphären, s, entstammen, während sich caudalwärts daraus das Infundibulum entwickelt. — — Aber wenn auf irgend einen Theil, so würde auf diese vorderste Abtheilung des Vorderhirns, auf dieses Endglied des gegliederten Hirns, an dessen Vorderwand der Schluss des Neuralporus erfolgt, die Bezeichnung Telencephalon passender Weise anzuwenden sein. Ich schlage daher diese Bezeichnung dafür vor.“

In diesem seinen Vorschlag liegt indessen nichts Neues, denn es ist gerade das, was His vorgeschlagen hat und was in der Baseler Nomenclatur angenommen ist. Denn das Telencephalon nach His und der Baseler Nomenclatur ist nicht, wie NEUMAYER annimmt, das Grosshirn (vgl. NEUMAYER, 1899b, p. 29), sondern bezeichnet gerade die von NEUMAYER bezeichneten Complexe von Hirnthteilen.

Uebrigens scheint NEUMAYER sehr wechselnde Begriffe von dem, was man mit dem Namen Telencephalon bezeichnet hat, zu haben, denn in seinem ersten Aufsätze (vgl. die von mir S. 333 citirte Zusammenfassung, Punkt 3) bezeichnet er das „unpaare, mediane Vorderhirn“ als Telencephalon.

als Grundlage meiner Zeichnung die auf S. 332 wiedergegebene Hrs'sche Figur benutzt, und es können deshalb die Figuren mit einander direct verglichen werden.

Fig. R. Dasselbe Gehirn wie in der Fig. 16, mit den nach meiner Auffassung richtigen Grenzen zwischen den drei Hauptabschnitten, Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn. Die dunkel schattirten Partien bezeichnen die Anlage des Kleinhirns und die zukünftige Lage der Brücke.



## Capitel VIII.

### Hemisphärenhirn.

Es haben sich, wie bekannt, zwei verschiedene Ansichten über die bei der Ausbildung der paarigen Hemisphärenblasen wirkenden Ursachen geltend gemacht. Während einige Verfasser die Hirnsichel als den bestimmenden Factor betrachten, hat man nach andern die Ursache im Gehirn selbst, in ungleichem Wachstum der verschiedenen Theile des Vorderhirns, zu suchen. Ich schliesse mich unbedingt der letztgenannten Ansicht an. Es scheint mir nämlich sehr unwahrscheinlich, dass das Gehirn bei einer so wichtigen Phase seiner Entwicklung wie der Bildung der paarigen Hemisphärenblasen sich ganz passiv von äussern Bedingungen sollte umgestalten lassen. Vielmehr muss man annehmen, dass während der Phylogenese im vordersten Dachabschnitt des Vorderhirns gewisse laterale Partien in Folge functioneller Ursachen an Grösse zugenommen haben, während in der Medianebene die Wand, solchen Einflüssen nicht ausgesetzt, im Wachstum zurückgeblieben ist. Welche diese Ursachen gewesen sind, ist auf dem gegenwärtigen Standpunkt der Wissenschaft nicht mit vollkommener Sicher-

heit zu entscheiden, doch spricht alles dafür, dass die paarigen Riechorgane zur Entstehung der Hemisphärenblasen den Anstoss gegeben haben. Das Grosshirn würde also als ein Riechhirn entstanden sein.

So würde man sich den phylogenetischen Verlauf zu denken haben, und man braucht daher bei der ontogenetischen Entwicklung nicht seine Zuflucht zur Hirnsichel und ihrem mechanischen Druck zu nehmen, um die Paarigkeit des Hemisphärenhirns zu erklären. Wir haben es nämlich bei diesem ontogenetischen Process nur mit einer Recapitulation des phylogenetischen Entwicklungsverlaufs zu thun.

Nun entsteht aber die Frage, ob die Hirnsichel während der Embryonalentwicklung auf die mediane Wandpartie einen Druck ausübt und sie dadurch in ihrem Wachsthum hindert, oder ob sie, ohne einen solchen Druck auszuüben, nur die durch das ungleiche Wachsthum des Gehirns gebildete mediale Spalte zwischen den Hemisphärenblasen ausfüllt. Die lockere Beschaffenheit des embryonalen Bindegewebes, welches auf früheren Stadien die Hirnsichel bildet, könnte für diese Annahme sprechen, aber es giebt einen Umstand, welcher darauf deutet, dass sich hier wirklich ein Druck vorfindet. Dies ist die in Cap. III beschriebene S förmige Krümmung am Uebergang zwischen der dünnen Wandpartie, aus welcher sich später die Tela chorioidea entwickelt, und der primitiven Verwachsungsplatte. Die Krümmung lässt sich nämlich am leichtesten durch Niederdrücken der dünnen Wandpartie erklären.

Dies ist jedoch ganz etwas anderes, als die Ausbildung paariger Hemisphärenblasen nur von dem durch die Hirnsichel ausgeübten Druck herzuleiten.

Die auf S. 278 erwähnte Längsfurche im vordern Theil des Corpus striatum ist schon von mehreren Forschern bei verschiedenen Säugthierembryonen beschrieben und abgebildet worden; so von KÖLLIKER, l. c. p. 520, fig. 322 und 332, MIHALKOWICS, l. c. p. 113, fig. 11 und 59, sowie HIS (1889), p. 727.

MIHALKOWICS hat dieser Furche eine Deutung gegeben, die meiner Meinung nach vollkommen unrichtig ist. Er sagt nämlich (l. c.):

„Von äusseren Erscheinungen während der Entwicklung des Ganglienhügels ist zu erwähnen, dass an dessen convexer Oberfläche bei Säugthieren und dem Menschen sehr früh eine Längsfurche entsteht, wodurch der Hügel in zwei Theile geschieden ist. Beim Menschen kommt die Ganglienanlage in der Mitte des 2. Monates zum Vorschein, und am Ende des 2. oder zu Anfang des 3. Monates ist der Hügel

in zwei Theile getheilt. — KÖLLIKER ist der Meinung, daß die Furche im 6. Monat verschwindet und beide Wülste daneben zum Streifenhügel werden. — Meiner Auffassung nach aber erhält sich die Furche und es kommt darin der Hornstreif (*Stria cornea*) zur Entwicklung, demnach halte ich bloss den äusseren Vorsprung für den Streifenhügel und rechne den inneren zum Sehhügel. So eigenthümlich diese Ansicht sein mag, steht sie mit den späteren Verhältnissen des Sehhügels in vollkommenem Einklang. Es liegt nämlich bekanntlich im ausgebildeten Gehirn ein Theil des Sehhügels am Boden des Seitenventrikels, jener Theil nämlich, welcher sich vom Hornstreif bis zur Anheftung der unteren Epithellage der seitlichen Adergeflechte erstreckt. Dieser Theil des Sehhügels stammt — meiner Ansicht nach — vom medialen Theil des Ganglienhügels, und zwar aus jenem Theil, welcher nach innen von der in Rede stehenden Längsfurche liegt<sup>1)</sup>.

Ich schliesse mich dagegen denjenigen Forschern an, welche die Furche als eine vorübergehende Bildung an *Corpus striatum*, die mit der Begrenzung gegen den *Thalamus* nichts zu thun hat, betrachten. Diese Ansicht ist, wie wir gesehen haben, schon von KÖLLIKER ganz richtig ausgesprochen in der 1. Auflage seiner Entwicklungsgeschichte (1861) und auch von HIS mit vielen Abbildungen bestätigt worden.

Wir haben es also in dieser Furche mit einer rein embryonalen Bildung zu thun. Nun scheint es aber bisher in diesem Zusammenhang übersehen zu sein, dass es niedrigere Vertebraten giebt, welche Zeit Lebens eine, ja sogar 2 solche Furchen im *Corpus striatum* besitzen. Dies ist nämlich bei den Schildkröten der Fall. Und wenn man einen Querschnitt durch das Vorderhirn eines solchen Thieres — siehe z. B. EDINGER (1900), fig. 121 und 125 a, oder EDINGER (1896) tab. 2, fig. 5 und 6 — mit meinen Figg. 52 und 54 vergleicht, kann man sich des Gedankens nicht erwehren, dass hier dieselbe Bildung an beiden Stellen vorliegt. Wir finden hier ein Beispiel der gewöhnlichen Erscheinung, dass ein

1) Ich habe hier diese Ansicht von MIHALKOWICS anführen wollen, um so mehr als HIS (l. c.) bei Besprechung früherer Beschreibungen und Abbildungen der fraglichen Furche diese Darstellung von MIHALKOWICS ganz übersehen zu haben scheint. Denn wie soll man anders seine Worte verstehen: „Auch neuere Autoren (MIHALKOWICS, tab. 1, fig. 11, KÖLLIKER, Entwg., fig. 332, p. 534) zeichnen den Streifenhügel vorn zweitheilig, ohne auf dieses Verhalten ein besonderes Gewicht zu legen.“ Dagegen hat HOCHSTÄTTER (1894) die Auffassung von MIHALKOWICS richtig wiedergegeben und sie mit dem wirklichen Verlauf für nicht übereinstimmend erklärt.

Charakter, welcher sich bei niedern Formen Zeit Lebens erhält, sich bei höhern als eine nur embryonale Bildung wiederfindet.

Ist diese Homologisirung richtig, so entspricht der medial von der Furche liegende Theil des Stammganglions bei Embryonen dem Striatum s. str. der Schildkröten, während der laterale Theil als homolog mit dem Mesostriatum resp. Epistriatum der Schildkröten zu betrachten ist.

Bezüglich der Differenzirungen an der medialen Hemisphärenwand sind es zwei Verhältnisse, welche von dem bei menschlichen Embryonen beschriebenen Entwicklungsvorgang abweichen, nämlich das ungleichzeitige Auftreten der Rand- und Adergeflechtfurchen sowie die Verdickung der medialen Wand, ehe die Randfurche sich anzulegen begonnen hat. In der That stehen natürlich diese beiden Erscheinungen mit einander in Zusammenhang. Die fraglichen Eigenthümlichkeiten treten am besten hervor, wenn man meine Fig. 54 mit His' Abbildung eines Querschnitts durch das Vorderhirn eines ca.  $4\frac{1}{2}$ wöchentlichen menschlichen Embryos (His, 1889, p. 696, fig. 17) vergleicht. An diesem Schnitt bilden nämlich die beiden Furchen, Rand- und Adergeflechtfurche, gleich tiefe Falten, und die Wand hat in beiden ungefähr dieselbe Dicke.

Dieser verschiedene Entwicklungsmodus ist möglicher Weise dadurch zu erklären, dass beim Igel die enorme Ausbildung des Riechorgans — mit dem, wie bekannt, das Ammonshorn in Zusammenhang steht — eine frühere Verdickung des Randfurchenbezirks bedingt, während in Folge der geringen Ausbildung des übrigen Palliums kein von der Dorsalseite ausgeübter Druck eine frühe Faltung nothwendig macht.

Uebrigens muss die Grösse der Faltung nach dem innern, dem Seitenventrikel zugekehrten Contour berechnet werden, weil die Schichten der Wand, wie auf S. 283 erwähnt wurde, mit der Innenfläche parallel verlaufen und die entsprechende Rinne an der Aussenfläche durch Dickenzunahme der molecularen Schicht ausgefüllt ist. Aber auch bei dieser Betrachtungsweise zeigt sich die Hippocampusbildung bei *Erinaceus* auf den ersten Stadien mit einer wenig ausgeprägten Faltenbildung verbunden.

Schliesslich kann ich nicht unterlassen, die grosse Uebereinstimmung zwischen der Hippocampusanlage bei *Erinaceus*-Embryonen und der Innenwand der Grosshirnhemisphären bei Reptilien zu betonen (vgl. meine Figg. 54 und 55 mit EDINGER's Abbildung eines Querschnitts durch ein *Varanus*-Gehirn, EDINGER, 1900, fig. 141 A).

In der That ist diese Uebereinstimmung viel besser ausgeprägt als die von EDINGER hervorgehobene zwischen seinen figg. 141 A von *Varanus* und 141 B von einem Mausembryo.

Die im beschreibenden Theil geschilderte Bildung, welche ich mit dem Namen *Concrescentia primitiva* bezeichnet habe, ist von vielen Forschern beschrieben und abgebildet worden. Man hat sie auf sehr verschiedene Weise gedeutet, ohne, wie ich glaube, das Richtige getroffen zu haben.

Einige Verfasser nennen diese Verschmelzung *Septum pellucidum*. Zu diesen Verfassern hat man auch MIHALKOWICS zu rechnen. Er sagt nämlich<sup>1)</sup>:

„Wie erwähnt, geht bei Säugethieren der Entwicklung der Commissurensysteme eine Verwachsung der Hemisphäreninnenwände vor der embryonalen Schlussplatte voran. Die Verwachsung geschieht in einer annähernd dreieckigen Ausbreitung, mit der Spitze nach unten gerichtet, mit der kurzen Basis nach oben bis über das verstopfte Foramen Monroi hinaufreichend. Die Schlussplatte selbst giebt inzwischen ihre Selbständigkeit natürlich auf, sie geht in die Bildung des hinteren Theils der verwachsenen Stelle ein; nur ihr unmittelbar vor der Sehnervenkreuzung gelegener Theil nimmt am Verwachsungsprocess nicht Antheil, sondern bleibt auch fernerhin dünn, und wird zur grauen Endplatte (*Lamina cin. term.*) des 3. Ventrikels.

Durch die beschriebene Verwachsung der Hemisphäreninnenwände entstand vor dem 3. Ventrikel eine solide Masse, die durchsichtige Scheidewand (*Septum pellucidum*) des Säugethiergehirns. Der Name „durchsichtig“ passt hier also nicht, darum wollen wir sie künftighin einfach die Scheidewand der Seitenventrikel nennen, weil von ihr rechts und links die Vorderhörner der Seitenventrikel liegen. Die Scheidewand besteht zur Zeit der erfolgten Verwachsung aus rundlichen embryonalen Bildungszellen, ohne Differenzirung von Nervenfasern.“

Man vergleiche hiermit MIHALKOWICS' figg. 17, 61 und 62. Dass er übrigens den Begriff *Septum* in noch weiterm Sinn zu fassen scheint, geht aus seiner fig. 59 hervor. Hier bezeichnet er nämlich eine gar nicht verwachsene Partie der Innenwand als *Septum*.

Eine andere Auffassung hat MARCHAND ausgesprochen. Er sagt<sup>2)</sup>: „Die vordere Begrenzung des 3. Ventrikels wird durch die grössten-

1) l. c. p. 122.

2) l. c. p. 306.

theils sehr dünne vordere Schlussplatte gebildet, welche von dem Recessus opticus HIS (R. chiasmatis MICHEL) in einem nach vorn convexen Bogen aufsteigt; die stärkste Krümmung liegt gegenüber dem Ursprung des Riechlappens. Unmittelbar darüber geht die dünne Platte in eine längliche, senkrecht gestellte Verdickung über, welche nach hinten und vorn durch convexe Linien begrenzt ist und dadurch auf dem Durchschnitt spindelförmig, mit leichter Sförmiger Krümmung erscheint. Die Höhe dieser Verdickung der vordern Schlussplatte beträgt an dem vorliegenden Gehirn kaum 1,5, die Dicke 0,5 mm. Der untere Theil ihrer nach hinten vorspringenden Convexität wird, wie sich aus den Durchschnitten ergibt, durch die vordere Commissur eingenommen, von welcher ich jedoch auf dem Medianschnitt mit der Lupe nichts zu entdecken vermochte“ (vgl. übrigens MARCHAND's fig. 2).

Aus seiner Beschreibung und Abbildung geht deutlich hervor, dass MARCHAND mit „Verdickung der Lamina terminalis“ die Conerescentia primitiva gemeint hat. Die ganze Entstehungsweise des fraglichen Gebildes zeigt indessen, dass hier keine eigentliche Verdickung der Schlussplatte vorliegt.

Noch einer andern Auffassung begegnen wir bei MARTIN. Auch er bildet die Verwachsungsplatte ab, bezeichnet sie aber als Balkenanlage + nasale Gehirncommissur (hoc est Commissura anterior) + eine verdickte Strecke der Schlussplatte zwischen beiden, welche später dünner wird. Seine Auffassung steht also derjenigen MARCHAND's sehr nahe. Hätte der Verfasser indessen seine figg. 1 und 2 verglichen, so würde er leicht gefunden haben, dass der untere Theil der Verschmelzung nicht mit der nasalen Gehirncommissur identisch sein kann, denn er ist auf fig. 1 grösser als die auf einem spätern Stadium auftretende wirkliche Commissur, wie sie auf fig. 2 abgebildet ist.

Eine mit dieser Auffassung MARTIN's übereinstimmende Deutung finden wir bei NEUMAYER. Auch er spricht von Balken und Commissura anterior auf einem Stadium, wo sich in Wirklichkeit von diesen Bildungen keine Spur vorfindet und nur die primitive Verwachsungsplatte vorhanden ist (vgl. NEUMAYER, 1899b, Textfig. 9).

Ein Irrthum, dessen sich viele Verfasser schuldig machen, besteht darin, dass sie das obere Commissurensystem in der Verwachsungsplatte ganz einfach als Balkenanlage betrachten, ohne auf die Fornixcommissur (Psalterium, Lyra, Fornix transversa, oder wie wir sie nennen wollen) Rücksicht zu nehmen. So sagt MARTIN, nachdem er seine Ansicht über die Uebereinstimmung in der Form des Balkens

und derjenigen der Hemisphären dargestellt hat, Folgendes<sup>1)</sup>: „Noch deutlicher ist das auf fig. 3 und 4, welche einem 6 und einem 9 cm langen Katzenembryo entstammen. Der Verlauf des Balkenquerschnitts entspricht fast genau der äussern Umrisslinie der Hemisphäre. Doch kommt nun etwas Neues hinzu. In dem im Wachsthum zurückgebliebenen Ventraltheile der Grosshirnrinde, welcher an Stelle der Sylvischen Furche und caudal davon gelegen ist, scheinen sich nur wenig Balkenfasersprungszellen zu entwickeln, und deshalb bleibt dieser Theil des Balkenquerschnitts so dünn. Immerhin ist er noch gut sichtbar, und lässt sich bei der Katze auch noch am ausgewachsenen Gehirn der ursprüngliche Zusammenhang des Splenium corp. callosi mit der Lamina terminalis durch einen ganz dünnen Querschnittsbrückentheil nachweisen.“ Aus dieser Beschreibung erhellt, dass MARTIN die Fornixcommissur zum Balken gerechnet hat.

Auch MARCHAND legt kein Gewicht auf die Fornixcommissur, wenn er auch nicht die fragliche Bildung zum Balken rechnet. Wenn ich ihn richtig verstanden habe, ist es die Fornixcommissur, welche er als „verlängerte Schlussplatte“ bezeichnet<sup>2)</sup>.

Nun sind *Erinaceus*-Embryonen ein zum Studium der Fornixcommissur sehr geeignetes Object. Beim Igel sind ja die Ammonshörner sehr gut entwickelt, während das Associationspallium nur schwach ausgebildet ist. Eine Folge davon ist, dass die Fornixcommissur, welche ja die Ammonshörner mit einander verbindet, auch hier verhältnissmässig gross ist, während das Corpus callosum eine relativ geringe Grösse erreicht. Die Fornixcommissur macht sich daher auch während der Embryonalentwicklung besser bemerklich als bei höher stehenden Säugethieren. Indessen darf die Fornixcommissur auch bei diesen höhern Formen nicht übersehen werden, denn sie erhält sich ja bis zum Menschen hinauf, und gerade während der Ontogenese macht sich diese Bildung bemerklich. Sie ist nämlich eine phylogenetisch ältere Bildung als das Corpus callosum, und es ist deshalb a priori sehr wahrscheinlich, dass die während der Ontogenese erst auftretenden Faserbündel im obern Theil der Verwachsungsplatte nicht dem Corpus callosum, sondern dem Fornix zugehören. In der That zeigen die Querschnittserien von Stadium E und F meiner Igel-embryonen, dass die Commissurfasern wenigstens zum grössten Theil im Cornu Ammonis endigen. Es ist deshalb sehr wichtig, zu betonen,

1) l. c. p. 159.

2) l. c. p. 321.

dass wir in dem dorsalen Commissurensystem der Verwachungsplatte die gemeinschaftliche Anlage des Corpus callosum und der Fornixcommissur vor uns haben, auch wenn diese letztgenannte beim erwachsenen Gehirn eine sehr untergeordnete Rolle spielt.

Was den Namen Septum pellucidum anstatt Conrescentia primitiva betrifft, so müssen wir gegen MIHALKOWICS an der Definition festhalten, dass das Septum der Theil der Hemisphäreninnenwand ist, welcher zwischen Corpus callosum und Fornix liegt<sup>1)</sup>. So haben auch MARCHAND und MARTIN den Begriff Septum gefasst.

Durch die ausserordentliche Entwicklung der Fornixcommissur bei *Erinaceus* ist die Wandpartie, welche das Septum bilden sollte, fast vollständig von dieser Commissur eingenommen, und man kann daher beim erwachsenen Igelgehirn kaum von einem Septum pellucidum sprechen. Dieses ist auf einen schmalen Streifen reducirt.

In der Entwicklung der Grosshirncommissuren haben wir ein so gutes Beispiel des biogenetischen Gesetzes vor uns, dass ich die Parallele zwischen der phylogenetischen und der ontogenetischen Entwicklung dieser Commissuren mit einigen Worten hervorheben muss. Bei den Reptilien haben wir nur 2 Grosshirncommissuren, eine ventrale, die Commissura anterior, und eine dorsale, Commissura pallii. Das ontogenetische Gegenstück haben wir z. B. in meinen Igelebryonen, Stadium E bis G. Auch hier sind nur 2 Commissuren vorhanden. Wie bei diesen Embryonen die obere Commissur im Anfang ausschliesslich (oder so gut wie ausschliesslich) der Fornixcommissur entspricht, so scheint auch bei den Reptilien die Commissura pallii eine Hippocampuscommissur zu sein (vergl. EDINGER, 1900).

1) Aus dieser Definition folgt natürlich, dass man bei niedern Vertebraten nicht von einem Septum pellucidum sprechen kann, da diese ja keinen Balken besitzen. Denn im Gegensatz zu OSBORN müssen wir mit spätern Verfassern den niedern Vertebraten ein Corpus callosum absprechen, wenn wir an der Forderung, dass der Balken eine Commissur des Associationspalliums sein soll, festhalten wollen. Indessen kann man natürlich bei den niedern Vertebraten eine Partie der innern Hemisphärenwand auffinden, welche mit dem Septum des Placentiergehirns homolog ist, und dabei hat man natürlich hauptsächlich histologische Charaktere zu berücksichtigen. Ein solcher Homologisierungsversuch zwischen den Septen bei den Reptilien und Säugern ist von MEYER gemacht, da aber in Bezug auf die histologischen Charaktere noch keine Einigkeit herrscht, so halte ich es bis auf weiteres für zweckmässiger, die alte Definition beizubehalten. In keinem Fall kann indessen das Septum die grosse ventrale Ausdehnung der Conrescentia primitiva erhalten, wie sie ihm MIHALKOWICS gegeben hat.

Ontogenetisch entwickelt sich ein distincter Balken erst spät. Das ist auch phylogenetisch der Fall. Die Ansichten sind getheilt, ob bei den Monotremen und Marsupialiern Balkenelemente in der obern Commissur enthalten sind oder nicht, obschon das letztere das Wahrscheinlichste ist. Einige Chiropteren haben eine einheitliche obere Commissur, deren vorderer Theil mit Sicherheit Balkenelemente enthält<sup>1)</sup>. Weiter fortgeschritten sind solche Formen wie *Erinaceus*, wo Balken und Fornixcommissur von einander scharf getrennt und ungefähr gleich stark entwickelt sind. Ferner kann man bekanntlich eine ganze Reihe von Gehirnen bis zum menschlichen Gehirn aufstellen, um die successive Vergrößerung des Balkens und die regressive Entwicklung der Fornixcommissur zu zeigen.

Die starke Ausbildung der ventro-lateralen Partie des Gyrus pyriformis beim neugeborenen Jungen (vgl. S. 276) ist von einem gewissen Interesse, indem, wie Herr Prof. LECHE mir gütigst mitgeteilt hat, das Gehirn des erwachsenen *Hylomys* in dieser Hinsicht mit demjenigen des jungen *Erinaceus* übereinstimmt. Nun steht *Hylomys* unter den lebenden Erinaceiden am niedrigsten, wir haben also hier ein Beispiel dafür, dass ein höher stehendes Thier in seiner Ontogenese auf einem gewissen Stadium einen Charakter eines niedern derselben Familie aufweist.

## Capitel IX.

### Zwischenhirn.

Nach der Auffassung, welche ich im Capitel VII begründet habe, ist das Zwischenhirn nichts anderes als der Theil des Vorderhirns, welcher nach Entstehung des Hemisphärenhirns als unpaar zurückbleibt. Was bei seiner folgenden Entwicklung am meisten in die Augen fällt, ist die Ausbildung oder, wie man auch sagen kann, das Herunterwachsen der Infundibularregion. Dies sieht man am besten durch Vergleichung der Figg. 24 und 25. Gleichzeitig mit der Ausbildung der ganzen fraglichen Gegend entsteht auch der Processus infundibuli.

Man hat diese Entwicklung mit der Chorda dorsalis in Beziehung bringen wollen: das vorderste Ende der Chorda sollte mit der Basis des Vorderhirns fest zusammenhängen. Wenn nun aber das Gehirn im Längenwachsthum stark voraneilt, werde jene Verbindungsstelle in

1) Vgl. ELLIOT SMITH, 1897, und A. AERNBÄCK-CHRISTIE-LINDE.

den Trichter ausgezogen. Diese Ansicht ist zuerst von His<sup>1)</sup> vertreten worden. Ich habe mich schon in einem vorigen Capitel gegen derartige Versuche, wichtige Wachstumsprocesse des Gehirns nur durch von aussen einwirkende mechanische Kräfte zu erklären, ausgesprochen und muss auch in diesem Fall die wirkenden Ursachen in dem Gehirn selbst suchen. Denn mag man den KUPFFER'schen Ansichten über den Ursprung der Hypophyse huldigen oder nicht, so muss man doch in der ontogenetischen Hypophysenentwicklung Erinnerungen an einen sehr alten phylogenetischen Entwicklungsverlauf erblicken. Die Bildung des Infundibularfortsatzes ist aber nur ein an der Hypophysenbildung beteiligtes Moment und kann nicht ganz einfach durch äussere mechanische Einflüsse erklärt werden. Dies geht aus rein theoretischen Erwägungen hervor. Hierzu kommt ausserdem, dass unter meinen Schnittserien sich Präparate vorfinden, welche unzweideutig beweisen, dass die Chorda bei der Hypophysenentwicklung keine Rolle spielen kann. Ich denke hierbei in erster Linie an die Schnittserie, welche der Fig. 24 zu Grunde liegt. Wie aus dieser Figur hervorgeht, ist die Chorda schon so weit rückgebildet, dass sie das Zwischenhirn bei weitem nicht erreicht, und noch ist kein Processus infundibuli gebildet. Da die Figur durch Combination vieler Schnitte einer lückenlosen Serie hergestellt wird, kann kein Irrthum in Bezug auf die Ausdehnung der Chorda vorliegen. Dass die Chorda auf einem bedeutend weiter vorgeschrittenen Stadium sich weiter nach vorn erstrecken kann (vgl. Fig. 25), hat für diese Frage keine Bedeutung; denn wie sich zurückbildende Organe im Allgemeinen ist die Chorda nach meinen Beobachtungen grossen Variationen unterworfen, und es darf uns nicht verwundern, dass die Reduction ihres vordern Endes — ursprünglich erstreckt sie sich ja bis zum Epithel der Mundbucht — bei verschiedenen Individuen mit ungleicher Schnelligkeit stattfindet.

Die Entwicklung der Epiphyse bietet beim Igel nichts von besonderem Interesse. Nur die geringe Grösse des fraglichen Organs muss auffallen; man vergleiche z. B. die Figg. 28—30 mit den Textfigg. D—F. Beim Igel reicht die Epiphyse ja kaum über die umgebende Hirnwand hinaus, während sie beim Kaninchen eine relativ mächtige, schlauchförmige Bildung darstellt. Es scheint eigenthümlich, dass das Gehirn beim *Erinaceus*, welches in so vielen andern Hinsichten sich als sehr primitiv erweist, eine uralte Bildung wie die

---

1) His, 1875, p. 100.

Epiphyse, so wenig entwickelt zeigt. Auch beim erwachsenen Thier bleibt nämlich die Epiphyse sehr klein (vgl. Fig. 23).

Unmittelbar vor der Epiphyse fanden wir eine nicht unbedeutende Faserbahn, welche wir mit dem Namen *Commissura superior* bezeichneten. An dieser Stelle des Zwischenhirndachs ist bei allen Vertebratengruppen ein Fasersystem angetroffen worden, welches von verschiedenen Verfassern verschiedene Namen erhalten hat, wie *Commissura superior*, *Commissura tenuissima*, *Taenia thalami optici*, *Decussatio thalami dorsalis*, *Commissura habenularis*.

Einige Verfasser wollen zwei gesonderte Faserbahnen unterscheiden, von welchen die eine, *Taenia thalami*, mit den Hemisphären in Verbindung steht, während die andere, die *Commissura habenularis*, sich innerhalb des Zwischenhirns hält und die *Ganglia habenulae* der beiden Seiten mit einander vereinigt. Einer solchen Auffassung begegnen wir z. B. bei HERRICK<sup>1)</sup>. Nach ihm sollen, wenigstens bei gewissen Reptilien, die beiden Elemente sich auch histologisch unterscheiden, indem die Fasern der eigentlichen *Commissura habenularis* feiner sind. Nun weiss man aber in den meisten Fällen nicht, wo die die *Commissura superior* bildenden Faserbahnen endigen, denn oft sind nur Medianschnitte studirt; auch wenn Querschnittserien zur Anwendung kommen, ist die Endstelle schwer zu bestimmen, da nur Degenerationsversuche sichere Resultate liefern. Es ist deshalb sehr wohl möglich, dass unter dem Namen *Commissura superior* bei verschiedenen Formen in Wirklichkeit nicht homologe Bildungen vereinigt sind. Denn wenn die HERRICK'sche Annahme, dass bei den Reptilien in die „*Commissur*“ zwei verschiedene Elemente eingehen, richtig ist — und nichts spricht dagegen — so wäre es ja durchaus denkbar, dass bei einigen Formen nur das eine, bei andern das andere dieser Elemente sich vorfindet und diese verschiedenen Bildungen nur die Lage gemeinsam haben. — Ich finde es deshalb am zweckmässigsten, für die vor der Epiphyse liegenden Querfasern den Namen *Commissura superior* anzuwenden, theils weil dieser Name der gebräuchlichste ist, theils weil er nur die Lage berücksichtigt.

Im Allgemeinen findet diese *Commissur* bei den Säugethieren in der Literatur nur selten Erwähnung, obgleich sie fast mit Sicherheit bei allen vorkommt, sie ist nämlich bei verschiedenen Formen bis hinauf zum Menschen gefunden. Indessen habe ich bei Hrs keine

1) l. c. p. 96.

Angaben über ihre Entwicklung gefunden. *PRENANT*, welcher eine Zusammenstellung der verschiedenen Namen dieser Commissur bei den verschiedenen Verfassern giebt <sup>1)</sup>, ist der Ansicht, dass auch *MIHALKOWICS* diese Bildung ganz übersehen hat. Ich glaube jedoch, dass dieser hervorragende Forscher die fragliche Faserbahn gesehen hat. Er sagt nämlich (*MIHALKOWICS*, 1877, p. 103):

„Während der Zirbelfortsatz die Hohlsprossen entwickelt, wird der anliegende Theil der Zwischenhirndecke zu einer trichterartigen Aussackung nach oben vorgetrieben (*recessus infrapinealis*). Beim Vogel erhält sich nur die unterste Partie des *Recessus infrapinealis* als ein kleines *Divertikel* des 3. Ventrikels, der übrige Theil wird zu einem schlanken Stiel. Bei Säugethieren ist der *Recessus* bedeutend kürzer und nimmt mit der Drüse eine nach rückwärts geneigte Lage an, die beim Menschen bis zu einer horizontalen wird. Bei Säugethieren und dem Menschen erhalten sich auch in der vorderen Wand des *Recessus* Nervenfasern und bilden dort die Commissur der Zirbelstiele. Beim Vogel ist eine solche Commissur nicht vorhanden, der vordere Theil des Stiels besteht aus der *Tela chorioidea media*.“

Diese von *MIHALKOWICS* erwähnte Commissur kann nichts anderes sein als die *Commissura superior*. Die Angabe, dass die Commissur bei den Vögeln fehlt, muss indessen als ein Irrthum bezeichnet werden, denn diese Commissur ist von spätern Verfassern auch für die Vögel nachgewiesen [vgl. *SORENSEN* und *BAWDEN* <sup>2)</sup>].

Bezüglich der Frage, welche Elemente in der *Commissura superior* beim *Erinaceus* vorkommen, muss zunächst betont werden, dass mit Sicherheit ein grosser Theil der Commissur eine wirkliche *Commissura habenularis* repräsentirt. Man kann nämlich auf Querschnitten constatiren, dass die Bündel beiderseits in der Gegend der *Ganglia habenulae* wenigstens theilweise besenförmig aus einander gehen. In welchem Grad auch andere Elemente in die *Commissura superior* eingehen, habe ich nicht entscheiden können.

Vor der *Commissura superior* liegt, wie wir im beschreibenden Theil gesehen haben, wieder eine Ausbuchtung der medialen Wand. Nun entsteht die Frage, ob sich diese mit irgend einer Bildung im Zwirchenhirndach niederer Vertebraten homologisiren lässt. Die verschiedenen Abschnitte des Zwischenhirndachs sind von vielen Verfassern sowohl bei höhern als bei niedern Vertebraten beschrieben

1) l. c. p. 570—571.

2) l. c. tab. 11, fig. 1.

und unter einander verglichen worden. Als Beispiel will ich nur auf zwei Aufsätze von BURCKHARDT (BURCKHARDT, 1893 und 1894) sowie auf eine schematische Figur bei EDINGER (EDINGER, 1900, p. 137, fig. 92) hinweisen. Aus diesen Angaben geht hervor, dass man bei niedern Vertebraten, wenn die verschiedenen Abschnitte am besten ausgebildet sind, auf einem Medianschnitte zwischen der Commissura superior und der Lamina terminalis 4 Theile unterscheiden kann. Der Commissura superior am nächsten liegt eine Ausstülpung, das sog. Zirbelpolster, vor diesem senkt sich die Wand in das Lumen des 3. Ventrikels hinein, eine Duplicatur, Velum transversum, bildend, darauf folgt noch eine Ausstülpung, die Paraphysis, und unmittelbar hinter der Lamina terminalis nimmt die Hirnwand an der Bildung des Plexus chorioideus superior (= Plexus chorioideus anterior = Plexus chorioideus ventriculi tertii) Theil.

Bei den Säugethieren sind die Verhältnisse einfacher. Der grösste Theil des betreffenden Wandabschnitts wird von der Plexusbildung in Anspruch genommen, nur der caudale Theil ist abgesondert und bildet die erwähnte Ausbuchtung vor der Commissura superior. Diese Ausbuchtung entspricht, wie ich glaube, dem Zirbelpolster der niedern Vertebraten. Man könnte ja auch an die Paraphysis denken; wäre aber diese Deutung richtig, so würde sowohl das Zirbelpolster als das Velum transversum rückgebildet sein, ohne eine Spur hinterlassen zu haben. Vielmehr glaube ich, dass in den Plexus der Säugethiere das Velum transversum, die Paraphysis und der Plexus der niedern Formen eingehen. Denn alle drei Bildungen sind dünnwandige Abschnitte des Daches, und nach einer Angabe von BURCKHARDT ist das Velum transversum bei den über den Fischen stehenden Vertebraten meist vascularisirt, mit andern Worten, zu einer Art Plexus ausgebildet. Wenn nun die Paraphyse aus irgend welcher Ursache reducirt wird, so bildet das Ganze einen zusammenhängenden Plexus. Irgendwo im hintersten Theil des Plexus chorioideus superior bei den Säugethieren haben wir also das Homologon des Velum transversum zu suchen.

Ich kann deshalb der Deutung NEUMAYER's nicht beistimmen, wenn er den Rest des Velums vor den Plexus verlegt. Er sagt nämlich <sup>1)</sup>:

„Sie“ (die Balkenanlage) „hat sich dorsal bis zur Stelle *vt*, dem Velum transversum, ausgedehnt. Von hier ab bis zur Commissura superior zeigt das Dach dieses Theils des Vorderhirns — Paren-

1) NEUMAYER, 1899b, p. 19 und fig. 12.

cephalon — Einstülpungen und Ausbuchtungen, zwischen welchen Gefäße eingebettet liegen. Es leitet sich so die Bildung der Tela chorioidea superior ein.“

Die schon auf den Stadien C und D — also vor der Plexusbildung — bei meinen *Erinaceus*-Embryonen vorhandene Falte oberhalb der primitiven Verwachsungsplatte, welche Falte wahrscheinlich mit dem Velum transversum NEUMAYER's identisch ist, habe ich schon im vorigen Capitel aus mechanischen Ursachen zu deuten gesucht.

Die Recessus prae- und postopticus sind bei Igelembryonen im Vergleich mit dem Verhalten bei andern Säugethieren nur schwach entwickelt. Besonders ist dies in Bezug auf den Recessus praeopticus sehr auffällig, denn dieser ist gewöhnlich sehr stark ausgebildet und wird oft kurz Recessus opticus genannt. Man vergleiche die von mir abgebildeten Medianschnitte von Igelembryonen mit HIS' Abbildungen von Gehirnen menschlicher Embryonen<sup>1)</sup> und NEUMAYER's Figur eines 2 cm langen Rinderembryos<sup>2)</sup>. Dass die fraglichen Ausbuchtungen bei Igelembryonen so schwach ausgebildet sind, ist erstens dadurch bedingt, dass der Boden des Zwischenhirns auf Medianschnitten fast eine gerade Linie bildet, nicht, wie bei den von HIS abgebildeten Menschenembryonen, vor und hinter dem Chiasma scharf winklig geknickt ist. Ueber die Ursachen dieser Form des Bodens kann ich mich nicht äussern. Uebrigens haben wir natürlich auch in der schwachen Entwicklung des Chiasmas — der ganze Sehapparat des Igels ist ja ziemlich schwach — eine Ursache der geringen Ausbildung der Recessus prae- und postopticus zu suchen, denn je mehr das Chiasma in das Gehirnlumen hineinragt, je schärfer treten die beiden Recessus hervor.

Die vom Chiasma nach hinten sich erstreckende Faserschicht, welche auf Medianschnitten quer resp. schräg getroffene Fasern zeigt, habe ich nicht mit Sicherheit deuten können. Eigenthümlicher Weise ist auf WEIGERT'schen Präparaten vom erwachsenen Gehirn keine Spur der betreffenden Faserschicht zu sehen, sei es dass keine Fasern mehr vorhanden sind, sei es dass sie nur der Markscheide entbehren.

Eine entsprechende Schicht habe ich auch bei Kaninchenembryonen gefunden. Obgleich diese Schicht an Embryonen leicht nachzuweisen ist, habe ich sie in der embryologischen Literatur nicht erwähnt gefunden, und es ist deshalb unmöglich, zu unterscheiden, ob wir es hier mit einer allgemein vorkommenden Bildung zu thun haben.

Hinter oder dorsal von dem Processus infundibuli folgt ein

1) HIS, 1889, tab. 1, fig. 8, oder HIS, 1892, p. 356, fig. 9.

2) NEUMAYER, 1899b, p. 19, fig. 12.

dünnere Wandabschnitt, welcher ein grosses Interesse darbietet, denn man hat in diesem Theil des Gehirns ein Homologon der Infundibular-drüse (*Saccus vasculosus*) der niedern Vertebraten gesucht, und einige Forscher haben auch Spuren dieser alten Bildung bei Säugethieren finden wollen.

So sagt HIS<sup>1)</sup>: „Auch beim menschlichen Embryo ist auf gewissen Entwicklungsstufen (6 Wochen) die hintere epitheliale Wand des Zwischenhirns stark gefaltet, und es finden sich zu der Zeit auch ausgesprochene seitliche Ausbuchtungen des Ventrikelbodens, welche bezüglich ihrer Lage dem *Saccus vasculosus* und den untern Lappen am Gehirn niedriger Wirbelthiere entsprechen. Dabei hat es aber sein Bewenden, denn das *Tuber cinereum* zeigt in der Folge keine progressive Entwicklung, und die Ausfüllung der Sattelspalte vollzieht sich durch die sich hervorwölbenden Theile des Rautenhirnbodens.“

Leider giebt HIS von diesem interessanten Stadium keine Abbildung. Auf seinen figg. 9 und 28 der citirten Abhandlung, welche Gehirne von 5 resp. 4 $\frac{1}{2}$  Monate alten Embryonen darstellen, sieht man freilich an der betreffenden Stelle der Wand eine schwache, nach aussen gerichtete Convexität, welche HIS auf der fig. 9 als *Tuber cinereum* bezeichnet. „Stark gefaltet“ ist die Wand aber nicht.

Später hat auch RETZIUS diese Frage aufgenommen und eine kleine hervorragende Partie an der Hirnbasis zwischen dem *Processus infundibuli* und den *Corpora mammillaria* als ein dem *Saccus vasculosus* entsprechendes Gebilde gedeutet. Näher bestimmt sollte sowohl ein unpaarer als zwei paarige Höcker vorhanden sein. Sie sind bei vielen Säugethieren und dem Menschen gefunden — im Allgemeinen bei ältern Embryonen und neugeborenen Jungen am besten ausgeprägt, beim Menschen aber auch an erwachsenen Gehirnen deutlich zu sehen. Weder histologische Untersuchungen auf Schnitten noch Beobachtungen an sehr jungen Embryonen liegen vor.

Bei meinen *Erinaceus*-Embryonen habe ich keine Spur einer solchen Bildung finden können. Der betreffende Wandabschnitt ist vielmehr auf gewissen frühern Stadien (meinen Stadien C — E) nach innen convex, um erst später nach aussen convex zu werden. Und diese Ausbuchtung hat mit einem *Saccus vasculosus* nichts zu thun. Denn es ist offenbar, dass die Biegung der Wand von der Form des mittlern Schädelbalkens herrührt und diese von dem Hinterhirnboden vor der Brückenkrümmung bestimmt wird. So viel, was die Medianebene betrifft.

1) HIS, 1892, p. 362.

Auch die der Medianebene am nächsten liegenden Seitenpartien der Hinterwand des Zwischenhirns zeigen keine Ausbuchtungen, welche als Reste des Saccus vasculosus gedeutet werden könnten.

Ebenso wenig zeigen NEUMAYER's Abbildungen von Schafembryonen eine Andeutung einer solchen Bildung. NEUMAYER spricht freilich von einem Sinus ventralis. Der von ihm so bezeichnete Wandabschnitt stellt indessen in Wirklichkeit keine Ausbuchtung dar <sup>1)</sup>. In Uebereinstimmung mit dieser Benennung bezeichnet er den Recessus mammillaris als Sinus dorsalis. Ich ziehe den Namen Recessus mammillaris vor, da er nicht nur die Priorität hat, sondern auch bezeichnender ist. Diese beiden Namen Sinus dorsalis und ventralis, welche ursprünglich von KUPFFER bei niedern Vertebraten angewandt sind, sind deshalb meiner Meinung nach in der Säugethieranatomie durchaus nicht am Platz.

Obleich also beim Schaf auf frühern Embryonalstadien von der betreffenden Bildung keine Spur zu sehen ist, gehört doch das Schaf zu den Thieren, bei welchen RETZIUS das von ihm beschriebene Gebilde nachgewiesen hat.

Es scheint daher, als ob eigentlich auf einer frühern Entwicklungsstufe nur menschliche Embryonen diese Ausbuchtungen der Zwischenhirnwand besäßen, welche man als einen Rest des Saccus vasculosus gedeutet hat. Und wie ich schon früher betont habe, sind menschliche Embryonen, weil sie nur ausnahmsweise in ganz guten Exemplaren zu erhalten sind, ein Material, bei dem man fast immer mit Schrumpfungerscheinungen und schlechter Conservirung zu rechnen hat. Man muss deshalb mit den Schlussfolgerungen sehr vorsichtig sein.

Was die von RETZIUS bei ältern Embryonen, neugeborenen Jungen, ja sogar erwachsenen Individuen beschriebenen Gebilde betrifft, so lässt sich über ihre wahre Natur nichts entscheiden, bevor sie histologisch untersucht und auch entwicklungsgeschichtlich verfolgt worden sind. Es ist nämlich nicht unwahrscheinlich, dass sie während des Fötallebens erst spät entstehen und deshalb mit dem Saccus vasculosus

1) Vgl. NEUMAYER, 1899b, Textfig. 9 und 10. Seine fig. 10, tab. 2 zeigt freilich eine Ausbuchtung der betreffenden Partie, welche Ausbuchtung jedoch meine oben ausgesprochene Ansicht bestätigt. Denn die Form der Zwischenhirnhinterwand ist, wie man deutlich sehen kann, durch den oberhalb der Brückenkrümmung gelegenen Hinterhirnboden bestimmt. Ein Name für eine solche zufällige Bildung ist nicht zweckmässig.

wahrscheinlich nichts zu thun haben. Dafür spricht, dass ich bei den von mir untersuchten Kaninchenembryonen keine Spur von ihnen gefunden habe, obschon RETZIUS sie „nicht nur beim Fötus<sup>1)</sup>, sondern auch, und zwar in sehr schönem Zustand, beim erwachsenen Thier“ nachgewiesen hat. Dass ein ähnliches Verhalten beim Schaf sich findet, ist schon vorher erwähnt.

HALLER, welcher bei seinen Studien über die Hypophyse und die Infundibularorgane die Hausmaus als Vertreter der Säugethiere benutzt hat, fand bei dieser das von RETZIUS bei vielen andern Säugethiern nachgewiesene Gebilde nicht. Er macht indessen auf eine Bildung aufmerksam, welche, obgleich an der Oberfläche nicht sichtbar, doch in Zusammenhang mit den von RETZIUS beschriebenen Organen stehen kann. Er sagt nämlich (l. c. p. 102):

„Bei der Maus findet sich nichts von jener Eminentia vor, wie sagittale Längsschnittserien bezeugen. Es befindet sich aber gerade an jener Stelle, an der nach RETZIUS die nach aussen gekehrte Eminentia liegt, jederseits eine nach innen zu gekehrte Verdickung am Infundibularboden, und diese Stelle liegt somit jederseits vor den Mammillarkörpern. Medianwärts werden diese Verdickungen niedriger und bei manchen Individuen ist die Stelle zwischen ihnen noch dünner als in dem abgebildeten Fall. Es wäre somit möglich, dass diese Verdickungen bei den von RETZIUS untersuchten Säugern sich mächtiger als bei der Maus entfalten und so auch äusserlich zur Ansicht gelangen, wobei dann zwischen ihnen eine schmale Rinne erhalten bleibt. Ein solches Gebilde hätte aber phylogenetisch wenigstens eine ganz untergeordnete Bedeutung und hätte bloss wegen seiner Lage mit einem Infundibulardrüsenreste nichts zu thun.“

Muss es also als unsicher betrachtet werden, ob wir in den erwähnten Bildungen wirklich Reste des Saccus vasculosus oder der Glandula infundibuli, um diesen Namen anzuwenden, vor uns haben, so erscheint es mir dagegen sehr wahrscheinlich, dass der Processus infundibuli mit der Infundibulardrüse oder wenigstens einem Theil derselben homolog ist.

Wie aus einer genauern Durchmusterung der Literatur hervorgeht, sind die Infundibulardrüse und der Processus infundibuli Organe, welche in ihrem Vorkommen einander ausschliessen. Die Fische und Amphibien haben in der Regel eine Infundibulardrüse, bei den Sau-

1) Wahrscheinlich gilt dies von ältern Embryonen, denn von den übrigen Formen hat er nur ältere Embryonen untersucht, und seine ganze Untersuchungsmethode spricht dafür.

ropsiden und Säugethieren findet sich dagegen nur der Processus infundibuli. Typisch ausgebildet, sind diese beiden Organe freilich von sehr verschiedenem Bau, der Processus infundibuli ist ein kleiner, handschuhfingerförmiger Fortsatz der Hirnwand, welcher später solid wird und mit der Hypophysentasche verwächst, um den „Hirntheil der Hypophyse“ zu bilden. Die Infundibulardrüse dagegen ist eine grössere, reich gefaltete, dünnwandige und reich vascularisirte Ausstülpung der Hirnwand, welche ursprünglich nichts mit der Hypophyse zu thun hat. Nun ist es aber oft der Fall, dass sich die Infundibulardrüse der Hypophyse dicht anlegt, und wenn sie gleichzeitig von einfacherer Form und nicht so reich vascularisirt ist, wie z. B. bei gewissen Amphibien, so ist sie kaum von einem Processus infundibuli zu unterscheiden.

Durch die umfassenden Untersuchungen HALLER'S sind sehr verschiedene Formen von Infundibulardrüsen bekannt geworden, und man könnte leicht ein Reihe von Infundibulardrüsen und Infundibularprocessen aufstellen, wo die Grenze zwischen den beiden Kategorien sehr schwer zu bestimmen sein würde.

Nimmt man hierzu, dass beide demselben Theil des Zwischenhirns zugehören, mit andern Worten, aus derselben Anlage ihren Ursprung nehmen, so sind ja alle Bedingungen erfüllt, um die Homologisirung zu rechtfertigen.

Aber, könnte man einwenden, es giebt doch Thiere, bei welchen man gleichzeitig sowohl eine Glandula infundibuli (Saccus vasculosus) als einen Processus infundibuli gefunden hat. Wie verhält es sich nun in Wirklichkeit mit diesen Formen? In dieser Hinsicht sind gewisse Selachier sehr lehrreich. So bildet EDINGER einen Medianschnitt durch die Infundibularregion von *Scyllium canicula* ab<sup>1)</sup>, an welchem er einen Saccus vasculosus und einen vor oder ventral von ihm liegenden Processus infundibuli unterscheidet. Der Saccus vasculosus zeigt zwei Falten und setzt sich direct in den Processus infundibuli fort, welcher einzig und allein mit der Hypophyse in Berührung tritt. Indessen liefert EDINGER in einer frühern Arbeit eine Abbildung, welche der genannten in seinen „Vorlesungen“ zu Grunde liegt (vgl. EDINGER, 1892, tab. 3, fig. 22). Hier macht er eine andere Auffassung geltend und bezeichnet die dritte Aussackung als einen Theil des Saccus vasculosus. Aus unbekanntem Ursachen giebt er aber später diese seine erste Deutung auf. HALLER<sup>2)</sup> liefert eine sehr

1) EDINGER, 1900, p. 141, fig. 94.

2) l. c. tab. 7, fig. 40.

ähnliche Abbildung von *Mustelus laevis*. Die Deutung HALLER's stimmt mit der ersten EDINGER's überein, indem er die dritte Aus-sackung als die dritte und unterste Falte des Saccus vasculosus bezeichnet. Und nach der Figur zu beurtheilen, muss diese Deutung als die richtige angesehen werden, denn die dritte Falte hat dieselbe histologische Structur wie die zwei andern, und die Berührung mit der Hypophyse kann nicht als etwas für den Saccus vasculosus Fremdes betrachtet werden, wenn dieser auch bei vielen Formen die Hypophyse nicht berührt.

Das gleiche Verhältniss scheint in andern Fällen, wo sowohl ein Saccus vasculosus als ein Processus infundibuli angegeben werden, vorzuliegen. Ich kann in dieser Hinsicht auf HALLER's figg. 16 und 19 verweisen.

Es scheinen mir deshalb keine Hindernisse vorzuliegen, den Processus infundibuli als das Homologon des Saccus vasculosus oder wenigstens des untern (vordern) Theils desselben zu betrachten.

Nun ist man aber gewöhnt, den Saccus vasculosus als ein Organ der Hinterwand des Zwischenhirns zu betrachten, während der Processus infundibuli ja aus dem tiefstem Theil des Trichters seinen Ursprung nimmt. Wer diesem Umstand eine besondere Bedeutung beilegt, möge sich erinnern, dass, wie im Vorigen gezeigt ist, der Processus infundibuli ursprünglich der Hinterwand des Zwischenhirns angehört.

Diese Ansicht, dass der Processus infundibuli mit dem Saccus vasculosus oder wenigstens einem Theil desselben homolog ist, steht ja der in den Hand- und Lehrbüchern sowie in der Specialliteratur gewöhnlichen Auffassung entgegen. Indessen habe ich in der Literatur zwei Stellen gefunden, wo die Verfasser, freilich ohne ihre Ansicht näher zu motiviren, eine Homologisirung zwischen Saccus vasculosus und Processus infundibuli versucht haben. Der eine dieser Verfasser ist MIHALKOWICS, welcher in seiner von mir oft citirten classischen Arbeit sagt<sup>1)</sup>:

„Eine vergleichend-anatomische Rundschau zeigt, dass der Hirnanhang allen Wirbelthieren zukommt, mit Ausnahme des Amphioxus. Der Vorderlappen ist bei allen Vertebraten stark entwickelt, der Hinterlappen geht aber bei höheren Wirbelthieren schon im Fötalleben eine In-volution ein, und werden dessen nervöse Elemente grössten Theils durch

1) l. c. p. 89.

Bindegewebe verdrängt. Es entspricht nämlich der Processus infundibuli der höheren Vertebraten dem ganzen Lobus infundibuli der niederen Wirbelthiere. Bei Cyclostomen und Fischen (besonders Haien) ist der Lobus infundibuli (Unterhirn nach MIKLUCHO-MACLAY) eine bedeutende Aussackung des Zwischenhirnbodens, die ihre nervöse Beschaffenheit stets bewahrt, sogar complicirte Anhangsgebilde entwickelt (Saccus vasculosus). Bei Batrachiern, Reptilien und Vögeln ist der Lobus infundibuli nur in der ersten Hälfte des Fötallebens gut entwickelt, geht aber dann in seinem unteren Theil eine regressive Involution ein, welche zur Bildung des Trichterfortsatzes führt.“

Der andere Verfasser ist LUNDBORG, welcher, nachdem er EDINGER'S Untersuchungen (EDINGER, 1897) über die Hypophysenregion der Amphibien erwähnt hat, folgende Zeilen hinzufügt: „Durch diese spätesten Untersuchungen ist es sehr wahrscheinlich geworden, dass der Hirnlappen der Hypophysis bei höhern Wirbelthieren ein Rudiment von der Glandula infundibuli bei Amphibien und Fischen ist.“

Ein Name, unter welchem man in der That sehr verschiedene Bildungen zusammengefasst hat, ist Sulcus Monroi. Wir haben im beschreibenden Theil mit diesem Namen eine kurze, vom Foramen Monroi nach hinten ziehende Furche an der Innenfläche der Zwischenhirn-Seitenwand bezeichnet. Diese Anwendung des Namens ist auch die älteste. Spätere Untersucher fanden bei einigen Embryonen, dass die Furche sich nach oben und hinten bis zum Aquaeductus Sylvii erstreckte und sich in den Sulcus limitans fortsetzte. Daher wurde sie als der Sulcus limitans des Zwischenhirns betrachtet. Nach andern Forschern dagegen endigte der Sulcus limitans des Zwischenhirns oder, mit andern Worten, der Sulcus Monroi nicht im Foramen Monroi, sondern im Recessus opticus. Diese Ansicht finden wir z. B. bei HIS.

Durch die an meinen Igelembryonen gewonnenen Resultate und durch Vergleichung meiner Befunde mit denjenigen von HIS und NEUMAYER an Menschen- und Schafembryonen habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass wir es mit drei verschiedenen Furchen zu thun haben: 1) einer vom Foramen Monroi nach hinten ziehenden Furche, für welche ich den Namen Sulcus Monroi beibehalten habe; 2) einer vom Opticusstiel nach oben verlaufenden Furche, welche wir als Sulcus opticus bezeichnen können; 3) dem von Aquaeductus mehr oder weniger weit in das Zwischenhirn sich erstreckenden Sulcus limitans.

Die zwei erstern sind vollkommen selbständige, von der dritten

unabhängige Bildungen und durch die Ausstülpung der Hemisphären resp. der Augenblasen bedingt.

Nun kann der Sulcus limitans so gut entwickelt sein, dass er mit den zwei andern Furchen zusammenstösst, und es sind solche Präparate, welche dazu Veranlassung gegeben haben, den Sulcus limitans — oder der Terminologie nach Sulcus Monroi — bald im Foramen Monroi, bald im Recessus opticus (= praeropticus) enden zu lassen.

Hiermit fällt einer der wichtigsten Gründe weg, welche HIS bewogen haben, das vordere Ende der „Hirnrhraxe“ in den Recessus praeropticus zu verlegen. HIS hat nämlich hierbei auf den „Sulcus Monroi“ grosses Gewicht gelegt, denn man kann ja die Axe als die Projection des Sulcus limitans auf die Medianebene betrachten.

Eine Frage, welche in der Literatur viel discutirt worden ist, betrifft die Beziehung des Thalamus opticus zu den Grosshirnhemisphären. Es sind eigentlich zwei Punkte, welchen man seine Aufmerksamkeit gewidmet hat, erstens die intime Verbindung des Thalamus opticus mit dem Corpus striatum auf spätern Entwicklungsstufen, und zweitens die Frage, ob der Thalamus opticus an der Begrenzung des Seitenventrikels Theil nimmt.

Was das erste Verhältniss anbetrifft, so waren ältere Verfasser am meisten geneigt, es einer secundären Verwachsung der fraglichen Hirntheile zuzuschreiben. So sagt KÖLLIKER<sup>1)</sup>:

„Mit der Entwicklung des Grosshirnganglion geht drittens auch eine Verschmelzung desselben mit dem Sehhügel Hand in Hand. Während Anfangs die Hemisphärenblase nur mit dem vordersten Theil des hinter ihr liegenden Abschnitts in Verbindung ist, vereinen sich später die Bodentheile derselben, nach hinten fortschreitend, immer mehr mit dem Zwischenhirn, bis am Ende beide Ganglien mit den einander zugewendeten Theilen ganz verschmolzen sind.“

Der Erste, welcher gegen diese Zusammenwachsungstheorie opponirte, war SCHWALBE. Er sagt nämlich (l. c. p. 2), nachdem er die Ansicht KÖLLIKER's erwähnt hat:

„Auch ich habe noch diese Ansicht der Beschreibung des Zwischenhirns in der kürzlich erschienenen 1. Lieferung meines Lehrbuches der Neurologie zu Grunde gelegt, mich aber in der Folge überzeugt, dass eine viel einfachere Auffassung hier durch die thatsächlichen Verhältnisse geboten ist. Um es kurz zu sagen, so handelt es sich hier nicht um eine von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsung der Seiten-

1) KÖLLIKER (1879), p. 523.

fläche des Thalamus mit dem Grosshirnganglion, sondern um eine Lageverschiebung.“

Diese Lageverschiebung findet in grösster Ausdehnung beim Menschen statt, wo man am erwachsenen Gehirn nicht mehr von lateralen Flächen des Zwischenhirns reden kann (vgl. die Figuren SCHWALBE's in seiner citirten Abhandlung). Indessen zeigen auch die Entwicklungsvorgänge bei *Erinaceus*, dass das Corpus striatum schon von vorn herein mit seinem hintersten Abschnitt an der Begrenzung des 3. Ventrikels, mit andern Worten, am Aufbau des Zwischenhirns Theil nimmt. Da später der Sulcus Monroi verschwindet, verschmilzt der hinterste Theil des Stammganglions mit dem Thalamus zu einer Masse, und der Hemisphärentheil des Stammganglions, welcher später einzig und allein den Namen Corpus striatum führt, tritt somit in enge Beziehung zum Thalamus opticus. Eine Verlöthung zwischen der Aussenfläche des Sehhügels und der Grosshirnhemisphäre findet dagegen gar nicht statt.

Bezüglich des zweiten Punktes können wir uns kurz fassen. HOCHSTÄTTER hat gezeigt, dass, wie man auch a priori erwarten konnte, in Wirklichkeit kein Theil der lateralen Aussenfläche des Thalamus an der Begrenzung des Lateralventrikels Theil nimmt. Er lenkt nämlich die Aufmerksamkeit darauf, dass an dem Punkt, wo man eine directe Beziehung des Thalamus zur Wandung des Seitenventrikels behauptet hat, der Thalamus opticus in der That durch eine dünne epitheliale Partie der medialen Hemisphärenwand vom Lateralventrikel getrennt ist. Diese seine Auffassung kann ich nur bestätigen. Meine Textfig. H stimmt mit HOCHSTÄTTER's fig. 3 sehr gut überein. Doch muss ich bemerken, dass der „dünne, epitheliale Abschnitt“ der Hemisphärenwand (auf HOCHSTÄTTER's Figuren mit *M* bezeichnet) bei *Erinaceus* nicht so dünn ist und kaum den Namen „epithelial“ verdient.

Auf frühern Stadien — siehe meine Textfigur H — kann man dagegen nicht leugnen, dass die Verdickung, welche dem Thalamus entspricht, auch an der Begrenzung des Seitenventrikels, nicht nur an derjenigen des Foramen Monroi, was auch HOCHSTÄTTER erkennt, Theil nimmt. Dabei ist es aber die vom Ependym bekleidete Innenfläche — nicht, wie man früher vermuthete, die Aussenfläche —, welche dem Lumen des Seitenventrikels zugewandt ist.

### Die Hypophyse.

Durch die Untersuchungen von NUSBAUM über die Hypophysenentwicklung beim Hunde ist die Aufmerksamkeit auf die sog. SEESSEL-

sche Tasche und ihr Vorkommen auch bei den Säugethierembryonen gelenkt worden. Ich richtete deshalb bei Durchmusterung meiner Schnittserien die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt, um diese Bildung bei meinen Igelembryonen zu finden, aber ohne Erfolg. Bei keinem von mir untersuchten Stadium habe ich von der fraglichen Bildung eine Spur finden können. Möglich ist es jedoch, dass bei Embryonen zwischen meinen Stadien A und B die SEESSEL'sche Tasche als eine schnell vorübergehende Bildung auftritt, denn NUSBAUM fand beim Pferd auf Stadien, welche in ihrer Entwicklung zwischen diesen beiden liegen, die SEESSEL'sche Tasche am besten entwickelt.

Flimmerepithel habe ich in der Hypophysentasche auf keinem Stadium nachweisen können. Dies stimmt nach SALZER's Untersuchungen mit dem Verhalten beim Meerschweinchen überein. Dagegen fand SALZER bei Schweineembryonen auf einem bestimmten Bezirk deutliche Cilien.

LECHE hat bei *Erinaceus*-Embryonen ein eigenthümliches Verhalten an dem sich zurückbildenden Hypophysengang beobachtet. Er fasst seine Resultate in folgender Weise zusammen: „Jedenfalls geht aus Obigem die bisher bei keinem andern Wirbelthier beobachtete Thatsache hervor, dass der Hypophysenstrang bei *Erinaceus* nicht direct untergeht, sondern dass aus seinem ventralen Ende eine Knospe von derselben Beschaffenheit wie die übrigen Hypophysenknospen hervorgeht, welches Gebilde aber in Folge der Verschmelzung des vordern und hintern Keilkeinknopfels von der Hypophysis abgeschnürt wird und somit eine extracraniale Lage erhält<sup>1)</sup>.“

Aus den von mir geschilderten Entwicklungsvorgängen lässt sich aber schliessen, dass der von LECHE beschriebene Resorptionsvorgang mit beibehaltenem knospenförmigen Ende des Hypophysenstrangs gar nicht als eine bei *Erinaceus* allgemein gültige Erscheinung betrachtet werden kann. Vielmehr muss es als eine Variation in der Rückbildung des zu einem mehr oder minder vollständigen Untergang bestimmten Hypophysengangs angesehen werden.

Noch eine andere Angabe LECHE's muss hier berichtet werden. Bei Beschreibung der Hypophyse eines 11 mm langen Igelembryos sagt er nämlich: „Auf dieser Entwicklungsstufe ist auch ersichtlich, dass der Trichterfortsatz zuerst in seinem proximalen (basalen) Theil sein Lumen verliert, wodurch der Trichterfortsatz in diesem Stadium einen soliden Stiel mit einer ovalen Blase darstellt“<sup>2)</sup>. Diese Auffassung, welcher meine Resultate widersprechen, wird dadurch erklärt, dass der

1) LECHE, 1889, p. 57.

2) LECHE, 1889, p. 55.

Schnitt, welcher in LECHE's fig. 1 abgebildet ist, nicht in seiner ganzen Ausdehnung in der Medianebene liegt und deshalb das Lumen des proximalen Theils des Infundibularfortsatzes nicht getroffen hat. Dass in der That eine solche Erklärung richtig ist, davon habe ich mich bei der Durchmusterung der Originalpräparate, welche mir von Herrn Prof. LECHE gütigst zur Verfügung gestellt worden sind, überzeugt.

Der nach vorn gerichtete solide Fortsatz, welcher sich auf spätern Stadien zu einer horizontalen Platte entwickelt, ist auch von LECHE erwähnt und abgebildet; er nennt ihn „den vordern soliden Fortsatz“. Auch bei andern Säugethieren ist ein ähnliches Gebilde beschrieben. So hat SALZER beim Schwein und beim Meerschweinchen einen vordern Fortsatz beobachtet. Ein Unterschied von den Verhältnissen beim Igel liegt jedoch darin, dass sich nach SALZER bei den beiden letzt genannten Thieren die Platte von der übrigen Hypophyse vollkommen abschnürt.

Uebrigens scheint dieser nach vorn gerichtete Fortsatz auch bei den niedern Vertebraten aufzutreten, denn schon W. MÜLLER beschreibt bei einem 10 cm langen Embryo von *Mustelus vulgaris* einen schmalen Fortsatz, welchen die Hypophysis nach vorn bis nahe an das Chiasma entsendet. Dass dieser vordere Fortsatz eine Function hat oder gehabt hat, muss wohl als sicher betrachtet werden, doch harret dieser Punkt noch einer Aufklärung.

Das **Mittelhirn** ist ein bei verschiedenen Thieren sehr gleichförmig ausgebildeter Hirntheil, welcher nur wenig morphologisches Interesse darbietet. Seine Entwicklung ist auch nur selten Gegenstand eingehender Forschungen gewesen, weshalb nur wenige Vergleichenungen meiner Befunde an *Erinaceus* mit denjenigen andrer Verfasser möglich sind. Ich habe deshalb in diesem Theil dem Mittelhirn kein eignes Capitel gewidmet; einige kurze Vergleichenungen finden sich schon im beschreibenden Theil.

## Capitel X.

### Kleinhirn.

Eine alte Streitfrage in der Gehirnliteratur ist die, ob das Cerebellum aus einer unpaaren oder paarigen Anlage sich entwickelt.

Die ältern Autoren waren im Allgemeinen der Ansicht, dass die Kleinhirnanlage paarig ist. Einer solchen Auffassung begegnen wir z. B. bei TIEDEMANN (l. c. p. 12), VALENTIN (l. c. p. 162) und SCHMIDT (l. c. p. 47).

So beschreibt TIEDEMANN, wie neben dem 4. Ventrikel auf jeder Seite „ein dünnes, schmales Blatt sich erhebt, welches sich nach innen um-

schlägt und an dasjenige der andern Seite anlegt, „ohne sich jedoch mit demselben zu einer Masse zu verbinden“.

Und SCHMIDT sagt ausdrücklich, dass die Verwachsung in der Medianebene beim Menschen erst gegen den Schluss des 3. Monats stattfindet.

Zu den Forschern, welche eine paarige Kleinhirnanlage annehmen, rechnet MIHALKOWICS in seiner „Entwicklungsgeschichte des Gehirns“ auch v. BAER. Dies ist jedoch ein Irrthum. Denn v. BAER sagt in seiner Beschreibung von der Entwicklung des Hühnchens Folgendes (l. c. p. 75): „Das kleine Hirn ist schon deutlich da. Die Rückenmarksblätter breiten sich nämlich, nachdem sie die 4. Hirnhöhle gebildet haben, auf jeder Seite in ein mehr senkrecht stehendes, rundliches Blättchen aus. Beide Blättchen klaffen hinten weit aus einander, stossen aber nach vorn zusammen und umschliessen einen kurzen und engen Kanal, der in die Blase der Vierhügel führt“. Abgesehen davon, dass er die Deckplatte des vierten Ventrikels nicht kannte, ist seine Beschreibung ganz zutreffend.

Der Erste, welcher sich mehr direct gegen die Ansicht von der paarigen Anlage des Kleinhirns wandte, scheint KÖLLIKER zu sein. In der 1. Auflage seiner Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Thiere (1861) bemerkt er, „dass er das Kleinhirn nie aus zwei paarigen Seitenhälften entstanden sah, und darum geneigt ist, das Cerebellum aus einer einfachen Verdickung der Hinterhirndecke herzuleiten“<sup>1)</sup>.

MIHALKOWICS schliesst sich in seiner Monographie der Ansicht KÖLLIKER's an, obgleich er die scheinbar paarige Gestalt nicht leugnet, Er sagt: „Von rückwärts betrachtet, scheint sie“ (die Kleinhirnlamelle) „durch die spitze Einkeilung der Deckplatte gleichsam aus zwei paarigen Seitenhälften zu bestehen“ (l. c. p. 53). Darin findet er auch die Ursache, welche die ältern Autoren vermocht hat, einen paarigen Ursprung anzunehmen: „Der Irrthum zur Annahme jener paarigen Fortsätze liegt meiner Meinung nach in der eingekeilten Spitze der Deckplatte, wo die Kleinhirnlamelle schmaler ist, und bei einer minder vorsichtigen Behandlung leicht entzwei reisst“ (l. c. p. 56).

Eine unpaare Anlage nimmt auch LAHOUSSE an, welcher der Ontogenese des Cerebellums beim Hühnchen eine eingehende Untersuchung gewidmet hat.

1) Die Stelle bei KÖLLIKER ist nach MIHALKOWICS wiedergegeben, da mir die 1. Auflage seiner „Entwicklungsgeschichte“ nicht zu Gebote stand.

Eine eigenthümliche Auffassung finden wir bei KUITHAN, der neuerdings die Kleinhirnentwicklung bei den Säugethieren an Schafembryonen untersucht hat. Er fasst selbst die Ergebnisse seiner Untersuchung, so weit sie diese Frage betreffen, folgender Weise zusammen (l. c. p. 126):

„Das Kleinhirn ist bei Säugethieren seiner ersten Anlage nach unpaar, macht aber ein Stadium der Paarigkeit durch. Genauer betrachtet ergeben sich in dieser Hinsicht 5 Stadien, welche vielleicht phylogenetisch von Wichtigkeit sind.

1) Im Stadium der unpaaren Kleinhirnlamelle ist das Kleinhirn eine einfache, bogenförmig über den Anfangstheil des 4. Ventrikels ausgespannte Lamelle, welche median fast dieselbe Dicke besitzt als lateral.

2) Im Stadium der beginnenden Paarigkeit verdünnt sich die Kleinhirnlamelle in der Medianebene, während sie sich lateral stark verdickt.

3) Im Stadium der ausgesprochenen Paarigkeit besteht das Kleinhirn aus 2 dicken Platten, welche durch ein sehr dünnes medianes Verbindungsstück zusammenhängen.

4) Im Stadium der verschwindenden Paarigkeit verschmelzen die beiden Platten hinten mit einander, so dass die zwischen den Platten an der Innenseite der Kleinhirnanlage befindliche Medianfurche hier verschwindet. Vorn erhält sich dieser noch längere Zeit und verschwindet (beim Schaf) erst kurz nach der Entstehung des Wurmes.

5) Im fünften Stadium verschwindet jede Andeutung einer paarigen Anlage, indem sich die Medianfurche auch vorn völlig ausgleicht.“

PRENANT schliesst sich in seinem Buch „Éléments d'embryologie“ der Ansicht derjenigen an, welche die Kleinhirnanlage als paarig auffassen (l. c. p. 486).

Bei einer nähern Betrachtung der verschiedenen Auffassungen findet man leicht, dass spätere Verfasser oft in Folge weniger scharfer Begriffsbestimmung zu verschiedenen Auffassungen gekommen sind.

Bei den ältern Autoren, welche die Deckplatte des 4. Ventrikels nicht kannten, sondern in diesem Hirnventrikel eine offen klaffende Höhle sahen, war der Unterschied zwischen einer unpaaren und paarigen Anlage leicht verständlich. In jenem Fall handelt es sich um eine quer über den vordern Theil des 4. Ventrikels gespannte Brücke, in diesem dagegen um zwei seitliche Fortsätze, welche, von einander gänzlich getrennt, erst secundär in der Medianebene verwachsen.

Da wir nun aber wissen, dass die Continuität des Hirnrohrs über dem 4. Ventrikel nicht unterbrochen ist, sondern der Ventrikel von der epithelialen Deckplatte bedeckt ist, könnte man dem alten Problem folgende Form geben: Bildet die Kleinhirnanlage eine zusammenhängende Brücke von Nervensubstanz über dem vordern Theil des 4. Ventrikels, oder wird sie von zwei lateralen, nur durch eine epitheliale Membran verbundenen Partien dargestellt? Dies ist die alte Fragestellung, nur mit der Veränderung, dass man sich in der klaffenden Oeffnung die epitheliale Dachplatte ausgespannt zu denken hat.

Fasst man die Frage in dieser Weise, so kann die Antwort nur lauten, dass die Anlage unpaarig ist, denn wie wir an *Erinaceus*-Embryonen gesehen und viele Untersuchungen verschiedener Forscher an andern Thierembryonen gezeigt haben, bleibt der vordere Theil des Daches der Hinterhirnblase auch in der Medianebene dick, während sich der hintere Theil zur epithelialen Dachplatte verdünnt.

Von einem andern Gesichtspunkt betrachtet, muss natürlich die Kleinhirnanlage, wie das Dach jeder Hirnabtheilung, als paarig betrachtet werden, da sie nämlich ursprünglich durch Verlöthung von zwei Blättern in der Medianebene entstanden ist. Denn auf diese Weise ist ja das gesammte Medullarrohr aus der Medullarrinne gebildet. In diesem Sinne kann die Frage aber nicht Gegenstand einer Discussion sein, denn nach unserer Kenntniss der Bildung des Neuralrohrs kann die Antwort nur eine sein.

Es ist indessen nicht diese Betrachtungsweise, welche so viele Forscher bewogen hat eine paarige Anlage anzunehmen, denn diese Forscher sind von einem spätern Stadium mit schon abgegrenzter Kleinhirnlamelle ausgegangen und haben sich von der Form dieser Lamelle bestimmen lassen.

Indessen scheint die dorsale Verschlussnaht des Hirnrohrs in der Medianebene nicht ohne Bedeutung für die spätere Entwicklung zu sein. Denn die beiden Theile des Hirnrohrdaches, welche nicht dünn und epithelial werden, nämlich das Mittelhirndach und das Cerebellum, zeigen auf frühern Stadien eine Verzögerung des Verdickungsprocesses in der Medianebene, welche wahrscheinlich in Beziehung zur Verschlussnaht zu setzen ist (vgl. Fig. 57 und 63).

Auch was die histologischen Differenzirungen betrifft, gehen die Seitentheile der medianen Partie voran, wie aus meiner Darstellung der verschiedenen Schichten bei *Erinaceus*-Embryonen deutlich hervorgeht. Man kann also mit Recht sagen, dass die verschiedenen Schichten sich paarig anlegen.

Dagegen kann ich der Auffassung KUITHAN's nicht beistimmen, wenn er die relative Dicke der Mittelpartie und der Seitentheile als Criterium der paarigen oder unpaaren Anlage benutzt. Denn es ist leicht einzusehen, dass die relative Dicke nur ein quantitativer Unterschied ist, welcher an der Natur der ganzen Anlage als unpaares oder paariges Gebilde nichts ändert. Und man fragt sich, wie viel Mal dicker die Kleinhirnlamelle in den Seitentheilen als in der Mitte sein müsse, um die Auffassung ihrer Paarigkeit zu rechtfertigen.

Noch eine Angabe von KUITHAN muss ich in diesem Zusammenhang beiläufig berühren. Er giebt nämlich, wie oben bemerkt, an, dass auf einem gewissen Stadium die Kleinhirnlamelle, während sie sich lateral stark verdickt, sich in der Medianebene dagegen verdünnt. Doch führt er keine Maassangaben an, um diese seine Auffassung zu begründen. Um von dieser Verdünnung eine möglichst exacte Vorstellung zu erhalten, habe ich an den von KUITHAN gelieferten Abbildungen einige Messungen ausgeführt und unter Berücksichtigung der Vergrößerung die wirkliche Dicke der Kleinhirnlamelle bei den von KUITHAN abgebildeten Stadien berechnet und in folgender Tabelle zusammengestellt:

Dicke der Kleinhirnlamelle in der Medianebene bei			
	Schafembryo	11 mm Länge	80 $\mu$
	"	20 "	110 "
	"	28 "	72 "
	"	30,5 "	86 "
	"	40 "	364 "

Also findet zwischen dem Stadium von 20 mm Länge und demjenigen von 28 mm eine Verdünnung um 38  $\mu$  statt.

Bei *Erinaceus* finden wir kein solches Verhältniss, sondern es lässt sich eine ununterbrochene Zunahme der Dicke constatiren. Um dies zu zeigen, stelle ich hier die schon im Capitel V angeführten Messungen von der Dicke der Kleinhirnanlage bei den verschiedenen Stadien tabellarisch zusammen:

Stadium	Grösste Dicke in der Medianebene	Grösste Dicke in den Seitentheilen
A	23 $\mu$	40 $\mu$
B	85 "	140 "
C	100 "	310 "
D	190 "	440 "
E	230 "	610 "
F	290 "	725 "
G	810 "	880 "

Die bei Schafembryonen vorkommende Verdünnung der medianen Partie, welche möglicher Weise der ontogenetische Rest eines alten phylogenetischen Stadiums ist, darf also nicht ohne weiteres als ein bei den Säugethieren allgemeiner Entwicklungsverlauf betrachtet werden.

Mit der Frage von dem unpaaren oder paarigen Zustande der Kleinhirnanlage hat diese Verdünnung nichts zu thun, wenn sie nicht bis zur epithelialen Structur des mittlern Theils führt, denn bei geringerem Verdünnungsgrad entstehen nur quantitative Verschiedenheiten<sup>1)</sup>.

Fassen wir das Vorige zusammen, so können wir also die Frage nach der paarigen oder unpaaren Anlage des Kleinhirns in folgender Weise beantworten:

Ab origine ist die Kleinhirnlamelle wie der Dachtheil des Hirnrohrs im Allgemeinen durch Verlöthung von zwei seitlichen Partien in der Medianebene entstanden und also als paarig aufzufassen. Auf einer spätern Entwicklungsstufe, wo die Kleinhirnlamelle sich von den vor und hinter ihr gelegenen Theilen abgegrenzt hat, stellt sie ein einheitliches Gebilde dar — welches freilich in der Mitte etwas schmaler und auch dünner ist als in den Seitentheilen — und ist nicht, wie einige ältere Autoren annahmen, aus zwei getrennten Platten gebildet. Bezüglich der histologischen Differenzirungen macht sich in der einheitlichen Kleinhirnlamelle eine Paarigkeit geltend, indem diese Differenzirungen in den Seitentheilen beginnen, um sich erst später nach der Medianebene hin zu erstrecken. Dadurch wird die Dickenzunahme in der Medianebene derjenigen in den Seitentheilen gegenüber verzögert. Ich glaube, dass diese ungleiche Dickenzunahme von der medianen Verschlussnaht des Hirndachs bedingt wird.

1) STROUD betrachtet die Kleinhirnanlage als paarig. Diese seine Auffassung hängt von seiner Definition des Cerebellums ab. Er definiert nämlich das Cerebellum mit folgenden Worten: „The cerebellum in its broadest sense may be defined as that part of the epicoelian roof, which is clothed with ectocinerea“. Aus seiner ganzen Beschreibung dieser Ectocinerea geht hervor, dass sie mit der oberflächlichen kernreichen Schicht, welche, wie vorher geschildert ist, aus zwei symmetrischen Anlagen entstanden, bei *Erinaceus*-Embryonen auf Stadium G die ganze Kleinhirnlamelle bedeckt, identisch ist. Diese Schicht ist indessen, wie durch Untersuchungen vieler Autoren gezeigt ist, nur eine vorübergehende Bildung, welche beim erwachsenen Thier verschwunden ist, und es scheint mir deshalb sehr wenig empfehlenswerth, diesen Charakter in einer Definition zu benutzen.

Bezüglich der Weise, wie die Dickenzunahme in der Medianebene stattfindet, stimmen meine Befunde bei *Erinaceus* nicht mit der Darstellung KUITHAN's von den Verhältnissen bei Schafembryonen überein. Nach diesem Verfasser findet an der Ventralseite in der Medianebene eine Verschmelzung der Seitentheile statt, indem die einander zugekehrten Flächen der Kleinhirnplatten sich an einander legen und mit einander verlöthen. Dadurch verschwindet die Medianfurche an der ventralen Seite der Kleinhirnanlage (vgl. KUITHAN, l. c. p. 109 und fig. 10 und 11).

Diesen Entwicklungsvorgang finde ich bei *Erinaceus* nicht wieder. Die grösste Verdickung in der Medianebene tritt zwischen Stadium F und G ein. Obgleich mir kein Stadium zwischen diesen beiden zur Verfügung steht, glaube ich doch anzunehmen zu können, dass hier keine Verlöthung stattfindet. Denn theils ist der Winkel, welchen die ventralen Flächen der Kleinhirnplatten auf Stadium F in der Medianebene mit einander bilden, sehr gross [vgl. meine Fig. 67<sup>1</sup>) mit KUITHAN's fig. 10], was nicht für eine Verlöthung spricht, theils findet sich auf Stadium G keine Spur einer stattgefundenen Verlöthung. Bei einem Schafembryo von 40 mm Länge fand nämlich KUITHAN als Rest der Verwachsung „einen Streifen von dicht gedrängten Zellen zwischen dem Furehengrund und der Faserschicht“ (siehe KUITHAN's fig. 11). Von einer solchen Bildung habe ich bei *Erinaceus* nichts finden können. Ich glaube deshalb, dass beim Igel die Dickenzunahme der Kleinhirnlamelle in der Medianebene nicht mit einer Verlöthung des Ependyms verbunden ist.

Die Entwicklung der verschiedenen Schichten in der Kleinhirnanlage ist in den letzten Jahren von vielen Forschern untersucht worden. So haben LAHOUSSE beim Hühnchen, STROUD bei Mensch und Katze und KUITHAN beim Schaf diese Vorgänge studirt. Ausserdem hat schon 1880 LÖWE diesen Vorgängen seine Aufmerksamkeit gewidmet.

Es liegt nicht innerhalb des Rahmens dieser meiner Arbeit, auf die Resultate der genannten Forscher näher einzugehen, um so weniger, als ihre Arbeiten theilweise die rein histologischen resp. histogenetischen Vorgänge behandeln. Ich verweise deshalb auf die citirten Arbeiten und will nur, um eine Vergleichung meiner Befunde an *Erinaceus* mit denjenigen dieser Verfasser an andern Formen zu erleichtern, folgende Tabelle hinzufügen, in welcher ich einen Versuch gemacht

---

1) Diese Figur stellt allerdings ein Kleinhirn auf Stadium E dar, aber der Winkel ist auf Stadium F ungefähr derselbe.

habe, die von mir gefundenen Schichten mit denjenigen KUTHAN's und LAHOUSSE's zu homologisiren.

Nach meinen Unter- suchungen	Nach LAHOUSSE	Nach KUTHAN			
OBERSTEIN'sche Schicht	7) OBERSTEIN'sche Schicht	Embryonale Rand- schicht			
Zellig- fibrilläre Schicht	{ Faserschicht 6) Aeusserster Theil der „alten 3. Schicht“ 5) Gitterwerk-Proto- plasma PURKINJE- 4) PURKINJE'sche Zellen sche Zellen und „la substance gra- nulée“ 3) „Stabkranzfaserung“ nach LÖWE	} Zellig-fibrilläre Schicht, in welcher K. auf ältern Stadien die „Schicht der Granula“ als selbständige Schicht unterscheidet. (Diese letztgenannte Schicht mag wohl der Schicht 4 nach LAHOUSSE entspre- chen.)			
			Innere (ventrale) kern- reiche Schicht	{ 2) „Neuroglie embryon- naire“ 1) Cuticula interna	} Innenplatte

## Capitel XI.

### Medulla oblongata.

In seiner Abhandlung „Die Entwicklung des menschlichen Rautenhirns“ etc. beschreibt HIS zwei merkwürdige Verwachsungsprocesse, von welchen ich bei *Erinaceus* keine Spur gefunden habe. Diese Processe sind recht eigenthümlich und müssen hier etwas eingehender besprochen werden.

Die eine Verwachsung steht mit der Bildung der Rautenlippen in Zusammenhang. Die Rautenlippe nennt man bekanntlich eine verdickte Partie der Flügelplatte vor ihrem Uebergang in die Deckplatte des 4. Ventrikels. Ihre Bildung und die hiermit in Zusammenhang stehenden Vorgänge bei menschlichen Embryonen beschreibt HIS mit folgenden Worten<sup>1)</sup>: „Im Verlauf der 5. Woche kommt es zur Umkrepung des dorsalen Randes der Flügelplatten und zur Bildung der Rautenlippe. Die Rautenlippe erstreckt sich jederseits von der Höhe des Nackenhöckers ab bis zum Isthmus, stellenweise breiter, stellen-

1) l. c. p. 19.

weise schmaler werdend. Von der Mitte des 2. Monats ab findet man in der Hinsicht Folgendes: Die Lippe beginnt an ihrem untern Ende schmal, nimmt dann beim Uebergang auf das Calamusgebiet rasch zu und erreicht noch in dessen unterer Hälfte ein erstes Maximum. Im Bereich der Rautenbreite ist die Lippe wieder schmal, dann aber erreicht sie am Cerebellum ihre bedeutendste Breite und sie schiebt sich über die davorliegenden Theile hinweg. Unterhalb des Isthmus die Decke des Hinterhirns erreichend, verjüngt sie sich rasch und läuft zugespitzt aus.

Der laterale Schenkel der Rautenlippe setzt sich in die Deckplatte fort, und sein verjüngter Uebergangstheil bildet die Taenia. Eine dorsalwärts gekehrte Furche, die innere Lippenfurche, trennt die der Rautengrube zugewendete Flügelleiste von der Taenia und der Deckplatte. Eine zweite Furche öffnet sich basilarwärts an der äussern Oberfläche des Rautenhirns als äussere Lippenfurche. Sie trennt den aufgerichteten Wangentheil vom Lippentheil der Flügelplatte. Diese Furche schliesst sich in der Folge grösstentheils durch Verwachsung der einander zugekehrten Wandflächen, und nun können, wie unten gezeigt werden soll, stellenweise Fasern und Zellen durch die neu entstandene Verwachsungsbrücke hindurch treten. Die Verwachsung der äussern Lippenfurche geschieht nicht überall gleichzeitig: im Bereich des Kleinhirns ist die Furche ganz besonders tief, hier tritt die Verwachsung erst in späterer Zeit ein, während sie im Calamusgebiet schon bald nach Eintritt der Lippenbildung erfolgt. Dafür ist die Verwachsung am Cerebellum eine bleibende, während sie sich am verlängerten Mark nur vorübergehend erhält.“

Abgesehen davon, dass His von der Verwachsung und dem Hindurchtreten der Fasern und Zellen keine Abbildung gegeben hat, muss als auffallend bezeichnet werden, dass His' fig. 7, welche einen Querschnitt einer Medulla oblongata mit noch nicht eingetretener Lippenbildung, nach His' eigener Angabe einem grössern Embryo entstammt, als seine fig. 8, welche die „Umkrempung des dorsalen Randes der Flügelplatte“ zeigt. Auf die Längendifferenz, welche 1,1 mm beträgt, mag kein allzu grosses Gewicht gelegt werden. So viel kann man jedoch schliessen, dass die fig. 8 kaum einem ältern Embryo als fig. 7 zugehören kann. Dem ganzen Aussehen nach zu urtheilen, scheinen die beiden Schnitte gleich alten Embryonen zu entstammen.

Beim Igel finden, wie gesagt, keine solche Umkrempungs- und Verwachsungsprocesse statt. Freilich ist der Rand der Flügelplatte vor dem Uebergang in die Decklamelle auf spätern Stadien ziemlich

dick, dies ist aber durch einen gewöhnlichen Verdickungsvorgang allmählich entstanden. Man fragt sich unwillkürlich, ob nicht ein äusserer Druck auf den Nackentheil des Embryos die Form des verlängerten Marks, welche His bei einem Menschenembryo beschreibt und abbildet, hervorgerufen haben kann und die auf seinen figg. 7 und 8 abgebildeten Embryonalgehirne in der That gleich entwickelt sind. Eine solche Annahme mag, so lange der von His geschilderte Verlauf nicht bestätigt wird, berechtigt sein.

Der zweite Verwachsungsvorgang scheint mir noch unwahrscheinlicher. Er wird von His mit folgenden Worten geschildert 1): „Die Ansatzlinie der Deckplatte wird ursprünglich rings herum vom umgeschlagenen Saume der Rautenlippe, der primären Taenia, gebildet. Am verlängerten Mark verläuft die Linie am ventralen Rande der Seitenfläche; am Kleinhirn folgt sie dem von der Rautengrube abgewendeten Rande des Organs. Dieses Verhalten ändert sich in der Folge: die Oberfläche des Kleinhirns verwächst mit dem sie berührenden Theil der Deckplatte, an Stelle der primären, vor dem Cerebellum befindlichen Taenia entsteht eine secundäre, vom hintern Rand sich ablösende, und die sackartige Hülle, welche das Kleinhirn noch im Beginn des 3. Monats besessen hat, ist später spurlos verschwunden. Die ursprüngliche Oberfläche des Kleinhirns war eine intraventriculäre, die spätere ist extraventriculär, und die Umbildung vollzieht sich eben dadurch, dass der betreffende Theil der Deckplatte auf seiner Unterlage festwächst, wodurch die das Cerebellum umgebende Ventrikelspalte schwindet.“

Von einer solchen secundären Verwachsung der Deckplatte mit dem Cerebellum habe ich bei den Igelembryonen keine Spur finden können, und auch die von mir untersuchten Kaninchenembryonen zeigen keine solche Bildung. Freilich liegt die Anheftungsstelle der Deckplatte ursprünglich am dorso-caudalen Rand der Kleinhirnlamelle, kommt aber in spätern Stadien an die ventrale Fläche des Kleinhirns zu liegen. Diese Verschiebung findet aber durch eine ausserordentliche Ausbildung des äussern (dorsalen) Theils der Kleinhirnanlage und durch Vergrösserung ihrer extraventriculären Oberfläche statt. Eine Verwachsung der Deckplatte mit dem Kleinhirn findet dagegen nicht statt. KUTHAN hat bei Schafembryonen einen solchen Verlöthungsvorgang, wie den von His beim Menschen beschriebenen, nicht gefunden. Er stellt sich daher sehr skeptisch gegen die His'sche Beschreibung des eigenthümlichen Entwicklungsvorgangs beim Menschen.

---

1) His, 1890, p. 22.

Ich kann diese Ansicht KUTHAN's nur theilen, um so mehr, als His von der fraglichen interessanten Verwachsung keine Abbildung liefert.

Bei jungen menschlichen Embryonen beschreibt His im Boden des 4. Ventrikels jederseits vom Sulcus centralis nur eine Längsfurche, welche er, wie ich glaube, mit Recht als Sulcus limitans betrachtet. Die Furche, welche auf spätern Stadien lateral von der Eminentia teres liegt, ist nach His homolog mit diesem Sulcus limitans<sup>1)</sup>. Wie ich im beschreibenden Theil gezeigt habe, ist dies nicht der Fall, sondern die die Eminentia teres begrenzende Furche stammt von einer medial vom Sulcus limitans liegenden Furche, welche ich auf den Figuren als Sulcus intermedius bezeichnet habe. Die Sulci limitantes schwinden dagegen auf spätern Stadien.

Dagegen finden sich niedere Vertebraten, bei denen sich die beiden Furchenpaare Zeit Lebens erhalten. So ist es bei den Crocodiliern der Fall. Wenn man z. B. meine Figg. 59 und 60 mit der fig. 61 in EDINGER's „Vorlesungen über den Bau des nervösen Centralorgans“ vergleicht, so fällt die grosse Uebereinstimmung sogleich in die Augen.

### Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1) Bei der Eintheilung des Säugergehirns muss die Dreitheilung in Prosencephalon, Mesencephalon und Metencephalon als grundlegend betrachtet werden.

2) Hemisphärenhirn und Cerebellum gehen als differenzirte Dachpartien des 1. resp. 3. primären Hirnbläschens hervor. Die zurückbleibenden Theile dieser Hirnbläschen bilden Zwischenhirn resp. verlängertes Mark.

3) Bei *Erinaceus* habe ich in der Entwicklung des Hemisphärenhirns keine Dreitheilung der Quere nach im Sinne LÖWE's, NEUMAYER's und HENRICH's constatiren können.

4) Uebrigens kann es als conventionell betrachtet werden, ob man die erste Anlage des Hemisphärenhirns bei Säugern als unpaar oder paarig bezeichnen soll, mit andern Worten, ob man die in der Medianebene gelegene Wandpartie zum Hemisphären- oder Zwischenhirn zu rechnen hat. Doch scheint die Form des Hemisphärenhirns bei gewissen niedern Vertebraten für jene Auffassung zu sprechen.

5) An der Medulla oblongata kann man bei den Säugern einen postpontalen und einen präpontalen Theil unterscheiden, welch letzterer von His zum „Isthmus“ gerechnet wird.

1) HIS, 1890, p. 23.

6) Die am *Corpus striatum* auftretende Längsfurche ist von vorübergehender Natur und gewinnt dadurch an Interesse, dass sie bei den Schildkröten als Zeit Lebens bestehende Bildung auftritt.

7) Die Commissuren des Hemisphärenhirns, *Commissura anterior*, *Fornixcommissur* und *Corpus callosum*, entstehen alle in einem verwachsenen Bezirk der medialen Hemisphärenwand. Diese verwachsene Partie, welche sowohl von der *Lamina terminalis* als von dem *Septum pellucidum* zu unterscheiden ist, habe ich mit dem Namen *primitive Verwachsungsplatte* (*Concrescentia primitiva*) bezeichnet.

8) Die *Fornixcommissur* und das *Corpus callosum* zeigen ursprünglich auf Medianschnitten eine gemeinschaftliche Anlage.

9) Vor der Epiphyse liegt eine deutliche *Commissura superior*. Diese ist bei Beschreibung der Säugergehirnentwicklung oft übersehen worden.

10) Vor der *Commissura superior* findet sich sowohl beim Igel als beim Kaninchen eine Ausbuchtung des Zwischenhirndachs, in welcher man ein Homologon des Zirbelpolsters der niedern Vertebraten erblicken kann.

11) Der *Processus infundibuli* ist mit einem Theil des *Saccus vasculosus* der Fische und Amphibien als homolog zu betrachten.

12) Bei der Bildung des *Aquaeductus Sylvii* findet beim Igel nicht nur eine relative, sondern auf gewissen Stadien auch eine absolute Verkleinerung des Mittelhirnlumens statt.

13) Die Kleinhirnanlage ist unpaar, in dem Sinne, dass die Kleinhirnlamelle, sobald sie deutlich abgegrenzt ist, ein einheitliches Gebilde darstellt; bezüglich der histologischen Differenzirungen macht sich in der einheitlichen Kleinhirnlamelle eine Paarigkeit geltend, indem diese Differenzirungen in den Seitentheilen beginnen, um sich erst später nach der Mediaebene hin zu erstrecken.

14) Auf frühen Embryonalstadien finden sich bei *Erinaceus* am Boden des 4. Ventrikels 2 Paare von Längsfurchen, die sehr an die Furchen erinnern, welche bei Crocodiliern Zeit Lebens bestehen bleiben.

15) Von zwei eigenthümlichen Verwachsungsprocessen, welche nach His in der Entwicklung der *Medulla oblongata* des Menschen stattfinden sollten, habe ich weder beim Igel noch beim Kaninchen eine Spur finden können, und ich betrachte diese Entwicklungsvorgänge beim Menschen als sehr zweifelhaft.

---

### Literaturverzeichnis.

1900. AERNBÄCK-CHRISTIE-LINDE, A., Zur Anatomie des Gehirns niederer Säugethiere, in: Anat. Anz., V. 18.
1828. v. BAER, K. E., Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion, Theil I, Königsberg 1828.
1893. BAWDEN, H. H., „Pharyngeal sac“ in the Duck, in: Journ. comp. Neurol., V. 3.
1893. BURCKHARDT, R., Die Homologien des Zwischenhirndachs und ihre Bedeutung für die Morphologie des Hirns bei niedern Vertebraten, in: Anat. Anz., V. 9.
1894. —, Die Homologien des Zwischenhirndachs bei Reptilien und Vögeln, *ibid.* V. 10.
1898. DISSE, J., Die erste Entwicklung des Riechnerven, in: Anat. Hefte, Abth. 1, V. 9.
1892. EDINGER, L., Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. 2. Das Zwischenhirn (Erster Theil: Das Zwischenhirn der Selachier und der Amphibien), in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, V. 18.
1896. —, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. 3. Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien, *ibid.* V. 19.
1900. —, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere, 6. Aufl., Leipzig 1900.
1899. FLATAU, E. und JACOBSON, L., Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Säugethiere, Morphologischer Theil, Berlin 1899.
1898. GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, V. 1, Leipzig 1898.
1896. HALLER, B., Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane, in: Morph. Jahrb., V. 25.
1897. HENRICH, G., Untersuchungen über die Anlage des Grosshirns beim Hühnchen, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, V. 12.
1893. HERRICK, C. L., Topography and histology of the brain of certain Reptiles, in: Journ. comp. Neurol., V. 3.
1899. HILL, CH., Primary segments of the Vertebrate head, in: Anat. Anz., V. 16.
1875. HIS, W., Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung, Leipzig 1875.
1889. —, Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns vom ersten bis zum Beginn des dritten Monats, in: Abh. math.-phys. Cl. sächs. Ges. Wiss., V. 15.
1890. —, Die Entwicklung des menschlichen Rautenhirns, *ibid.* V. 16.

1892. HIS, W., Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns, in: Arch. Anat. Physiol., 1892, Anat. Abth.
1893. —, Vorschläge zur Eintheilung des Gehirns, *ibid.* 1893.
1895. —, Die anatomische Nomenclatur, *ibid.* 1895.
1894. HOCHSTÄTTER, F., Ueber die Beziehung des Thalamus opticus zum Seitenventrikel der Gehirnhemisphäre, in: Anat. Anz., V. 10.
1880. HUXLEY, T. H., On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia, in: Proc. zool. Soc. London, 1880.
1861. v. KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Thiere, Leipzig 1861.
1879. —, Dasselbe, 2. Aufl., Leipzig 1879.
1890. —, Ueber die erste Entwicklung der Nervi olfactorii, in: SB. phys.-med. Ges. Würzburg, 1890.
1894. KÜTHAN, W., Die Entwicklung des Kleinhirns von Säugethieren, unter Ausschluss der Histogenese, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, 1894.
1893. v. KUPFFER, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 1. Heft: Die Entwicklung des Kopfes von *Acipenser sturio*, an Medianschnitten untersucht, 1893.
1894. —, desgl. 2. Heft: Die Entwicklung des Kopfes von *Ammocoetes Planeri*, 1894.
1888. LAHOUSSE, E., Recherches sur l'ontogenèse du cervelet, in: Arch. Biol., V. 8.
1888. LECHF, W., Ueber einige Entwicklungsstadien der Hypophysis cerebri, in: Verh. biol. Ver. Stockholm, V. 1.
1896. —, Bemerkungen über die Genealogie der Erinaceidae, in: Festschr. W. LILLJEBORG, Upsala 1896.
1880. LÖWE, L., Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen, Berlin 1880.
1894. LUNDBORG, H., Die Entwicklung der Hypophysis und des Saccus vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien, in: Zool. Jahrb., V. 7, Anat. Abth.
1891. MARCHAND, F., Ueber die Entwicklung des Balkens im menschlichen Gehirn, in: Arch. mikr. Anat., V. 37.
1894. MARTIN, P., Zur Entwicklung des Gehirnbalkens bei der Katze, in: Anat. Anz., V. 9.
1895. MEYER, A., Zur Homologie der Fornixcommissur und des Septum lucidum bei den Reptilien und Säugern, in: Anat. Anz., V. 10.
1877. v. MIHALKOWICS, V., Entwicklungsgeschichte des Gehirns, Leipzig 1877.
1871. MÜLLER, W., Ueber Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri, in: Jena. Z. Naturw., V. 6.
1890. NEUHAUSS, R., Lehrbuch der Mikrophotographie, Braunschweig 1890.

- 1899a. NEUMAYER, L., Zur Morphogenie des Gehirns der Säugethiere, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München.
- 1899b. —, Studie zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns der Säugethiere, in: Festschr. KUPFFER, 1899.
1896. NUSBAUM, J., Einige neue Thatsachen zur Entwicklungsgeschichte der Hypophysis cerebri bei Säugethiere, in: Anat. Anz., V. 12.
1887. OSBORN, H. F., The origin of the corpus callosum, a contribution upon the cerebral commissures of the Vertebrata, in: Morph. Jahrb., V. 12.
1896. PRENANT, A., Éléments d'embryologie, Part 2, Paris 1896.
- 1859—61. REICHERT, C. B., Der Bau des menschlichen Gehirns, Leipzig 1859 u. 1861.
1895. RETZIUS, G., Ueber ein dem Saccus vasculosus entsprechendes Gebilde am Gehirn des Menschen und anderer Säugethiere, in: Biol. Unters. RETZIUS, (N. F.) V. 7.
1897. SALZER, H., Zur Entwicklung der Hypophyse bei Säugern, in: Arch. mikr. Anat., V. 51.
1862. SCHMIDT, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns, in: Z. wiss. Zool., V. 11.
1880. SCHWALBE, G., Beitrag zur Entwicklung des Zwischenhirns, in: SB. Jena. Ges. Naturw. Med., 1880.
1896. SMITH, G. E., The brain of a foetal Ornithorhynchus. Part 1. The fore brain, in: Quart. Journ. micr. Sc., (N. F.) V. 39.
1897. —, The origin of the corpus callosum etc., in: Trans. Linn. Soc. London, V. 7.
1893. SORENSEN, A. D., The roof of the diencephalon, in: Journ. comp. Neurol., V. 3.
1895. STROUD, B. B., The mammalian cerebellum. Part 1. The development of the cerebellum in man and the cat, in: Journ. comp. Neurol., V. 5.
1816. TIEDEMANN, FR., Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Foetus des Menschen, Nürnberg 1816.
1835. VALENTIN, G., Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Berlin 1835.
1884. VAN WILHE, J. W., Ueber den vordern Neuroporus, in: Zool. Anz., V. 7.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 14—19.

## Allgemeine Bezeichnungen.

<i>adf</i> Adergeflechtfurche	<i>k.n<sub>XII</sub></i> Kern des Nervus hypoglossus.
<i>am</i> Ammonsfurche	<i>lpo</i> Lamina postoptica
<i>ba</i> Balken	<i>M</i> Mittelhirn
<i>bfa</i> gemeinsame Anlage des Balkens und der Fornixcommissur	<i>n<sub>III</sub></i> Nervus oculomotorius
<i>ca</i> Commissura anterior	<i>n.olf</i> Nervus olfactorius
<i>cb</i> Cerebellum	<i>ol</i> Oliven
<i>ch</i> Chorda dorsalis	<i>pi</i> Processus infundibuli
<i>chm</i> Chiasma nervorum opticorum	<i>pls</i> Plexus chorioideus superior
<i>cm</i> Commissura media = Massa intermedia	<i>plv<sub>4</sub></i> Plexus chorioideus ventriculi quarti
<i>cp</i> Commissura posterior	<i>r</i> Raphe
<i>cpr</i> Conerescentia primitiva	<i>rl</i> Recessus laterales ventriculi quarti
<i>cs</i> Commissura superior	<i>rm</i> Recessus mammillaris
<i>cst</i> Corpus striatum	<i>rpo</i> Recessus postopticus
<i>ep</i> Epiphyse	<i>rpro</i> Recessus praeopticus
<i>fc</i> Fornixcommissur = Psalterium	<i>sc</i> Sulcus centralis
<i>flp</i> Fasciculus longitudinalis posterior	<i>si</i> Sulcus intermedius
<i>fm</i> Foramen Monroi	<i>sl</i> Sulcus limitans
<i>fr</i> Fasciculus retroflexus	<i>sm</i> Sulcus Monroi
<i>g.olf</i> Ganglion olfactorii	<i>so</i> Sulcus opticus
<i>H</i> Hinterhirn	<i>sphk</i> Sphenoidknorpel
<i>hw</i> Hypophysenwinkel	<i>spm</i> Septum medullae
<i>hy</i> Hypophysentasche = RATHKEsche Tasche	<i>tho</i> Thalamus opticus
<i>hyg</i> Hypophysengang resp. Hypophysenstrang	<i>tp</i> Tuberculum posterius
<i>hyg<sup>1</sup></i> am Rachenepithel zurückbleibender Rest des Hypophysengangs	<i>trk</i> Trochleariskreuzung
<i>k.n<sub>III</sub></i> Kern des Nervus oculomotorius	<i>tr.st.th</i> Tractus strio-thalamicus
	<i>V</i> Vorderhirn
	<i>v<sub>3</sub></i> Ventriculus tertius
	<i>v<sub>4</sub></i> Ventriculus quartus
	<i>vl</i> Ventriculus lateralis
	<i>Zh</i> Zwischenhirn.

## Tafel 14.

- Fig. 1. Plattenmodell des Gehirns von Stadium A, von der Dorsal-  
seite gesehen. 15 : 1.  
 Fig. 2. Dasselbe Modell, von der Ventralseite gesehen. 15 : 1.  
 Fig. 3. Dasselbe Modell, von der Seite gesehen. 15 : 1.  
 Fig. 4. Plattenmodell des Gehirns von Stadium B, von der Dorsal-  
seite gesehen. 15 : 1.  
 Fig. 5. Dasselbe Modell, von der Ventralseite gesehen. 15 : 1.  
 Fig. 6. Dasselbe Modell, von vorn gesehen. 15 : 1.  
 Fig. 7. Dasselbe Modell, von der Seite gesehen. 15 : 1.  
 Fig. 8. Dasselbe Modell, Vorderhirn und Mittelhirn median durch-  
schnitten. 15 : 1.  
 Fig. 9. Plattenmodell des Gehirns von Stadium C, von der Dorsal-  
seite gesehen. 15 : 1.  
 Fig. 10. Dasselbe Modell, von der Ventralseite gesehen. 15 : 1.  
 Fig. 11. Dasselbe Modell, von der Seite gesehen. 15 : 1.  
 Fig. 12. Dasselbe Modell, Vorderhirn und Mittelhirn median durch-  
schnitten. 15 : 1.  
 Fig. 13. Gehirn von Stadium D, von der Dorsalseite gesehen. 5 : 1.  
 Fig. 14. Dasselbe Gehirn, von der Ventralseite gesehen. 5 : 1.  
 Fig. 15. Dasselbe Gehirn, von der Seite gesehen. 5 : 1.  
 Fig. 16. Gehirn von Stadium F, von der Dorsalseite gesehen. 5 : 1.  
 Fig. 17. Dasselbe Gehirn, von der Ventralseite gesehen. 5 : 1.  
 Fig. 18. Dasselbe Gehirn, von der Seite gesehen. 5 : 1.

## Tafel 15.

- Fig. 19. Gehirn von Stadium G, von der Dorsalseite gesehen. 5 : 1.  
 Fig. 20. Dasselbe Gehirn, von der Ventralseite gesehen. 5 : 1.  
 Fig. 21. Dasselbe Gehirn, von der Seite gesehen. 5 : 1.  
 Fig. 22. Gehirn des neugeborenen Jungen, von der Dorsalseite  
gesehen.  $2\frac{1}{2}$  : 1.  
 Fig. 23. Gehirn des erwachsenen Igels, median durchschnitten.  
2 : 1.  
 Fig. 24. Medianschnitt durch das Gehirn von Stadium A. *a*, *b*  
und *c* Einbuchtungen im Boden (vgl. S. 302). 20 : 1.  
 Fig. 25. Dasselbe von Stadium B. 20 : 1.  
 Fig. 26. Dasselbe von Stadium C. 10 : 1.  
 Fig. 27. Dasselbe von Stadium D. 10 : 1.  
 Fig. 28. Dasselbe von Stadium E. 10 : 1.

## Tafel 16.

- Fig. 29. Medianschnitt durch das Gehirn von Stadium F. 10 : 1.  
 Fig. 30. Dasselbe von Stadium G. 10 : 1.  
 Fig. 31. Medianschnitt durch die Hypophysenregion von Stadium B.  
74 : 1.

- Fig. 32. Medianschnitt durch die Hypophysenregion von Stadium C. 74 : 1.  
 Fig. 33. Dasselbe von Stadium D. 50 : 1.  
 Fig. 34. Dasselbe von Stadium E. 50 : 1.  
 Fig. 35. Dasselbe von Stadium F. 37 : 1.  
 Fig. 36. Dasselbe von Stadium G. 37 : 1.

## Tafel 17.

- Fig. 37. Medianschnitt durch den obern Theil der Plica encephali ventralis von Stadium B. 35 : 1.  
 Fig. 38. Dasselbe von Stadium C. 35 : 1.  
 Fig. 39. Medianschnitt durch das Hirndach an der Grenze zwischen Zwischen- und Mittelhirn von Stadium B, um das erste Auftreten der Commissura posterior zu zeigen. 220 : 1.  
 Fig. 40. Medianschnitt durch das Hirndach in der Gegend der Epiphysis und der Commissura posterior, von Stadium C. 74 : 1.  
 Fig. 41. Dasselbe von Stadium D. 74 : 1.  
 Fig. 42. Dasselbe von Stadium E. 74 : 1.  
 Fig. 43. Dasselbe von Stadium F. 74 : 1.  
 Fig. 44. Medianschnitt durch die Kleinhirnanlage von Stadium B. 70 : 1.  
 Fig. 45. Dasselbe von Stadium C. 70 : 1.  
 Fig. 46. Dasselbe von Stadium D. 70 : 1.  
 Fig. 47. Dasselbe von Stadium E. 70 : 1.  
 Fig. 48. Dasselbe von Stadium F. 70 : 1.  
 Fig. 49. Dasselbe von Stadium G. 70 : 1.

## Tafel 18.

- Fig. 50. Querschnitt durch den vordersten Theil der Grosshirnhemisphären und die Olfactoriusganglien von Stadium C. 14 : 1.  
 Fig. 51. Die wichtigste Partie des vorigen Schnittes, stärker vergrößert. 81 : 1.  
 Fig. 52. Querschnitt durch das Vorderhirn von Stadium C. \* Längsfurche im Corpus striatum. 14 : 1.  
 Fig. 53. Querschnitt etwas hinter dem vorigen. 14 : 1.  
 Fig. 54. Querschnitt durch das Hemisphärenhirn von Stadium D. Der Schnitt geht durch das Foramen Monroi. \* Längsfurche im Corpus striatum. 14 : 1.  
 Fig. 55. Querschnitt durch das Hemisphärenhirn von Stadium F. Der Schnitt liegt vor dem Foramen Monroi. 14 : 1.  
 Fig. 56. Querschnitt durch den Mittelhirnboden von Stadium B. 30 : 1.  
 Fig. 57. Querschnitt durch das Mittelhirn und den hintersten Theil des Zwischenhirns von Stadium C. 14 : 1.  
 Fig. 58. Querschnitt durch Zwischenhirn und den hintersten Theil der Grosshirnhemisphären von Stadium F. 14 : 1.  
 Fig. 59. Querschnitt durch das Hinterhirn von Stadium B. 25 : 1.

Fig. 60. Querschnitt durch Mittelhirn und Hinterhirn von Stadium C. 14 : 1.

Fig. 61. Querschnitt durch Mittelhirn und Hinterhirn von Stadium F. Der Schnitt liegt so weit frontalwärts, dass vom 4. Ventrikel nur die Recessus laterales sichtbar sind. 14 : 1.

Fig. 62. Querschnitt durch die Medulla oblongata von Stadium D. 30 : 1.

#### Tafel 19.

Fig. 63. Querschnitt durch die Kleinhirnlamelle und die Medulla oblongata von Stadium B. 26 : 1.

Fig. 64. Querschnitt durch das Mittelhirn, die Kleinhirnlamelle und die Medulla oblongata von Stadium C. 14 : 1.

Fig. 65. Querschnitt durch das Mittelhirn, die Kleinhirnlamelle und die Medulla oblongata von Stadium D. 14 : 1.

Fig. 66. Querschnitt durch das Mittelhirn, die Kleinhirnlamelle und die Medulla oblongata von Stadium E. 14 : 1.

Fig. 67. Querschnitt durch die Kleinhirnlamelle von Stadium G. 14 : 1.

# Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren.

Von

Hermann Stitz in Berlin.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Berlin.)

---

Hierzu Tafel 20—24.

## 2. Der weibliche Genitalapparat.

### 1. *Aglossa pinguinalis* L.

An dem Abdomen des Weibchens von *Aglossa pinguinalis* zeigen die Segmente folgendes Verhalten. Das 1. ist dorsal deutlich entwickelt, ventral zurückgebildet. Daran schliessen sich weitere 8 Segmente, so dass der Hinterleib aus nicht 10, sondern nur 9 solcher Theile zu bestehen scheint. Da aber im letzten Segment sowohl Genital- als Analöffnung liegen, so ist anzunehmen, dass dasselbe aus einer Verschmelzung des 9. und 10. Segments hervorgegangen ist.

Das Verhalten der erwähnten beiden Oeffnungen ist ein eigenartiges. Ein Längsschnitt durch das Abdominalende ungefähr in diesen Medianebene zeigt ihre Lage so, wie es in dem Schema Taf. 20, Fig. 1 dargestellt ist. Es findet also ein so nahes Zusammenrücken beider statt, dass dieselben wie eine einzige Oeffnung erscheinen. Noch deutlicher zeigt sich dieses Verhältniss an später zu beschreibenden Formen.

Die beiden ersten Abdominalsegmente enthalten einen Hohlraum, welcher je nach dem Grade der Entwicklung der Ovarien mehr oder weniger umfangreich ist. Er wird vom Fettkörper umgeben, dessen Bindegewebssepta seine Grenze bilden. Die Segmente 7 bis 9 + 10 sind länger als die übrigen, stark verschmälert und verengen sich kegelförmig nach hinten. An der Basis des 8. Segments liegt ventral der Eingang in die Bursa copulatrix (Taf. 20, Fig. 1 O). Es lässt durch die Beschaffenheit seiner Chitindecke deutlich zwei Theile unterscheiden, ein proximales Stück (Taf. 20, Fig. 11 x), welches dünn-

häutig ist, eine dichte Bedeckung von zahlreichen kleinen Stacheln besitzt und sich beim Einziehen des Abdomens in Querfalten zusammenlegt, und ein distales Stück (Taf. 20, Fig. 11 *y*); letzteres stellt einen glatten Chitincylinder mit stärkerer, brauner Wandung dar, welcher aussen mit grössern, in einer ringförmigen Basis stehenden Chitinborsten bekleidet ist. Das letzte Segment (9 + 10) ist am Ende abgerundet und bildet 2 nach aussen gewölbte und mit kürzern Borsten dicht besetzte Chitinplatten (Taf. 20, Fig. 11 *V*), welche ganz am Ende in der Medianebene verbunden sind. Zwischen ihnen liegt auf der Ventralseite die oben erwähnte Mündung von Vagina und Anus in einer Furche, welche durch Chitinsculpturen ausgezeichnet ist (Querschnitte Taf. 24, Fig. 137—140 u. 142). Sonst trägt dieses letzte Segment dieselbe dichte Bekleidung mit Chitinzähnen wie der proximale Theil des vorhergehenden Segments.

Für den Zweck der Aus- und Einstülpung bei der Eiablage besitzen die Segmente 8 und 9 + 10 ausser der Segmentmusculatur zwei starke, gelbbraune Chitinstäbe (Taf. 20, Fig. 11 *A*). Beide Stabpaare entspringen dorsalwärts, und zwar setzt sich das eine Paar an die Basis der braunen Chitinverdickung des 8. Segments, das andere an die Basis der beiden Endplatten des Abdomens, und zwar hier mittels einer gezähnten Leiste (Taf. 20, Fig. 11 *C*). Zwischen den Stäben und ihrer eben erwähnten Ansatzstelle ist aber noch eine Grenze in Gestalt einer Verdünnung des braunen Chitins zu bemerken. Beide Stabpaare sind von einem Canal durchzogen und von Längsmuskeln umgeben. Jedes derselben ragt weit in das vorhergehende Segment hinein, vor seinem Ende sich verdünnend, farblos und etwas platt werdend.

Der bei weitem grösste Theil des Abdomens wird von dem Ovarialapparat eingenommen. *Aglossa* besitzt jederseits 4 Ovarialröhren, welche sich, wie das Schema Taf. 21, Fig. 45 zeigt, zunächst zu 2 Röhren vereinigen, die dann ihrerseits zu einem gemeinsamen Ausführungsgang zusammenlaufen. An letztern schliessen sich die übrigen Organe des Genitalapparats an.

Jede Ovarialröhre beginnt nicht in gewöhnlicher Weise mit einem Endfaden, sondern gleich mit dem Stück, welches die Endkammer enthält und dorsal im Bereich des 3. Abdominalsegments liegt. Wie Taf. 21, Fig. 30 *D* zeigt, ist die äussere Hülle der Endkammer, die Tunica propria, eine Haut mit platten Kernen ohne erkennbare Zellgrenzen. Der Anfangstheil der Ovarialröhre bildet eine kurze Schleife, während das unter der Tunica propria nun auftretende Epithel der-

selben sich ziemlich schnell verdickt. Die Eiröhre zeigt nun eine Wandung aus kurzen, cylindrischen Zellen mit rundlichen Kernen. Letztere behalten diese Gestalt im weitem Verlauf, während die Zellen selbst schlanker werden (Taf. 21, Fig. 37 *EO*); nach dem Ende der Röhre zu flachen sie sich mit ihren Kernen mehr und mehr ab (Taf. 21, Fig. 36 *EO*). In der Fläche zeigen die Zellen des Ovarialepithels eine mosaikartige Anordnung. Kurz vor der Stelle jedoch, an welcher sich die 4 Röhren jeder Körperseite vereinigen, beginnt das Epithel sich ziemlich plötzlich und stark zu verdicken (Schema Taf. 21, Fig. 45 *B*). Dabei werden die Wände des Ganges stark gefaltet und begrenzen ein eben solches enges Lumen. (Vgl. Taf. 22, Fig. 46, welche in demselben Grössenverhältniss gezeichnet ist wie Taf. 22, Fig. 49, einen Querschnitt durch die zusammentretenden Enden der Ovarialröhren darstellend.) Die Zellkerne dieser Wandverdickung sind von Anfang an gross, birnförmig und stark granulirt. Sie liegen mit ihren nach aussen zugespitzten Enden in einander geschoben, so dass ein Querschnitt den Eindruck eines mehrschichtigen Epithels bietet. Das ausführende Ende der ovarialen Epithelverdickung unterscheidet sich von dem andern histologisch dadurch, dass sich die birnförmigen Kerne hier allmählich abgerundet und noch etwas vergrössert haben und dass hier in die Falten der Wand von deren Basis aus Bindegewebsfasern mit kleinen, runden Kernen treten.

Ebenso schnell, wie die Verdickung der Ovarialwand auftritt, verschwindet sie wieder, und jede Eiröhre verengt sich nun zu einem dünnwandigen Gang, welcher in Längsfalten gelegt ist, die im leeren Zustand des erstern dicht bei einander liegen. Die Zellkerne dieses Theils sind klein und abgerundet. Ausserdem umgibt ihn von der Stelle an, wo er sich an die Wandverdickung anschliesst, eine dünne Lage von Ringmuskeln, die sich, allmählich stärker werdend, bis zu der im letzten Segment liegenden Genitalmündung fortsetzt. Den soeben beschriebenen Bau behalten die 8 Ovarialröhren bis zu ihrer Vereinigung zu den paarigen Oviducten (Querschnitt dieser Stelle Taf. 22, Fig. 59), und auch der aus letztern hervorgehende gemeinsame Gang weicht davon nicht ab. Das Lumen desselben wird dann weiter und zeigt zunächst die Mündung des Receptaculum seminis (Taf. 22, Fig. 49 *A*). Dahinter erfährt die Erweiterung innerhalb des 8. Segments eine bedeutende Vergrösserung, und in dieser (Taf. 22, Fig. 4), welche der Kürze halber hier und in den folgenden Beschreibungen als Vestibulum (PETERSEN, 48) bezeichnet werden soll, liegen die Mündungen des Kittapparats und des Ductus seminalis. Die Mündungsgebiete dieser Canäle sind

durch Verdickung der Wand des Vestibulums ausgezeichnet, deren Kerne dabei entsprechend verlängert sind.

Da, wo sich das Vestibulum wieder verengt, tritt unter seiner Ringmuskelschicht (Taf. 22, Fig. 49 *C*) eine solche aus Längsfasern (*D*) auf, welche Anfangs parallel laufen, eine Strecke vor der Mündung dieses als Vagina zu bezeichnenden Theils (Taf. 20, Fig. 1 *Vg*; Taf. 22, Fig. 49 *Vg*) jedoch mehr durch einander gelagert sind. Von der Stelle an, wo die Längsmuskelschicht auftritt, beginnt allmählich eine Auskleidung der Vagina durch eine stärker werdende Chitinlage mit darunter liegenden gedrungenen Hypodermiskernen. Der Canal ist in diesem Theil seines Verlaufs in Längsfalten gelegt, welche zunächst ein sternförmiges, ziemlich enges Lumen begrenzen (Taf. 24, Fig. 147 *Vg*), während die Chitinauskleidung eine grössere Dicke erreicht. Dann folgt eine abermalige Verengung bis zur Mündung nach aussen.

In das Vestibulum mündet dorsal der Kittapparat (Schema Taf. 20, Fig. 1 *G*, *S*, *Gs*). Er besteht zunächst aus 2 Schläuchen (*Gs*), welche grössten Theils an der Dorsalseite liegen und ein von cylindrischen Zellen begrenztes enges Lumen besitzen. Deren Kerne zeigen je nach dem Zustand ihrer Secretionsthätigkeit ein verschiedenes Aussehen. Einen Querschnitt dieser Schläuche stellt Taf. 22, Fig. 50 dar. Nach vielfach gewundenem Verlauf zwischen den andern Organen mündet jeder dieser beiden Canäle, an einer Einschnürung kenntlich, in ein erweitertes Stück von demselben Bau der Wandung, und beide Erweiterungen vereinigen sich dann zu einem gemeinsamen Gang (Querschnitt Taf. 22, Fig. 74), nachdem sie bereits vorher (Querschnitt Taf. 22, Fig. 73) eine Ringmusculatur erhalten haben. Letztere setzt sich bis zur Mündung fort, vor welcher noch eine darunter liegende Schicht von Längsfasern auftritt (Längsschnitt Taf. 22, Fig. 49 *D* und der zuletzt erwähnte Querschnitt). Das Lumen dieses unpaaren Rohrs ist zuerst sternförmig, wird dann rund und etwas weiter. Das Mündungsgebiet desselben ist, wie bereits erwähnt, dadurch charakterisirt, dass hier eine Verdickung in der Wand des Vestibulums mit cylindrischen Zellkernen auftritt. Der Inhalt des Kittapparats ist ein braunes Secret.

Das Receptaculum seminis (Schema Taf. 20, Fig. 1 *Grs*, *Rs*, *Rs'*, *Sp*) stellt einen hufeisenförmigen Sack dar, der in den Segmenten 6 und 7 liegt. Seine Wandung ist dünn mit platten Kernen und wird an der Krümmung von einer eben solchen Schicht quer verlaufender Muskelfasern bedeckt, die nach den Enden hin verschwinden.

Das eine Ende des Receptaculums, welches Taf. 23, Fig. 93 im

Längsschnitt zeigt, steht mit einem Drüsenschlauch in Verbindung, den Taf. 23, Fig. 105 im Querschnitt darstellt. Das andere Ende dagegen hört blind auf. Der Ausführungsgang des Sackes setzt sich also nicht an einem der beiden Enden an, sondern, wie Taf. 20, Fig. 1 *Rs*, *Rs'* zeigt, an das convexe Ende der hufeisenförmigen Krümmung des Receptaculums, ohne aber von diesem scharf getrennt zu sein. Die Wandungen aller Theile, mit Ausnahme der Anhangsdrüse, gehen vielmehr histologisch in einander über. Jener Canal (Taf. 23, Fig. 97) ist eng und zeigt innen eine gering entwickelte Längsfaltung. Die Kerne des Epithels sind platt. Er wird von der Fortsetzung der den Ausgang des Receptaculums bekleidenden Ringmuskelschicht eingeschlossen, die allmählich stärker wird. Nach kurzem Verlauf erweitert sich der Gang (Taf. 20, Fig. 1 *Sp*). Seine Innenwand besitzt einen immer deutlicher hervortretenden und dicker werdenden Belag von gelbem Chitin (Taf. 23, Fig. 87 *a*). Die darunter liegenden Zellen sind schlank cylindrisch mit eben solchen Kernen, welche an der Basis jener liegen. Die Zellgrenzen machen sich bis nahe zur Peripherie durch eine feine Strichelung kenntlich (Taf. 23, Fig. 86). Der Verlauf dieses Gangstücks ist ein eigenartiger. Seine Chitinauskleidung mit der darunter liegenden Zellwand springt nämlich so in das Lumen vor, dass dadurch ein scharf begrenzter Spiralgang von ungefähr 3 Windungen gebildet wird, von welchem Taf. 23, Fig. 86 einen Theil im Längsschnitt darstellt. Aussen liegt die Fortsetzung der vorher erwähnten Ringmusculatur. Im weitem Verlauf wird der innere Chitinbelag dieses Canals dünner. Die Spiralgänge verstreichen, und die Kerne werden wieder klein und cubisch, um in der Gegend der Mündung noch einmal ziemlich gross und zugespitzt zu werden. Diese Stelle (Taf. 23, Fig. 84 *E* im Längsschnitt) stellt einen Ringwulst dar, innerhalb dessen der Ausführungsgang des Receptaculums mittels eines erweiterten Theils in das Vestibulum übergeht. Dieser hat nach innen vorspringende Leisten und führt dorsal in das letztere.

Die Bursa copulatrix liegt als ein ziemlich grosser Sack mit ihrem Grunde im 6. Segment, verengt sich nach hinten zu stark und mündet am Grunde des 8. Segments nach aussen. Die Mündung dieses Organs zeigt bei *Aglossa* ein eigenartiges Verhalten, zu dessen Verständniss die Querschnitte Taf. 24, Fig. 147—151 und das Schema Taf. 20, Fig. 1 vor *O* dienen. Vor der eigentlichen Bursamündung (Querschnitt Fig. 150 *a + b*), die in den Intersegmentalraum *a* der übrigen Figuren übergeht und wie dieser mit feinen Chitinzähnen ausgekleidet ist, zweigt sich nämlich ein Canal (Fig. 149 *b*) ab, der

allmählich enger wird und innerhalb dessen die Chitinzähne verschwunden sind, während seine Wandung Längsfalten zeigt (Fig. 148 *c*). Verfolgt man diese Röhre weiter, so bemerkt man, dass sie wieder umbiegt und zu einem Canal wird, der mit einer starken, gelben Chitinlage ausgekleidet ist und in dessen Lumen ein Längswulst mit derselben Bedeckung vorspringt, das erstere fast einnehmend (Fig. 149 *c*). Bald aber verkleinert sich dieser Wulst wieder, während der Chitinbelag farblos wird und wieder in Längsfalten gelegt ist (Fig. 150 *c*), und der Canal vereinigt sich schliesslich wieder mit dem Hals der Bursa copulatrix etwas hinter der Verbindung desselben mit dem Vestibulum (Fig. 151).

Ueber den histologischen Bau der Bursa copulatrix ist Folgendes zu bemerken. Ihre Innenwand ist von einer starken Chitinlage ausgekleidet, welche nach der Mündung zu dicker wird. In dem sackförmigen Theil des Organs (Querschnitt Taf. 23, Fig. 120) bildet sie kleine Zähnchen und Längsleisten, letztere besonders an der Ventralseite, und in deren Bereich liegt hier eine starke, gelbe Chitinplatte (*a*), welche ungefähr 8—10 eben solcher spitziger Zähne trägt. Die Längsleisten setzen sich zunächst in den Hals der Bursa hinein fort (Querschnitt Taf. 23, Fig. 124) und verschwinden allmählich, um dann einer Auskleidung von nach innen gerichteten spitzen Stacheln Platz zu machen (Taf. 23, Fig. 121). Das letzte Stück des Bursahalses ist innen glatt (Taf. 23, Fig. 119). Die Grundlage für diese Chitinauskleidung ist eine Hypodermis, deren Kerne unter den Leisten und besonders unter der erwähnten Zahnplatte am stärksten entwickelt sind. Hier ist auch eine Quermusculatur am Bursasack vorhanden, während sie am gegenüber liegenden Theil der Wand fehlt. Der Hals der Bursa ist dagegen von einer ziemlich starken Muskelhülle umgeben.

Auf Schnitten sowohl wie in Macerationspräparaten macht sich in der Bursa copulatrix ein Gebilde von ungefähr gleicher Gestalt wie die letztere bemerkbar, dessen Lage, Taf. 23, Fig. 109, und dessen Querschnitt in den Figg. 119, 120, 121 und 124 dargestellt ist. Ob es aus Chitin besteht, scheint fraglich, da es nach der Maceration mit Kalilauge sehr leicht zerfällt und sich schwer isoliren lässt. Es ist hohl und besitzt eine verengte, offene Mündung. In dem Sack und dem sich daran schliessenden Theil des Halses zeigt die Wandung dieses Gebildes eine lamellöse Structur, nach innen faserig zerfallend. Der letzte Theil des Halses lässt eine stärkere Wandung mit feinen, stark lichtbrechenden Körnern erkennen. Der Inhalt giebt sich an gut con-

servierten Präparaten als Spermatozoen zu erkennen, und das Gebilde soll im Folgenden deswegen als Spermaphore bezeichnet werden. An einigen der untersuchten Schnitte fand sich die Wand derselben aufgerissen, und zwar in der Gegend, wo die Zahnplatte der Bursa liegt. Die Spermatozoen erfüllten deswegen den Raum zwischen Bursa-wand und Spermaphore.

Nicht weit vor der Mündung der Bursa copulatrix nach aussen zweigt sich von ihr ein kurzer Verbindungsgang, der Ductus seminalis, ab, welcher zum Vestibulum führt und ventral in denselben mündet. Wie sein Querschnitt Taf. 23, Fig. 108 zeigt, springt seine Innenwand in Längsfalten vor, das Lumen verengend. Sie ist stark chitinisiert und hat platte Hypodermiskerne. Umgeben wird der Ductus seminalis von einer Ringmusculatur.

Aussen liegt unter der Epithelwand aller Organe eine mit platten Kernen versehene Tunica propria, welche da, wo Musculatur auftritt, sehr undeutlich wird.

## 2. *Asopia farinalis* L.

Die Gliederung des Abdomens zeigt bei *Asopia* die entsprechenden Verhältnisse wie bei der verwandten *Aglossa*, nämlich ein nur dorsal entwickeltes 1. Segment, 7 vollständige weitere Segmente und ein letztes, aus der Verschmelzung des 9. und 10. hervorgegangenes Segment. Das bei *Aglossa* erwähnte Verhalten von Genital- und Analöffnung tritt hier noch deutlicher hervor, wie Taf. 21, Fig. 22 an einem Längsschnitt zeigt.

Das Chitingerüst der Abdominalsegmente 8 und 9 + 10 ist ähnlich gestaltet wie bei der vorher beschriebenen Art. Nur sind die einzelnen Theile desselben kürzer und gedrungen, so dass auch das Abdomen nicht so bedeutend hervorgestreckt werden kann. Die beiden Chitinplatten am Abdominalende (Taf. 20, Fig. 9 V, Fig. 10) sind tellerförmig; ihre Borstenbedeckung ist dichter, aus viel längern Gebilden dieser Art bestehend. Querschnitte durch diese Körperregion zeigen ventral eine ähnliche Sculptur, wie sie von *Aglossa* (Taf. 24) abgebildet ist, wobei besonders 4 Längsleisten auftreten, die nach dem Ende des Abdomens zu verstreichen.

Die 8 Ovarialröhren besitzen vor der jederseitigen Vereinigung gleichfalls eine Verdickung ihres Epithels, die aber bei weitem nicht so mächtig entwickelt ist wie bei *Aglossa*. Einen Querschnitt durch den Oviductus communis in seinem Mündungsgebiet zeigt Taf. 22, Fig. 83 *Odc.*

Der in das Vestibulum mündende Kittapparat (Schema Taf. 20, Fig. 2 *Gs, S, G*) hat enge, schlauchförmige Anhangsdrüsen von kurzem Verlauf (*Gs*). Sie stehen mit je einem erweiterten Sack (*S*) in Verbindung, der mit braunem Secret gefüllt ist, dessen Farbe in schwächerem Grade auch das Plasma seiner Wandzellen besitzt. Letztere sind schlank cylindrisch, mit eben solchen, basalwärts liegenden Kernen, welche nach dem Drüsenlumen zu in eine lange Spitze ausgezogen sind (Querschnitt Taf. 22, Fig. 57). Ihr Plasma zeigt stark lichtbrechende Bläschen. Beide Säcke entleeren ihren Inhalt mittels eines unpaaren Ganges (Querschnitt Taf. 22, Fig. 83 *G*), dessen Wand in schwache Längswülste gelegt ist und aussen von Ringmusculatur umgeben wird. Er läuft vor seiner Mündung in das Vestibulum eine Strecke weit dicht neben dem Oviductus communis und dem erstern her.

Das Receptaculum seminis besitzt eine hufeisenförmige Gestalt (Schema Taf. 20, Fig. 2 *Rs, Rs', Grs, Grs', Sp*). Die beiden annähernd gleich grossen Schenkel zeigen aber in ihrer Wandung nicht denselben Bau. Während nämlich der ventral liegende eine glatte, dünne Wand mit platten Kernen besitzt, ist der dorsale innen mit zahlreichen kleinen Längsleisten versehen und aussen von einer Ringmuskelschicht umgeben (Querschnitt Taf. 23, Fig. 88). Merkwürdig ist, dass kurz vor dem Uebergang dieses Stückes in die gemeinschaftliche Mündung sich demselben ein zweiter Drüsenschlauch (Taf. 20, Fig. 2 *Grs'*) anfügt, welcher einen ähnlichen Bau zeigt wie die Anhangsdrüse, die in das Ende des ventralen Sackes mündet.

Die histologischen Verschiedenheiten beider Theile des Receptaculum verschwinden nach ihrer an der Krümmung liegenden Mündung hin immer mehr, und letztere, in dem Querschnitt Taf. 23, Fig. 95 noch die Zweitheilung zeigend, geht in einen engen Canal mit verhältnissmässig starker Wandung über, in der eiförmige Zellkerne liegen, und welche von der Fortsetzung der Ringmusculatur des Receptaculum umgeben wird. Dieser Canal erweitert sich bald, und diese Erweiterung ist auch bei *Asopia* dadurch charakterisirt, dass ihre mit einer starken gelben Chitinlage bedeckte Innenwand in scharfer Spiralschleife in das Lumen des Ganges vorspringt. Nachdem diese Windungen wieder verschwunden sind, verengt sich der Gang abermals, um dann mittels einer letzten starken Erweiterung in das Vestibulum (also wie bei *Aglossa*) zu münden. Die Zellen derselben zeichnen sich in ihrer Umgebung durch die Grösse ihrer eiförmigen, granulirten Kerne aus und sind in deutlicher Secretionsthätigkeit begriffen (Taf. 22, Fig. 83 *E*).

Die Wand der Bursa copulatrix besteht aus schwach cylindrischen Zellen, deren farblose Chitinausscheidung in Form abgerundeter Zähnen, unter denen je ein Kern liegt, in das Lumen des Organs vorspringt. Die dicken Zellkerne sind nach dieser Seite hin nur un deutlich abgegrenzt. Der Hals der Bursa, in dessen Wandung letztere allmählich übergeht, tritt seitlich aus derselben hervor, etwa wie der Hals einer Retorte aus dieser (Querschnitt Taf. 23, Fig. 130). Seine Wand ist längs gefaltet, zeigt aber sonst dasselbe Aussehen wie die des Bursasackes. Während letzterer nur an seinem Ausgang eine schwache Musculatur besitzt, wird dieselbe in ihrer Fortsetzung auf den Hals stärker. Im letzten Theil desselben sind die Chitinzähne der Innenwand verschwunden. Sie ist stärker geworden und springt nur noch in grössern Lappen und Falten vor, die auf der Oberfläche glatt sind. Die Mündung des Bursahalses zeichnet sich dadurch aus, dass sein dorsales Wandstück eine starke gelbe Chitinplatte bildet und dass das Lumen spaltförmig und eng ist (Taf. 22, Fig. 83 *Bc'*).

In der Bursa liegt eine Spermatophore von demselben Bau, wie sie bei *Aglossa* beschrieben wurde.

Der Ductus seminalis (Querschnitt Taf. 22, Fig. 83 *Ds*) entspringt aus dem Hals der Bursa kurz vor deren Mündung nach aussen (Schema Taf. 20, Fig. 2 *Ds*). Er beginnt als ein enger Canal, dessen mit farblosem Chitin ausgekleidete Wandung sehr gefaltet ist (Taf. 22, Fig. 83 *Ds*), erweitert sich aber sehr bald zur Grösse eines Oviducts und mündet nach einer abermaligen Verengung in das Vestibulum. Die Erweiterung besitzt eine nur dünne Wand ohne äussern Muskelbelag.

### 3. *Hydrocampa nymphaeata* L.

Auch hier besteht das Abdomen aus 9 Segmenten, in deren letztem Genital- und Analmündung zu finden sind, das also als ein verschmolzenes 9. und 10. Segment aufzufassen ist. Der Längsschnitt, Taf. 21, Fig. 23, durch ein (hier stark eingezogenes) Abdomen zeigt, wie der Enddarm *D* als ein enger Canal neben dem breiten Geschlechts gang *Vg* mündet und wie beide Mündungen in Form eines nach aussen trichterartig erweiterten Raums einen gemeinschaftlichen Ausgang bilden. Dieselbe Figur zeigt gleichzeitig die Sculpturen der Chitindecke des Körpers in dieser Region, besonders an der Ventralseite hervortretend, wo auch an Querschnitten die Bildung der 4 Längsleisten zu beobachten ist, welche bereits an den beiden vorigen Formen erwähnt wurde.

Das Chitingerüst der beiden letzten Abdominalsegmente (8, 9 + 10, Taf. 20, Fig. 14) zeigt die bereits bekannten Theile. Am Ende liegen wieder 2 abgerundete, nach aussen convexe Platten (*V*), welche sich am Körperende in der dorsalen Mittellinie berühren und nach unten umgeschlagen sind. Sie tragen einen dichten Borstenbesatz. Zwei Chitinleisten (*C*) liegen dorsal am proximalen Rand jener Stücke. Sie sind ungezähnt und stehen mit je 2 Chitinstäben in Verbindung, die sich in der Mitte ihres Verlaufs stark verbreitern und abplatteln, wobei sie gleichzeitig eine Torsion um ihre Längsaxe erfahren. Dieselbe Eigenthümlichkeit besitzen die entsprechenden Stäbe des vorhergehenden Segments, welche mit der braunen Chitinverdickung (*y*) in Verbindung stehen. Letztere ist nur im dorsalen Stück des Segments entwickelt und an ihrem distalen Rand mit einem Borstenbesatz versehen. Sie zeigt auf der Oberfläche feine, kurze Riefen, welche dicht bei einander liegen und in ihrer Hauptrichtung quer verlaufen. Die 4 Chitinstäbe sind von einem feinen Canal durchzogen und werden von Ringmuskeln umgeben.

*Hydrocampa* besitzt jederseits 4 Ovarialröhren, deren Anfangstheil in Bau und Lage nichts Besonderes zeigt. Die Enden liegen dicht unter dem Rücken. Ihr Epithel besteht zuerst aus cylindrischen Zellen mit runden Kernen. Da, wo dasselbe deutlich flach zu werden beginnt und wo die im Innern des Ganges liegenden Eier keine Nährzellen mehr besitzen, zeigen die Eiröhren eine zarte Sculptur in Form nach innen vorspringender Längsleisten (Querschnitt Taf. 22, Fig. 67), in welche auch die Kerne der Ovarialwand hineintreten. Die Chitinhülle der Eier liegt der letztern dicht an, wie auch der Längsschnitt Taf. 22, Fig. 60 *ch*, zeigt, und ist (Taf. 22, Fig. 67) durch die Schrumpfung des Eies bei der Conservirung theils von diesem, theils von der Wand losgelöst. Die durch jene Längsleisten hervorgerufene Sculptur der Eioberfläche ist an den abgelegten Eiern deutlich zu erkennen.

Vor der Vereinigung der jederseitigen 4 Ovarialröhren ist an letztern wieder eine Verdickung ihrer Wand zu beobachten (Taf. 22, Fig. 60). Dieselbe ist zwar nicht so bedeutend wie bei *Aglossa*, fällt aber doch ohne weiteres auf und erstreckt sich über einen verhältnissmässig längern Theil der Eiröhren als bei jener. Die Kerne dieses Theils der Ovarialwand sind entsprechend grösser und von ziemlich unregelmässiger Form.

Muskelfasern konnten hinter den Epithelverdickungen der Eiröhren ebenso wenig wie auf den paarigen Oviducten wahrgenommen werden. Dieselben treten erst ganz kurz vor der Vereinigung der letztern auf,

und zwar als eine einfache Lage von Querfasern (Taf. 22, Fig. 61 *Ode*). Sie nehmen dann an Mächtigkeit zu, während hinter der Einmündung des Ductus seminalis in das Vestibulum unter der Ringmuskelschicht eine Lage von Längsfasern auftritt, die sich bis zur Vaginalmündung fortsetzt. Die Zellkerne der Vestibularwand sind klein und rund, nehmen aber an gewissen Stellen derselben eine andere Gestalt an. So fallen, Taf. 21, Fig. 23, sofort die Querschnitte von Wülsten auf, deren Kerne dieselbe Form besitzen, wie sie Taf. 22, Fig. 83 von *Asopia* da abgebildet sind, wo die einzelnen Genitalgänge in das Vestibulum münden, und dasselbe ist auch hier bei *Hydrocampa* der Fall. Auch das charakteristische Aussehen des durch Secretionsthätigkeit veränderten Plasmas ist nicht zu übersehen.

Die Wandung der aus dem Vestibulum hervorgehenden Vagina (Querschnitt Taf. 22, Fig. 82) ist beiderseits etwas verdickt und in zarte Lappen mit secundären Lappchen gelegt, wobei unter letztern je ein Kern liegt. Der Rand derselben ist eine Lage aus farblosem Chitin. Ganz kurz vor der gemeinsamen Mündung mit dem Enddarm ist der Chitinbelag sehr dünn geworden, um erst ausserhalb wieder stärker zu werden.

Der Kittapparat von *Hydrocampa* ist stark entwickelt. Er besteht zunächst aus 2 Drüsenschläuchen mit Anfangs ziemlich engem Lumen, deren Wand von cylindrischen Zellen gebildet wird (Querschnitt Taf. 22, Fig. 51). Die Kerne derselben liegen nahe der Aussen-seite; ihr Plasma zeigt zahlreiche runde Vacuolen. Diese Drüsenschläuche münden, scharf abgesetzt, in je einen Sack, welcher die Stärke der Ovarialröhren hat und auch durch seine bedeutende Entwicklung in der Länge auffällt (Schema Taf. 20, Fig. 5 *S*). Die Wandung ist dünn. Die Zellen derselben ragen in den sich an die Schläuche schliessenden Theilen jedes Sackes, wo ihre Kerne noch mehr rund sind, etwas nach innen vor (Querschnitt Taf. 22, Fig. 56). Nach dem Ende zu sind die Wände innen glatt und besitzen platte Kerne (Querschnitt Taf. 22, Fig. 63). Der Inhalt der Drüsensäcke besteht aus einem grosse Vacuolen enthaltenden Secret, welches sich (nach Einwirkung der Conservirungsflüssigkeit) schwach färbt. Die gemeinsame Mündung beider Behälter ist wieder ein Canal, dessen Wand aus stärkern, fast cubischen Zellen besteht und von einer Ringmuskellage umgeben wird (Querschnitt Taf. 22, Fig. 76). Nach dem Ende dieses Ganges hin werden die Kerne undeutlicher, und das Plasma tritt radienartig in das Innere desselben hinein. Aussen ist auf dieser Strecke zu der Ringmusculatur noch eine Schicht von Längs-

fasern hinzugetreten. Die von einem Epithelwulst umgebene Mündung des Kittapparats in das Vestibulum wurde bereits vorher erwähnt.

Der Sack des Receptaculum seminis zeigt bei *Hydrocampa* nicht die hufeisenförmige Zweitheilung, wie sie bei *Aglossa* und *Asopia* gefunden wurde. Er stellt vielmehr einen einfachen Gang dar, der ungefähr die Dicke des Halses der Bursa copulatrix hat und dessen Wandung aus cubischen, mitunter eckig aussehenden Zellen besteht, deren Grenzen mit ziemlicher Deutlichkeit zu erkennen sind (Querschnitt Taf. 23, Fig. 98). Die Kerne sind rund und granulirt. Das Innere des Ganges ist mit Spermatozoen erfüllt, welche überall die in der Zeichnung dargestellte Lage haben. Dieser Theil des Receptaculum geht durch ein etwas verengtes Stück in einen Canal über, dessen Wandung innen mit einer starken, gelben Chitinlage bekleidet ist und in Spiralwindungen vorspringt. Zellen und Kerne derselben sind lang cylindrisch. Der Spiralgang ist auch bei *Hydrocampa* sehr stark entwickelt und geht durch eine enge Röhre, deren Innenwand Längsfalten besitzt, zum Vestibulum, dessen Wand an dieser Stelle einen Epithelwulst zeigt. Der ganze aus dem Sack führende Theil des Receptaculum ist von einer Ringmuskulatur umgeben. Das andere Ende des Sackes steht mit einer Anhangsdrüse in Verbindung, deren vielfache Schlingen ventralwärts und um den Hals der Bursa copulatrix herum liegen und deren Querschnitt Taf. 23, Fig. 101 darstellt.

Die Bursa copulatrix ist bei *Hydrocampa* von bedeutender Grösse und ragt bis in das 4. Segment hinein. Der sackartig erweiterte Theil derselben ist dünnwandig und von einer zarten Chitinschicht ausgekleidet, unter welcher eine Hypodermis mit kleinen, platten Kernen liegt. Nur am Grunde der Bursa ist sie an zwei Stellen dicker und bildet hier 2 Platten mit grössern Zähnen aus gelbem Chitin, unter denen die Kerne entsprechend grösser sind (Taf. 23, Fig. 125 bei a). Dieser Theil der Bursawandung ist auch aussen von einem dünnen Belag von Muskelfasern bedeckt. Nach hinten zu geht die Bursa allmählich in ihren enger werdenden Halstheil über, dessen Wandung aus cubischen, fast runden Zellen mit eben solchen Kernen besteht (Querschnitt Taf. 23, Fig. 127). Der innere Chitinbelag der Wand ist hier stärker geworden und lässt noch etwas weiter nach hinten (Taf. 23, Fig. 125a in Flächenansicht) Querreihen von sehr feinen, dicht stehenden, borstenartigen Zähnen erkennen, die auch noch da vorhanden sind, wo die Innenwand in niedrige, breite Längsfalten gelegt erscheint (Querschnitt Taf. 23, Fig. 126). Vor der Mündung des Ductus seminalis sind die Zähne indess wieder verschwunden, und die Falten springen schärfer

nach innen vor. Am Ausgang des Halses zeigen die endlich glatt gewordenen Wände der Bursa, welche eingefaltet sind, einen dicken, braunen Chitinbelag, und der Gang mündet dann zwischen den ventralen Lappen am Grunde des 8. Segments, welches hier wie in seiner Umgebung zahlreiche farblose, stumpfe Chitinzähne zeigt. Der ganze Hals der Bursa ist von einer Ringmuskulatur umgeben.

Der Ductus seminalis geht wenig vor der Bursamündung von dem Hals derselben als ein Gang ab, dessen Wand runde Kerne besitzt und zunächst von einer Schicht Ringmuskeln umgeben wird (Taf. 22, Fig. 62). In einem weitem Verlauf bietet er aber nicht das Bild eines engen Ganges, sondern erweitert sich schnell bis zur Dicke des Oviducts, ganz dicht der Ventralseite des Körpers anliegend. Dabei ist seine Wandung dünn geworden; die Kerne sind klein; der Muskelbelag ist ganz verschwunden. Derselbe tritt erst wieder in der Nähe der Einmündung des Ductus seminalis in das Vestibulum auf (Taf. 22, Fig. 61 *Ds*), und diese Mündung ist durch Wulstbildung der Wandung charakterisirt. Eine innere Chitinbekleidung fehlt der Erweiterung des Ductus seminalis.

Zu bemerken ist hier noch, dass an den Längsschnitten deutlich zu sehen war, wie die Spermatozoen aus dem Receptaculum heraus durch das Vestibulum hindurch in die Erweiterung des Ductus seminalis hinein verfolgt werden konnten und wie sie ein in letzterer liegendes Ei umgaben.

*Hydrocampa stagnata* DON., welche zum Vergleich mit herangezogen wurde, zeigt im histologischen Bau fast genau dieselben Verhältnisse. Nur die Bursa copulatrix trägt innen eine stärkere Chitinauskeidung, welche Zähne bildet. Ebenso treten vor ihrem Mündungstheil, der durch starke, braune Chitinisirung kenntlich ist, an einem kurzen, ringförmigen Abschnitt ebensolche starke Chitinzähne auf. Taf. 23, Fig. 116 zeigt einen schief gerichteten Schnitt, der beide Verhältnisse erkennen lässt. Auch die Verbreiterung der Chitinstäbe der beiden letzten Segmente ist eine viel geringere als bei der vorher beschriebenen Art.

#### 4. *Crambus pratellus* L.

Die beiden letzten verschmolzenen Segmente des Abdomens von *Crambus pratellus* sind, wie das auch bei dem Männchen derselben Art erwähnt wurde, weit in das vorhergehende Segment zurückgezogen, so dass erstere von dem Schuppenbesatz des letztern überragt werden. Segment 9 + 10 sind verhältnissmässig klein, und das letztere trägt

am Ende die bekannten abgerundeten Platten (Taf. 20, Fig. 18 *V*), welche an ihrem Innenrand mit Borsten besetzt sind und welche proximal mit je einem an der Ansatzstelle verbreiterten Chitinstab (*A*) in Verbindung stehen. Nach der Ventralseite zu ist jede dieser Endplatten mit einer abgerundeten Leiste (*x*) verbunden, welche an ihrem Innenrand gleichfalls mit Borsten besetzt ist. Beide Leisten liegen in der Mittellinie an einander, und zwischen ihnen und den erwähnten Platten liegen Genital- und Analmündung.

Das vorhergehende 8. Segment trägt bei *Crambus pratellus* (und bei der gleichfalls untersuchten Art *Cr. cerusellus* SCHIFF.) keine Chitinstäbe. Dagegen fällt an ihm eine grosse Oeffnung auf, welche in die Bursa copulatrix führt. Letztere hat eine eigenthümliche Gestalt, wie sie Taf. 23, Fig. 118 zeigt. Der Sack der Bursa, dessen innere, farblose Chitinwand stumpfe Zähne bildet (Querschnitt Taf. 23, Fig. 129), ist durch zwei dickere Plättchen (*a*) von gelbem Chitin ausgezeichnet, auf welchen sich stärkere, zugespitzte Zähne derselben Art erheben. In gewöhnlicher Weise verengt sich der Bursasack nach hinten zu, biegt dann aber nach vorn zurück, um nun, eine Schleife bildend, wieder nach hinten zu gehen. In dem einen Schenkel dieser Schleife, ungefähr bei *bc* auf Taf. 23, Fig. 118, wird die Anfangs farblose Chitinwand braun und bleibt so bis zur Mündung, im Innern 2 symmetrische Längsfalten bildend, die auf dem Querschnitt Taf. 23, Fig. 128 zu erkennen sind. Dieselben verstreichen nach dem Ausgang hin mehr und mehr, bis der Bursahals innen glatt geworden ist. Dann gabelt er sich. Der eine Zweig geht dorsalwärts, unter der Vagina verlaufend und im 8. Segment breit mündend (Taf. 23, Fig. 118 *O*). Der andere dagegen wendet sich ventral bis zum Ende des 8. Segments, wo er aus dem Abdomen austritt. Dieses nun frei liegende Stück des Bursahalses biegt kurz um und verläuft im intersegmentalen Raum des 7. Segments bis zu dessen Grunde, sich hier abermals ventralwärts wendend und am Ende dieses Segments bei *O'* mündend. Es ist hier in Form einer spatelförmigen Klappe verlängert. Die Musculatur der Bursa copulatrix ist an der Uebergangsstelle des Sackes in den Hals am stärksten entwickelt und nimmt nach dem Grunde des erstern sowie nach dem Ausgang der letztern zu ab. Auf dem braun chitinisirten Theil des Halses verschwindet sie ganz.

Der Ductus seminalis geht im Grenzgebiet der erwähnten beiden Chitinarten der Bursa von dieser ab (Taf. 23, Fig. 118 *D*) und mündet in gewöhnlicher Weise in das Vestibulum.

Charakteristisch ist für *Crambus pratellus* und *cerusellus* das aus länglichen und in dieser Richtung neben einander liegenden Zellen bestehende Ovarialepithel, wie es Taf. 21, Fig. 41 im Flächenschnitt darstellt. Die 8 Ovarialröhren zeigen in ihrem untern Theil Längsleisten, in welchen je 2 Reihen von Kernen liegen. Sie ziehen sich vor ihrer jederseitigen Vereinigung durch eine starke Epithelverdickung aus, und auch die Tunica propria nimmt an dieser Verstärkung Theil, wie Taf. 22, Fig. 47 u. 48 zeigt. Die Wandverdickung ist da, wo sie am stärksten entwickelt ist, so bedeutend, dass das Lumen des Ganges sehr verengt ist. Sie verschwindet nach kurzem Verlauf, und die Enden der 8 Ovarialröhren, die paarigen Oviducte und der Oviductus communis sind histologisch ebenso gebaut, wie es Taf. 22, Fig. 59 von *Aglossa* darstellt. Eine Musculatur beginnt aber erst auf den paarigen Oviducten. Das Vestibulum (Längsschnitt Taf. 22, Fig. 69) zeichnet sich durch die länglichen Kerne seiner Wandung aus, ist aber verhältnissmässig nur klein. Die Vagina ist innen in Längsfalten gelegt, welche einen dünnen Chitinbelag tragen, und wird aussen von einer starken Musculatur umgeben.

Der Kittapparat (Taf. 20, Fig. 4) beider *Crambus*-Arten zeigt je einen kurzen Drüsenschlauch, dessen Querschnitt Taf. 22, Fig. 52 zeigt. Die sich anschliessenden Säcke sind verhältnissmässig weit und werden durch eine Verengung (bei *x*) in zwei Theile getheilt. Das sich an den Drüsenschlauch anschliessende Stück hat ein weites Lumen; das andere hinter der Einschnürung ist etwas enger und bildet an der Innenwand Längsfalten (Querschnitt Taf. 22, Fig. 75). Das unpaare, gemeinschaftliche Mündungsstück (Querschnitt Taf. 22, Fig. 77) ist kurz.

Das Receptaculum seminis (Taf. 20, Fig. 3) ist zweitheilig. Das mit einem Drüsenschlauch (*Grs*) verbundene, kleinere Stück (*Rs*) zeigt ringförmige Querleisten. Das andere, grössere Stück (*Rs'*) ist innen glatt. Der gemeinschaftliche Ausführungsgang beider zeigt noch eine Strecke weit innen die Fortsetzung der eben erwähnten Leisten. Sie gehen aber allmählich in die abgerundeten Längsfalten des engen Verbindungsganges über, welcher in den Spiralgang des Receptaculum führt. Letztere ist auch bei *Crambus* stark entwickelt und hat cylindrische Kerne. Sein Chitinbelag ist farblos; seine Wandungen sind nicht so regelmässig wie bei den vorher beschriebenen Arten, aber doch deutlich erkennbar. Der Spiralgang des Receptaculum geht mittels eines dünnen Canals zum Vestibulum.

### 5. *Tortrix viridana* L.

Das gedrungene und ziemlich dicke Abdomen des Weibchens von *Tortrix viridana* zeigt in der Segmentirung dieselben Verhältnisse wie die vorhergehenden Arten. Etwas verändert sind nur die Segmente 8 und 9 + 10. Das Körperende zeigt nämlich die Abdominalplatten in Gestalt zweier auffallend grosser, dorsalwärts entspringender Schuppen (Taf. 20, Fig. 13 und 20 *V*), welche sich in der Medianebene berühren. Sie sind nach der Dorsalseite zu gewölbt und ventral entsprechend concav. Ihre Ränder zeigen eine Verstärkung durch Leisten, welche ebenso wie die concave Unterseite mit langen, schmalen Borsten besetzt sind. Diese Leisten biegen an der Seite nach unten um und laufen hier in einander, in der Mitte, unter der Genital- und Afteröffnung einen nach aussen umgeschlagenen Wulst bildend (Taf. 20, Fig. 13 *x*), der mit derselben Art von Schuppen besetzt ist. Der darunter liegende Sternit zeigt in seinem mittlern Theil eine plattenartige Verstärkung von braunem Chitin (Taf. 20, Fig. 20 *y*), zu dessen beiden Seiten die Schuppen des Segments (*z*) coulissenartig stehen. Das vorhergehende 8. Segment ist schmal und zeigt Verstärkungen in Form von Leisten, welche Taf. 20, Fig. 21 darstellt. Ventralwärts liegt der Eingang in die Bursa copulatrix (*O*). Die von Muskeln umgebenen Chitinstäbe (*A*) beider Segmente sind kurz, gedrunge und an ihrer Ansatzstelle stark erweitert.

Der Enddarm ist sehr verengt und mündet gemeinsam mit dem Oviduct. Das Verhältniss beider Mündungen zeigt der Längsschnitt auf Taf. 21, Fig. 29.

Im Innern der beiden ersten Segmente fällt auch bei *T. viridana* der bereits mehrfach erwähnte, vom Fettkörper umgebene Hohlraum auf, dessen bindegewebige Auskleidung hier wie beim Männchen derselben Art mit schwarzbraunen, dicht neben einander liegenden Pigmentkörnchen versehen ist.

Die Ovarialröhren, deren Endkammer Taf. 21, Fig. 38 darstellt, haben, besonders in ihrem Anfangstheil, einen sehr gewundenen Verlauf. Die Epithelzellen sind zuerst cylindrisch, mit runden Kernen, welche nahe der Aussenseite der Wand liegen. Sie werden im weitem Verlauf mehr cubisch und sind erst gegen das Ende der Ovarialröhre hin platt mit ebensolchen Kernen. Im Flächenschnitt bietet das Epithel das Aussehen von Fig. 28 auf Taf. 21; die Zellen desselben sind also polygonal; ihr Plasma ist ziemlich homogen; die grossen Kerne sind granulirt, mit deutlichem Nucleolus. Der untere Abschnitt

der Eiröhren zeigt auf der Ventralseite 3 stärkere Längsleisten, welche Taf. 22, Fig. 68 im Querschnitt darstellt. Eine Epithelverdickung ersterer vor ihrer Vereinigung findet auch bei *Tortrix* statt und ist ziemlich stark ausgebildet. Paarige Oviducte und Oviductus communis sind ähnlich beschaffen wie bei *Aglossa* (vgl. Taf. 22, Fig. 58). Letzterer erweitert sich zum Vestibulum, und dieses zeigt an den Einmündungsstellen der Genitalgänge die charakteristischen Wülste. Die Zellen derselben sind lang und spindelförmig (Taf. 22, Fig. 58, und Taf. 21, Fig. 29 *Vst*). Sie besitzen eben solche stark granulierte Kerne und lassen Secretionsthätigkeit erkennen. Wo sich das Vestibulum zur Vagina verengt, tritt an der Innenwand ein Belag von farblosem Chitin auf (Taf. 21, Fig. 29 *y*), der besonders mächtig an der Ventralseite entwickelt ist, kurz vor der Einmündung des Enddarms aber wieder dünn wird und so die gemeinsame Mündung bis zum Ende auskleidet, um hier in die äussere Chitinbedeckung des Körpers überzugehen. Die Vagina bildet eine Anzahl tiefer Buchten, von denen in dem Längsschnitt Taf. 21, Fig. 8 nur ein Theil (z. B. bei *x*) getroffen ist.

Hinter der Epithelverdickung der Ovarialwand tritt auf dieser eine zunächst noch dünne Muskelschicht auf, deren Ringfasern sich auf die paarigen Oviducte fortsetzen und auf dem Oviductus communis eine bedeutend verstärkte Lage bilden. Im Gebiet der Vagina tritt darunter noch eine Schicht von Längsfasern auf, die vor der Mündung der erstern wieder verschwindet.

Der Kittapparat ist bei *Tortrix viridana* stark entwickelt (Schema Taf. 20, Fig. 6 *Gs*, *S*, *G*). Einen Querschnitt durch den Drüsenschlauch (*Gs*) desselben, und zwar nicht weit vor seiner Ausmündung, stellt Taf. 22, Fig. 53 dar. Er besteht aus cylindrischen Zellen mit wandständigen Kernen. Das Plasma ist nach dem Lumen des Ganges hin heller. Dabei zeichnen sich die Zellen dadurch aus, dass sie flammenförmig nach innen gerichtet sind. Die Gänge werden nach ihrem blinden Ende hin sehr eng. Beide Schläuche münden in je einen Sack von dem Umfang des stärksten Theils der Eiröhren, dessen Wandzellen zunächst von cylindrischer Gestalt sind und deutlich erkennbaren-Umriss besitzen. Taf. 22, Fig. 64 zeigt dieselben mit ihren runden, an der Aussenseite liegenden Kernen bei stärkerer Vergrösserung. Nach dem ausführenden Ende dieser Säcke hin werden aber die Grenzen der Zellen besonders nach dem Lumen zu undeutlich, und auch die Kerne sind nur noch verschwommen wahrzunehmen. Die innere Wand des Drüsenraums ist hier dicht mit sehr kleinen, runden Secret-

körnchen bedeckt, die sich intensiv färben und auf dem Querschnitt Taf. 22, Fig. 72 den unregelmässig zackigen Innensaum bilden. Stellenweise ballen sich jene Körnchen zu grössern Klumpen zusammen. Die das ganze Innere des Ganges ausfüllende Secretmasse, welche sich auch in der Anhangsdrüse bemerkbar macht, ist dagegen homogen, färbt sich nur schwach und enthält keine Spur jener Körner. Jeder dieser Säcke verengt sich vor der gemeinsamen Mündung beider, und der daraus hervorgehende Canal erhält allmählich innen Längsfalten mit kleinen Kernen (Querschnitt Taf. 22, Fig. 78). Er führt in das Vestibulum, hier innerhalb eines Wulstes endigend.

Eine Musculatur beginnt bereits auf dem verengten Theil der beiden Säcke in Gestalt von Ringfasern und setzt sich bis zur Mündung des unpaaren Ganges auf diesen fort. Kurz vorher treten noch Längsfasern hinzu.

Das Receptaculum seminis (Schema Taf. 20, Fig. 6 *Grs* und anschliessende Canäle) zeigt wieder die Theile, welche auch bei den vorher betrachteten Arten als typisch auftraten. Zunächst fällt daran der hier verhältnissmässig lange Spiralgang auf (Längsschnitt Taf. 23, Fig. 91), dessen Chitinauskleidung nur in der proximal liegenden Windung einen starken, gelben Belag bildet, sonst schwächer, aber doch deutlich zu erkennen ist. Die Aussenmusculatur scheint dem Verlauf der Spiralwindungen etwas zu folgen, also nicht eine durchaus quere zu sein. Die Mündung dieses Theils des Receptaculum in das Vestibulum erfolgt durch eine innen in Längsfalten gelegte Röhre, welche fast ebenso weit wie der Spiralgang ist und die Fortsetzung von dessen Quermusculatur besitzt. Das andere Ende des letztern geht in einen Canal von derselben Weite über, der zunächst nur 2 Längsfalten aufweist (Querschnitt Taf. 23, Fig. 94), bald aber deren sehr viele bildet, welche lamellenartig dünn sind, eine Reihe von Kernen enthalten und auf dem Querschnitt Taf. 23, Fig. 93a radial gerichtet nach innen vorspringen. Verfolgt man diesen Theil des Receptaculum, so gelangt man sehr bald an eine Stelle, wo er sich gabelt. Die beiden so entstehenden Säcke laufen nun dicht neben einander her, nur durch ihren etwas stärker gewordenen Muskelbelag getrennt. Die dünnen Falten des ventralen Stückes werden dabei niedriger, und dasselbe endet schliesslich blind. Der dorsale Theil dagegen erweitert sich auf seinem fernern Verlauf, während seine Falten ebenfalls niedriger werden und sein Muskelbelag verschwindet. Das Ende dieses Stückes steht mit der Anhangsdrüse in Verbindung, deren Bau von dem der früher beschriebenen nicht abweicht.

Sind die beiden Aeste dieses Theils des Receptaculumis mit Spermatozoen gefüllt, so erscheinen sie bedeutend vergrössert, ohne dass indessen die Falten merklich verstreichen.

Die Bursa copulatrix ist sehr gross und reicht mit ihrem Ende bis in das 5. Segment hinein. Sie ist beim unbefruchteten Weibchen nicht birnförmig, sondern zeigt unregelmässig nach innen vorspringende Buchten und Lappen (Querschnitt Taf. 23, Fig. 132), welche von einer farblosen, ziemlich dicken Chitinlage mit darunter liegenden, zugespitzten Kernen bekleidet sind. Auf der Ventralseite der Bursa verschwinden an einer Stelle diese Lappen, und auf der dann ziemlich glatten Innenwand bemerkt man eine Platte (*a*) aus dickem, gelbem Chitin, welche starke, spitze Zähne trägt, unter denen auch die Hypodermiszellen sehr gross und deutlich sind. Ihre Gestalt zeigt Taf. 23, Fig. 131. Der Uebergang des Sackes der Bursa in den besonders näher dem Ausgang ziemlich gewundenen Hals ist ein allmählicher. Letzterer ist dadurch ausgezeichnet, dass seine chitinöse Auskleidung eine ausserordentliche Mächtigkeit besitzt (Längsschnitt Taf. 23, Fig. 115) und dass die darunter liegenden Zellen mit deutlichen Grenzen in dieselbe prominiren und wie die Glieder einer Kette neben einander liegen. Ihre Gestalt ist die wie auf Taf. 23, Fig. 131. Erst im Mündungsgebiet nimmt dieser Chitinbelag schnell ab und geht mit seinen Kernen in die äussere Körperbedeckung über.

Die Musculatur der Bursa copulatrix findet sich an gewissen Stellen stark entwickelt, und zwar sowohl in der Gegend, wo Sack und Hals in einander übergehen, als auch da, wo innen die Zahnplatte liegt. Auf der Ventralseite ist sie eigenartig strahlenförmig angeordnet (Taf. 23, Fig. 132). Sie setzt sich aber nicht auf den Bursahals fort, so dass also bei *Tortrix* ein entgegengesetztes Verhalten wie bei den andern Formen stattfindet.

Eine Spermatophore fand sich bei befruchteten Weibchen, und in diesem Fall waren die oben erwähnten Buchten und Falten der Bursa mehr oder weniger ausgeglichen.

Als eigenthümlich für die Tortriciden wird bereits von LEUCKART (8) hervorgehoben, dass der Ductus seminalis in seinem Verlauf eine bedeutende Erweiterung zeigt. Auch PETERSEN (48) bestätigt dies für eine Anzahl von Arten. Ich konnte dieselben bei *Tortrix viridana* an keinem Exemplar finden, fand vielmehr, dass jener Verbindungsgang zwischen Bursa und Vestibulum, welcher ungefähr am Grunde des Halses der erstern entspringt, sich durch eine bedeutende Enge auszeichnet (Querschnitt Taf. 23, Fig. 111).

### 6. *Tinea granella* L.

Von den 10 Abdominalsegmenten ist auch bei dieser Art der Sternit des 1. zurückgebildet; die beiden letzten Körperabschnitte sind verschmolzen. Segment 8 zeigt wieder eine dorsale Verstärkung der Chitindecke in Gestalt eines Halbrings (Taf. 21, Fig. 24 *y*), der den mittlern Theil des Segments einnimmt und nach hinten zungenförmig verlängert ist. Der proximale Rand dieser Verstärkung dient den beiden Chitinstäben *A* als Ausgang, deren Spur in ersterer noch zu erkennen ist. Das letzte Segment (9 + 10) besitzt am Ende die beiden, mit dicht stehenden Borsten besetzten Endplatten, welche sich ganz hinten vereinigen und an ihrem Innenrand Leisten (*C*) zeigen, die ventralwärts umbiegen. An letzterer Stelle entspringen die Chitinstäbe dieses Segments, welche ebenso wie die des 8. Segments in der Mitte etwas verbreitert sind. Der sich an das 8. Segment schliessende Theil des 9. + 10. Segments ist weichhäutig, einfaltbar und aussen mit zahlreichen feinen, kurzen Stacheln besetzt.

Die Ventralseite des Abdominalendes ist in 4 Längsfalten gelegt, welche im Querschnitt fast ebenso aussehen, wie sie auf Taf. 24 von *Aglossa* abgebildet sind. Die ganze Ventralseite von der Mündung der Bursa copulatrix ab zeigt überhaupt eine starke Entwicklung von kleinen, secundären Falten und Lappen, deren Chitinbekleidung kurze Zähnen trägt. Besonders mächtig entwickelt ist die Chitindecke in der Gegend, in welcher die gemeinsame Mündung des Genitalgangs und des Enddarms liegt. Taf. 21, Fig. 25 zeigt diese Verhältnisse an einem Medianschnitt durch das Abdominalende.

Die 8 Ovarialröhren beginnen nicht unter dem Rücken, sondern mehr an den Seiten des Körpers, ohne dass der Fettkörper hier besondere Eigenthümlichkeiten seines Baues zeigt. Erst die Fortsetzung der dann nach der Dorsalseite sich wendenden Eiröhren steht zu dem Bindegewebe des Rückengefässes in Beziehung. Das Epithel ist im Anfangstheil der Eiröhren (Taf. 21, Fig. 43) cylindrisch mit prismatischen Kernen von drei- oder viereckigem Querschnitt, nach dem Ausgang zu immer flacher werdend (Taf. 21, Fig. 44). Die Anordnung der Kerne ist eine charakteristische und zeigt sich am deutlichsten auf einem Flächenschnitt (Taf. 21, Fig. 40). Dieselben treten zu polygonalen Gruppen zusammen, ein mosaikartiges Bild darbietend. Die Ovarialröhren zeigen vor ihrer Vereinigung eine Verdickung des Epithels, die im Verhältniss zu der Grösse des Thiers ebenso bedeutend ist wie bei *Aglossa*. Auch die bei letzterer erwähnten Binde-

gewebsfasern mit kleinen Kernen treten darin auf. Die folgenden Theile des Ovarialapparats bieten nichts Abweichendes. Da, wo sich Genitalgang und Anlröhre vereinigen, beginnt im Innern des gemeinsamen Mündungsrohrs ein dünner Chitinbelag, der nach aussen zu stärker wird und in der engen Mündung (Taf. 21, Fig. 25 bei *x*) eine Fortsetzung des Stachelbelags trägt, welcher bereits vorher für die Ventralseite der letzten Segmente erwähnt wurde.

Die Drüsenschläuche des nicht sehr stark entwickelten Kittapparats stellt Taf. 22, Fig. 54 im Querschnitt dar. Die wandständigen Kerne sind halbmondförmig; das Plasma ist nach dem Lumen des Ganges zu bauchig vorgetrieben. Es enthält meist einen hellbraunen, stark lichtbrechenden Secrettropfen von kommaförmiger Gestalt. Im Gang selbst liegen zarte Körnchen derselben Substanz. Die sehr engen Drüsenschläuche münden in je einen Sack, dessen Querschnitt Taf. 22, Fig. 70 zeigt. Die Zellen seiner dünnen Wand ragen wie Zotten in das Innere vor. Diese Gestalt ändert sich jedoch im Zustand der Secretionsthätigkeit. Die Zellen erscheinen dann birnförmig (Taf. 22, Fig. 71 zeigt zwei derselben bei starker Vergrösserung) und verdicken sich bedeutend; ihr Kern hat eine körnige Structur, und im Plasma liegt nahe dem Zellrand ein Secrettropfen der vorhin erwähnten Art. Aus derselben Substanz besteht auch der stellenweise auftretende Belag an der innern Peripherie der Zellen (Taf. 22, Fig. 71), sowie grössere Körner im Innern des Sackes. Im Uebrigen ist das Secret in letzterm sehr feinkörnig. In denjenigen Zellen, in welchen die Secretionsthätigkeit ihr Ende erreicht hat, liegen die Wände schlaff und gefaltet neben einander und bieten das Bild, wie es Taf. 22, Fig. 72 von *Tortrix viridana* dargestellt ist. Nach dem gemeinsamen Ausführungsgang beider Säcke hin werden die prominirenden Drüsenzellen niedriger; das Secret erscheint grobkörniger, und das unpaare Mündungsrohr (Querschnitt Taf. 22, Fig. 81) endet kurz vor dem Ausgang der Vagina aus dem Vestibulum. Ein Ringmuskelbelag tritt bereits auf den Säcken kurz vor deren Vereinigung auf und setzt sich, stärker werdend, auf den unpaaren Gang fort, vor dessen Ende noch Längsfasern hinzutreten.

Das Receptaculum seminis (Schema Taf. 20, Fig. 16 *Grs* und anschliessende Theile) lässt wieder die schon bekannte Gliederung erkennen: eine Anhangsdrüse, einen dünnwandigen Sack, der mittels einer engen Röhre in den Spiralgang führt, und einen aus diesem in das Vestibulum führenden Gang. Die Anhangsdrüse mit ihren cylindrischen Zellen und deren länglichen, granulirten Kernen stellt Taf. 23,

Fig. 21 im Querschnitt dar. Der folgende Theil des Receptaculum ist dünnwandig, mit platten Kernen, und zeigt keinerlei Muskelbelag (Querschnitt Taf. 23, Fig. 99). Das mit der Drüse in Verbindung stehende Ende zeigt nach innen vorspringende, schmale und kurze Septen, die indessen bald verstreichen, so dass die Wandung des Sackes nun vollkommen glatt ist. Er verengt sich dann und führt mittels eines engen Ganges, der innen in Längsfalten gelegt ist und aussen eine sich schnell verdickende Ringmusculatur besitzt, in den Spiralgang, dessen Kerne hier aber nicht cylindrisch sind (Querschnitt Taf. 23, Fig. 90). Der Canal, welcher aus dem Spiralgang hervorgeht, ist ausserordentlich dünn, besitzt aber eine im Verhältniss hierzu sehr starke Musculatur. Seine Innenwand bildet Längsfalten.

Die Bursa copulatrix, welche sehr gross ist und bis in das 4. Segment reicht (Schema Taf. 20, Fig. 16 *Bc*), ist in der Gegend, in welcher der Hals von ihr ausgeht, in viele Falten gelegt, die aber dorsal geringer entwickelt sind und nach dem Grunde des Organs hin gänzlich verstreichen, so dass die Wandung der Bursa in dieser Gegend glatt ist (vgl. Querschnitt Taf. 24, Fig. 133). Die hypodermalen Zellen zeigen dieselben Eigenthümlichkeiten, wie sie Taf. 23, Fig. 131 für *Tortrix* abgebildet sind. Die innere Chitinlage des Bursasackes ist in der Gegend der Einmündung des Halses, und zwar besonders auf der Ventralseite daselbst, mit Stacheln versehen, und in dem erwähnten Gebiet findet sich wieder eine stärkere, braune Chitinplatte, welche auffallend starke Zähne trägt (Querschnitt Taf. 24, Fig. 133a). Die Aussenmusculatur des Bursasackes ist nur da entwickelt, wo innen die Bezahlung liegt, am stärksten unter der Zahnplatte, und setzt sich als Quermusculatur auf den sich mit weiter Mündung anschliessenden Hals der Bursa fort. Dieser ist in seinem ganzen Anfangstheil weit und trägt auf der Ventralseite seiner Wand die Fortsetzung jener starken, braunen Chitinstacheln des Bursasackes (Taf. 24, Fig. 134a). Unter einem jeden Zahn liegt hier, wie auch in dem sackförmigen Theil, ein dicker Hypodermiskern. Dorsal ist die Wand des Halses dagegen nur in Längsfalten gelegt, die sich, oft noch secundäre Falten bildend, auch nur noch da finden, wo nach der Mündung des Halses zu letzterer enger wird und die Stachelbekleidung gänzlich verschwunden ist (Querschnitt Taf. 24, Fig. 135). Wo die Mündung der Bursa in den Intersegmentalraum des 7. zum 8. Segment übergeht, findet sich auf der sonst glatten Wandung im Innern die Fortsetzung der feinen Stacheln des erstern, wie der Querschnitt Taf. 24, Fig. 136 zeigt.

Eigenartig ist die Spermatophore (?), welche sich im Bursasack von *Tinea granella* findet und Taf. 23, Fig. 102 dargestellt ist. Wenn man die Bursa öffnet, so gewinnt man den Eindruck, als wirke dieselbe wie eine Feder, den Bursasack gleichsam spannend. Merkwürdig ist, dass derselbe mitunter zwei solcher Gebilde enthält, welche darin so liegen, wie es Taf. 23, Fig. 107 von einem derselben zeigt; ihre Lage ist also keine symmetrische, sondern sie correspondiren mit ihren einzelnen Theilen. Die ganze Spermatophore ist hohl.

Der Ductus seminalis zeigt keinen abweichenden Bau, zeichnet sich aber durch seine ausserordentliche Feinheit aus, so dass er mit blossem Auge kaum zu erkennen ist. Er entspringt am Uebergang des Sackes der Bursa in deren Hals, verläuft ventral vom Enddarm und mündet unter Wulstbildung in das Vestibulum.

### 7. *Tineola biseliella* ZLL.

Die letzten Abdominalsegmente sind bei *Tineola* sehr schmal und lang, dabei weit in das Abdomen zurückgezogen, wie auch der Längsschnitt Taf. 21, Fig. 27 erkennen lässt. Die beiden abdominalen Endplatten (Taf. 20, Fig. 12 *V*) sind nicht durch Leisten abgegrenzt, wohl aber mit Borsten versehen, wie sie auf erstem auch bei den andern Arten stets angetroffen wurden. Die Chitinstäbe (*A*) gehen aus jenen Platten allmählich hervor, sind in bekannter Weise gebaut und sehr lang. Bewegt werden sie durch längs verlaufende Muskelfasern. Der proximale Theil des 9. + 10. Segments ist weichhäutig, einfaltbar und mit dicht stehenden, feinen Stacheln bedeckt. Das vorhergehende 8. Segment zeigt da, wo die Stäbe (*A*) desselben beginnen, eine Verdickung seiner Chitindecke in Gestalt zweier Ecken (*x*), die mit Borsten besetzt sind. Die Ventralseite des 8. Segments besitzt 2 coulissenartige Falten, welche an ihrer Spitze ebenfalls Borsten tragen und in der Medianlinie zusammenstossen. Zwischen ihnen liegt die Mündung der Bursa copulatrix (*O*, vgl. auch den Querschnitt Taf. 23, Fig. 117). Genitalweg und Enddarm münden in einen gemeinsamen Canal, welcher bei *Tineola* sehr lang ist (Taf. 21, Fig. 27).

Von den Eigenthümlichkeiten des Ovariums ist hervorzuheben, dass die Epithelzellen desselben überall eine für *Tineola* charakteristische Structur ihrer Kerne zeigen, wie Taf. 21, Fig. 35 *EO* darstellt. Auch die Kerne der das Ei begleitenden Nährzellen (*V*) zeigen ein dieser Art eigenthümliches Gerüst.

Ein Kittapparat ist bei *Tineola biseliella* nicht vorhanden.

Das Receptaculum seminis ist in bekannter Weise gegliedert, und auch in dem histologischen Bau seiner Theile finden sich keine bedeutenden Abweichungen. Nur die Anhangsdrüse ist verhältnissmässig sehr gross (Querschnitt Taf. 23, Fig. 100). Sie zeigt runde, granulirte Kerne und ein an grossen Vacuolen reiches Plasma. Der Spiralgang des Receptaculums (Querschnitt Taf. 23, Fig. 92) hat eine dicke Wand mit kurzen, cylindrischen Kernen. Seine Verbindung mit dem Vestibulum zeichnet sich durch eine starke Muskellage aus (Querschnitt Taf. 23, Fig. 89) und mündet in letzteres so, wie der Längsschnitt auf Taf. 23, Fig. 85 zeigt.

Eigenartig ist die Bursa copulatrix. Ihrer Mündung zwischen den beiden Chitinfalten des 8. Segments wurde bereits gedacht. Verfolgt man ihren Verlauf von hier aus, so bemerkt man, dass der über der farblosen Chitinschicht (Taf. 23, Fig. 117 bei *x*) liegende gelbe Chitinbelag sich noch eine Strecke weit auf die Innenwand des nunmehr geschlossenen Canals fortsetzt, welcher, wie an einem Querschnitt (Taf. 23, Fig. 117 *a*) zu sehen ist, eine grosse Längsfalte besitzt. Diese Schicht verschwindet aber dann, so dass nun die Bursa nur von jener farblosen Chitinlage ausgekleidet wird. Dieselbe ist sehr stark und erinnert darin sowie in der Gestalt und der kettengliedartigen Anordnung ihrer hypodermalen Zellen an die gleichen Verhältnisse bei *Tortrix*. Die Bursa erweitert sich, wie das Schema Taf. 20, Fig. 17 bei *e* und der Längsschnitt Taf. 23, Fig. 122 zeigt, und zwar innerhalb des 7. und 8. Segments, wird dann aber enger und ist innen in Falten gelegt, welche nur dann mehr verstreichen, wenn eine Spermatophore in der Bursa liegt. Die ganze Innenwand bildet zahlreiche, kleine Stacheln, besitzt aber keine grössern dieser Art. Eine Aussenmusculation ist nur um den mittlern Theil der Bursa herum entwickelt.

Die Spermatophore stellt Taf. 23, Fig. 110 in der Bursa liegend dar. Sie endigt mit einer Spitze und besitzt an der Basis eine umgebogene Fortsetzung, deren Hohlraum mit demjenigen des Haupttheils in Verbindung steht. Zur Veranschaulichung dient der Querschnitt durch den untern Theil der Spermatophore (Taf. 23, Fig. 112 *b*) und ein etwas darüber liegender Schnitt (Fig. 112 *a*).

Der Ductus seminalis entspringt aus der vorhin erwähnten Erweiterung der Bursa copulatrix, ist ziemlich lang (Taf. 20, Fig. 17 *Ds*) und mündet unter Lappenbildung in das Vestibulum, wie Taf. 23, Fig. 114 in einem Längsschnitt zeigt.

### 8. *Butalis fallacella* SCHLÄG.

Bereits bei der Darstellung des männlichen Genitalapparats von *Butalis cuspidella* und *fallacella* wurde der Thatsache gedacht, dass diese Gattung statt der gewöhnlichen Zahl von 10 Segmenten deren nur 9 besitzt. Dasselbe Verhalten ist am Abdomen des Weibchens zu erkennen. Man findet an demselben also ein 1. Segment, von welchem nur der Tergit entwickelt ist, 6 in normaler Weise entwickelte Abschnitte und ein letztes Segment, welches aus der Verschmelzung des 8. + 9. hervorgegangen ist. Dass nun eine Vereinigung von 2 mittlern Segmenten (5 und 6) angenommen werden muss, zeigte sich darin, dass im 5. Segment das sonst im 6. liegende, grosse Genitalganglion angetroffen wird und dicht vor ihm in demselben Segment das 3. Abdominalganglion (vgl. Schema Taf. 20, Fig. 15 *Gg*).

Die Gestalt der letzten Abdominalsegmente zeigt Taf. 20, Fig. 7 von der Ventralseite und Fig. 8 von der Dorsalseite. Die beiden letzten, verschmolzenen Segmente, hier das 8. und 9., tragen die bekannten Chitinstäbe (*A*). Die beiden Platten am Körperende, welche ihnen als Ausgang dienen, sind mit Borsten besetzt, aber nicht durch besondere Grenzen bezeichnet. Das letzte Segment ist am Grunde mit feinen Stacheln bedeckt und in der Ruhe stark eingezogen, wie auf Taf. 21, Fig. 26 zu erkennen ist. Das vorhergehende (7.) Segment, an dessen Grund die sehr kleine Mündung der Bursa copulatrix liegt (Taf. 20, Fig. 7 vor *O*), zeigt nichts Besonderes. Dagegen bildet das nächste (6.) Segment dorsalwärts eine zungenförmige Verbreiterung (Taf. 20, Fig. 8 *g*), ventralwärts eine stark entwickelte Klappe (Taf. 20, Fig. 7 *Vv*), welche die Bursamündung bedeckt. Sie steht durch ein ziemlich entwickeltes Leistengerüst mit dem 7. Sternit in Verbindung, während ihr zungenförmiger, distaler Theil durch Schuppen ausgezeichnet ist, auf welche hier nicht näher eingegangen werden soll. Taf. 20, Fig. 7 deutet dieselben bei schwacher Vergrösserung an; Taf. 21, Fig. 26 zeigt bei *Vv* einen Theil davon im Längsschnitt.

Während der männliche Genitalapparat dieses Butaliden von den als normal erkannten Verhältnissen nicht unbedeutend abweicht, ist dieses Organsystem, wie das Schema Taf. 20, Fig. 15 zeigt, bei dem weiblichen Thier ebenso gebaut wie bei den bisher beschriebenen Formen. An dem dicker gewordenen Theil jeder Eiröhre treten wellenartige Längsfalten auf. Das Ovarialepithel zeigt Taf. 21, Fig. 42 im Flächenschnitt. An demselben fällt der helle Hof im Zellplasma auf, welcher den Kern umgiebt. Letzterer selbst zeigt ein feines Maschen-

werk mit kleinem, deutlichem Nucleolus. Im Anfangstheil der Röhren ist dieser Charakter des Epithels nicht ganz so scharf zu erkennen. Jede der 8 Ovarialröhren besitzt vor der Vereinigung zu den paarigen Oviducten eine Epithelverdickung. Eine Musculatur beginnt bereits kurz hinter der letztern. Das Vestibulum ist mit nach innen vorspringenden Fortsätzen versehen, wie Taf. 21, Fig. 26 *Vst* zeigt. Da, wo die verhältnissmässig lange Vagina beginnt, tritt unter der Quermusculatur eine ziemlich starke Lage von Längsfasern auf (Taf. 21, Fig. 26 *Vg*). Das Epithel der Vagina zeigt kleine, runde Kerne und eine im Verhältniss zu dem engen Lumen starke Lage von farblosem Chitin, welche in zahlreiche Falten gelegt ist, die beim Ausstülpen des Körperendes mehr oder weniger verstreichen.

Eigenartig ist der Epithelwulst des Vestibulums an der Einmündung des Oviductus communis. Er liegt zwischen letzterer und der Mündung des Ductus seminalis und bildet einige starke, abgerundete Lappen. Taf. 22, Fig. 66 zeigt zwei derselben bei stärkerer Vergrösserung, wobei zu sehen ist, dass sie aus cylindrischen Zellen bestehen, die scharf von einander abgegrenzt sind und schlanke, granulirte Kerne besitzen. Wo sich diese Epithelschicht in das Vestibulum hineinwölbt, dringen Muskelfasern (*m*) in den aussen entstehenden Hohlraum.

Der Kittapparat zeigt zunächst wieder 2 Drüsenschläuche, deren Bau der Querschnitt Taf. 22, Fig. 55 darstellt. Das Plasma der ihre Wandung bildenden Zellen ist ziemlich hell; die Kerne sind granulirt. Jede Drüse mündet in einen Behälter, der bei den bisher beschriebenen Formen meist durch seine Dicke ausgezeichnet war. Bei *Butalis fallacella* ist er jedoch nicht stärker als der ihm anhängende Schlauch. Seinen Querschnitt zeigt Taf. 22, Fig. 65. Die Wandzellen ragen kegelförmig in den Gang vor und besitzen einen in der Mitte liegenden, länglichen Kern. Im Zustand der Secretionsthätigkeit schwellen diese Zellen bedeutend an, so dass sie sich dann Wand an Wand drängen. Dabei ist der nach aussen hin liegende Theil des Plasmas, in welchen nun auch der jetzt stark granulirt erscheinende Kern gerückt ist, heller geworden, während in dem nach dem Drüsen- gang zu liegenden Theil jeder Zelle ein braungelber, stark lichtbrechender Secrettropfen zu erkennen ist. Einen Querschnitt durch diesen Theil des Kittapparats im thätigen Zustand stellt Taf. 23, Fig. 106 dar. Nach beendeter Thätigkeit liegen die Wände der Drüsenzellen schlaff und gefaltet neben einander, so dass ein Längsschnitt durch den Gang den Anblick vieler labyrinthartiger, in einander liegender

Falten bietet. Die beiden engen Säcke vereinigen sich und zeigen in diesem ziemlich langen, gemeinsamen Stück (Schema Taf. 20, Fig. 15 S') den eben beschriebenen Bau. Der Gang setzt sich endlich in die dritte, unpaare Röhre fort (Querschnitt Taf. 22, Fig. 80), welche unter schwacher Wulstbildung in das Vestibulum mündet. Die Quermusculatur des Mündungsstückes beginnt bereits kurz hinter der Vereinigung der beiden Säcke. Das Secret ist in allen Theilen des Drüsenapparats ziemlich homogen und nimmt intensiv Farbstoffe an.

Die Anhangsdrüse, welche das Receptaculum seminis trägt, zeigt einen Bau, wie ihn Taf. 23, Fig. 101 für *Hydrocampa* darstellt. Der Sack des Receptaculums ist birnförmig, seine Wand dick, mit cubischen Kernen. Das eine Ende, welches mit dem Drüsen Schlauch zusammenhängt, sowie das andere, welches sich stark verengt, zeigt niedrige Längsfalten. Letztere besitzt auch der enge Verbindungscanal, der in den Spiralgang des Receptaculums führt. Der Spiralgang ist dickwandig, mit kurzen, cylindrischen Kernen. Eine dickere Chitinschicht, wie sie sich bei andern Formen durch ihre gelbe Farbe bemerkbar macht, ist hier nicht vorhanden. Auch ist die Windung des Ganges nicht so charakteristisch, immerhin aber deutlich wahrzunehmen. Seine abermalige Verengung führt in das Vestibulum, nachdem sie sich zuvor wieder etwas erweitert hat. Die Quermusculatur des Receptaculums beginnt hinter dessen Sack und wird im weitem Verlauf ziemlich dick.

Die Bursa copulatrix liegt mit ihrem ziemlich grossen, sackartigen Theil im 5. und 6. Abdominalsegment. Einen Theil ihrer Wandung stellt Taf. 24, Fig. 141 im Querschnitt dar. Dieselbe ist ziemlich dünn und sendet nach innen lappenartige Fortsätze, zu denen je ein Kern gehört. Die Epithelschicht wird von einer farblosen Chitinlage bedeckt. Der Uebergang des Bursasackes in den Hals und der sich zunächst anschliessende Theil des letztern ist zunächst weit, um aber bald sehr eng zu werden. Er erweitert sich im 7. Segment (Schema Taf. 20, Fig. 15 Bc'), und seine farblose Chitinauskleidung ist hier in grössere Lappen gelegt. Von hier an wird der Bursahals nach seiner Mündung zu so eng, dass er makroskopisch schwer zu erkennen ist. Sein Ausgang liegt ganz verborgen am Grunde des 7. (eigentlich 8.) Segments; davor befindet sich die am Eingang erwähnte bezahnte Chitinklappe. Die Musculatur der Bursa besteht aus Ringfasern und ist nur um den weitem Theil des Halses entwickelt. Sie setzt sich als dünne Schicht auf den Bursasack in der Umgegend des Ursprungs seines Halses fort.

Der Ductus seminalis ist bedeutend stärker als der Bursahals, besitzt innen ziemlich starke Längsfalten, auf denen eine farblose

Chitinausscheidung zu erkennen ist, und eine Ringmuskulatur. Er entspringt aus der Bursa dicht neben deren Hals (Schema Taf. 20, Fig. 15 *Ds*) und endet unter schwacher Epithelverstärkung in das Vestibulum.

### Zusammenfassung.

Die allgemeinen Resultate, welche sich aus der vorangehenden Untersuchung weiblicher Mikrolepidopteren ergeben, sind in Kurzem die folgenden.

Für die einzelnen Theile der letzten Segmente des Abdomens und dessen Gliederung ist die Beschaffenheit seines Chitinskelets und die demselben angehörenden Gebilde maassgebend. Das Chitin der Körperbedeckung und auch der innern Organe wurde im Verlauf der Beschreibungen als farbloses und als gelbes oder braunes unterschieden. Dieser Farbenunterschied ist nicht von der Dicke der betreffenden Lamelle abhängig; es finden sich vielmehr oft dünne Lagen von brauner Farbe und sehr starke aus farblosem Chitin. Ersteres ist, wie sich beim Schneiden bemerkbar macht, härter und spröde, letzteres weicher. Es färbt sich mit Hämatoxylin und Pikrofuchsin schwach und würde in diesem Falle im Sinne von DUBOSCQ (47) als acidophiles Chitin von dem braunen, achromatischen zu unterscheiden sein.

Die im Gebiete der Genitalmündungen auftretenden Bildungen der Chitindecke sind dreierlei Art. An den Segmentgrenzen (z. B. Taf. 20, Fig. 19) sind es weiche, spatelförmige Schuppen (*Squamae*), welche eine feine Sculptur von Längsriefen zeigen und mit den Flächen an einander liegen. An andern Stellen finden sich steife, spitze Borsten (*Setae*), die an der Basis von einem Ringwall umgeben werden, der in der Chitindecke selber liegt und nicht besonders über dieselbe hinausragt (z. B. Taf. 24, Fig. 137—140). Die dritte Art stellt sich in Form von theils winzigen, theils ziemlich grossen Stacheln (*Spinae*) dar, welche sich ohne Differenzirung mit meist breiter Basis auf dem Chitingrund erheben und spitz oder mehr oder weniger abgerundet sind (z. B. Taf. 24, Fig. 147).

Eine genauere Erörterung der Segmentverhältnisse des Abdomens weiblicher Lepidopteren sowie eine Darstellung der einzelnen Theile ihres Körperendes giebt, von ältern Autoren (RÉAUMUR, DEGEER, BURMEISTER) abgesehen, zuerst LACAZE-DUTHIERS (13). Das Abdomen besteht nach ihm aus 8 Segmenten, welchen ein 9. folgt, in dem Genital- und Analöffnung liegen. Der Eingang in die Bursa copulatrix befindet sich bald vor, bald hinter, bald auch in der Mitte des

7. Sternits. Am Abdominalende beschreibt er zwei „pièces cornées valvaires“ und die an ihnen liegenden sowie die beiden vorhergehenden Chitinstabpaare, Apophysen genannt. — JACKSON (31, 32) fand an Puppen und ausgebildeten Thieren, dass die Oeffnung der Bursa copulatrix im 8., die Oviductöffnung im 9. Segment liegt, dessen Trennung vom 10. Segment in der Imago undeutlich wird. — Auch nach PEYTOUREAU (37) besteht das weibliche Lepidopterenabdomen aus 8 Segmenten, deren erstes nur im Tergit entwickelt ist, und 2 folgenden, welche verschmolzen sind. Das letzte (10.) Tergit trägt die von ihm „valves“ genannten Endplatten. Die beiden Chitinstäbe nennt er „baguettes“. Ueber die Lage der Körperöffnungen stimmt er mit JACKSON überein.

Auch aus den vorangehenden Untersuchungen geht hervor, dass das Abdomen der weiblichen Mikrolepidopteren aus ursprünglich 10 Segmenten besteht, von denen das 1. eine ventrale Rückbildung erfahren hat, während die beiden letzten, das 9. und 10., verschmolzen sind. Dass durch Verschmelzen mittlerer Segmente eine Reduction der Zahl derselben eintreten kann, wurde bei *Butalis fallacella* (S. 409) besprochen. Das 8. Abdominalsegment ist dadurch ausgezeichnet, dass oft ein scharf begrenzter Abschnitt desselben aus einer stärkern Lage von braunem Chitin besteht, auf dessen glatter Oberfläche sich meist auf basalen Ringen Borsten der vorher erwähnten Art erheben. Der übrige Theil dieses Segments zeigt farbloses Chitin und bildet zahlreiche kleine Stacheln. Letztere Beschaffenheit zeigt auch der sich anschliessende Theil des verschmolzenen Endsegments. Das Ende desselben ist durch die beiden Endplatten (*Laminae abdominales*) begrenzt, welche mit umwallten Borsten besetzt sind. Die Endplatten sind bei manchen Formen nur wenig von ihrer Umgebung abgegrenzt (*Tineola*, *Butalis*), während sie bisweilen ziemlich selbständige Bildungen darstellen (*Asopia*, *Tortrix*). Sie berühren sich ganz hinten in der Mittellinie, weichen aber nach dem vorhergehenden Segment, also nach vorn hin, aus einander. Zwischen ihnen zeigt das letzte Segment auf der Ventralseite Sculpturen seiner Chitindecke in Form von Lappen und Stacheln. Deutlich treten hier 4 Längsleisten auf. Diese Verhältnisse zeigen z. B. die Querschnitte auf Taf. 24.

Zwischen den beiden *Laminae abdominales* liegen in einer von jenen Leisten gebildeten Furche Genital- und Analöffnung. Das nahe Zusammentreten beider veranlasste schon RÉAUMUR (3), von nur einer Oeffnung zu sprechen, durch welche die Eier austreten. Diese Ansicht ist vielfach bestritten worden und trifft auch nicht überall zu

Wie die Längsschnitte auf Taf. 21 zeigen, liegen bei den untersuchten Formen beide Mündungen dicht neben einander, und ihr gemeinsames Mündungsgebiet ist von der Fortsetzung der äussern, farblosen Chitinschicht ausgekleidet. Eine ausgesprochen gemeinsame Mündung findet sich bei *Tineola* (Taf. 21, Fig. 27), und zwischen diesem und dem entgegengesetzten Verhalten lassen sich Uebergänge beobachten.

Die letzten Segmente verengen sich nach hinten zu stark conisch und können zum Zweck der Eiablage weit hervorgestreckt werden. Das Abdominalende ist also zu einem Ovopositor (CHOLODKOVSKY, 45) eingerichtet. Dem Zweck der Aus- und Einstülpung dienen diesen letzten Segmenten je 2 Chitinstäbe, welche LACAZE-DUTHIERS (13) als Apophysen, andere Autoren (CHOLODKOVSKY, 45) als Borsten bezeichneten. Sie bestehen aus braunem Chitin, besitzen im Innern einen Canal und sind an ihrem distalen Ende mehr oder weniger verbreitert. Beide Enden sind häufig farblos. Das stärkere, distale Ende des hintern Apophysenpaares setzt sich an die Abdominalplatten an, manchmal in diese übergehend (Taf. 20, Fig. 18 *V*), bisweilen durch eine Leiste verbunden (Taf. 20, Fig. 11 *C*). Das entsprechende Ende des vordern Stabpaares geht an die oben erwähnte braune Chitinverstärkung des 8. Segments, in deren proximalen Rand übergehend. Taf. 24, Fig. 142—147 zeigen bei *A* die Ausgangsstellen der Apophysen aus der Chitinbedeckung des Körpers. Die vordern Stäbe sind bei manchen Arten zurückgebildet (*Crambus*, *Butalis*). Alle vier zeigen ungefähr in ihrer Mitte eine bald stärkere, bald geringere Verbreiterung und erfahren an dieser Stelle eine Torsion (Taf. 20, Fig. 14 *A*). In ihrem ganzen Verlauf sind sie von einer Schicht hypodermaler Zellen und einer Musculatur aus Längsfasern umgeben.

Wie bei den Männchen, so findet sich auch im weiblichen Abdomen in den ersten Segmenten ein Hohlraum, der indessen durch die gefüllten Eiröhren oft bis zum Verschwinden reducirt wird. Das Genitalganglion liegt im 6. Segment (scheinbar ausgenommen *Butalis*) und ist durch seine Grösse ausgezeichnet.

An der Wandung, welche die Organe des Genitalapparats bildet, kann man zwei Theile unterscheiden: ein Epithel und eine demselben anliegende, äussere Hülle<sup>1)</sup>. Das Epithel zeigt innerhalb der einzelnen

1) In den Beschreibungen des männlichen Genitalapparats ist letztere unter der Bezeichnung Peritonealhülle erwähnt worden. Zur Berichtigung sei deswegen hier erwähnt, dass auch der männliche Genitalapparat in allen seinen Theilen die oben genannten beiden Schichten, Epithel und Tunica propria, unterscheiden lässt.

Organe ein sehr verschiedenartiges Aussehen. Die äussere Hülle, die Tunica propria, ist eine structurlose Haut mit ovalen, platten Kernen und steht mit den Bindegewebssepten des Fettkörpers in Verbindung. Eine durch letztere gebildete Haut, wie sie oft als selbständige Hülle beschrieben wird, ist als solche nicht aufzufassen. Da, wo an den einzelnen Theilen der Genitalwege äussere Musculatur auftritt, wird die Tunica propria sehr dünn, so dass ich sie mit Sicherheit nicht zu verfolgen vermochte.

Die Ovarien der untersuchten Arten bestehen, wie bei fast allen Lepidopteren, aus jederseits 4 Eiröhren. Nur bei sehr wenigen Formen, welche PETERSEN (48) aufzählt und zum Theil selbst untersucht hat, kommen Abweichungen von dieser Zahl vor. Die Eiröhren vereinigen sich gleichzeitig zu jederseits einem Oviduct, und beide Oviducte treten nach mehr oder weniger kurzem Verlauf zu einem gemeinsamen Ausführungsgang, dem Oviductus communis, zusammen.

Ueber die Gliederung der Ovarialröhren von Insecten sprechen LEYDIG (18), BRANDT (22), KORSCHULT (29), HEYMONS (46) u. A. Nach ihnen zeigt jede Eiröhre zunächst einen Endfaden, an den sich die eigentliche Röhre anschliesst, welche mit der Endkammer beginnt. Auf das häufige Fehlen des Endfadens machte schon LÖW (42) aufmerksam, und, wie BRANDT hervorhebt und KORSCHULT bestätigt, ist der Endfaden kein wesentlicher Theil des Ovariums. Er ist nach letzterm Autor oft nur ein rudimentäres Anhängsel der Eiröhre, ein Aufhängeband, und auch nach HEYMONS kommt ihm im entwickelten Thier keinerlei Bedeutung mehr zu. Ein Endfaden fehlt auch den Eiröhren der beschriebenen Mikrolepidopteren, wie auch WALDEYER (43) an *Vanessa urticae* fand, wo die Röhren an der betreffenden Stelle abgerundet endigen. Letzteres wurde an den untersuchten Formen ebenfalls festgestellt. Wie sonst die Endfäden, so liegen diese abgerundeten Enden in jeder Seite des Abdomens dicht bei einander. Meist findet man sie in gewöhnlicher Weise unter dem Rücken, und sie stehen dann, wie vielfach bekannt, mit dem Bindegewebe des Rückengefässes in Verbindung. Bei *Aglossa* (Taf. 21, Fig. 30 C) und *Hydrocampa* finden sich hier besondere Bindegewebszellen. Doch liegen die Enden der Ovarialröhren auch oft frei im Fettkörper, und erst ihre Fortsetzung ist, wie z. B. bei *Tortrix viridana*, in der erwähnten Weise befestigt. Letzteres zeigt sich auch an *Tinea granella*, wo die Enden bis an die Seiten des Abdomens gerückt sind und nicht unter dem Rücken liegen.

Nach BRANDT (12) ist STEIN der Erste gewesen, welcher die End-

kammer des Insectenovariums als einen besondern Theil unterschieden und Keimfach genannt hat, eine Bezeichnung, die von vielen Autoren auch für gewisse Theile der Eiröhre angewendet wurde, weshalb der Name Endkammer vorzuziehen ist. Der Inhalt der Endkammern besteht bei den hier untersuchten Formen aus Elementen, wie sie Taf. 21, Fig. 31—33 von *Butalis fallacella*, Fig. 38 und 39 von *Tortrix viridana* darstellt. Im Anfangstheil der Endkammern zeigen sie keinen Unterschied in ihrer Form, und erst wenn man dieselben weiter verfolgt, tritt eine Differenzirung jener Elemente auf, wie es Taf. 21, Fig. 32 und 33 von *Butalis* erkennen lässt. Der weitere Verlauf zeigt dann, dass nun unter der Tunica propria die Bildung des Wandepithels der Eiröhre beginnt (Längsschnitt Taf. 21, Fig. 39 von *Tortrix*). Das successive Auftreten dieser Zellformen würde mit der von KORSCHOLT (29) allerdings für alle Insecten ausgesprochenen Meinung übereinstimmen, nach welcher, im Gegensatz zu BRANDT (22), die verschiedenen Zellelemente des Ovariums ursprünglich gleichwerthig sind. Die in der Endkammer zuerst auftretenden Elemente sind nach KORSCHOLT als Abkömmlinge von Ueberresten derjenigen indifferenten Zellen zu betrachten, welche die Anlage der Genitaldrüse erfüllten. Es ist dabei allerdings nicht ausgeschlossen, dass eine Differenzirung von Zellen in der Endkammer des entwickelten Thiers vorhanden ist, nur dass sie sich bis jetzt noch nicht nachweisen lässt (HEYMONS), während dies bei andern Insecten der Fall ist.

Die Grenze zwischen Endkammer und Eiröhre ist natürlich keine scharfe, und das Epithel der Ovarialröhren, welches ebenfalls auf die ursprünglichen indifferenten Zellen zurückzuführen ist, beginnt allmählich da, wo sich bereits differenzirte Eizellen und Nährzellen zeigen (BRANDT, 22). Es ist aus cylindrischen Zellen zusammengesetzt, welche nach dem ausführenden Theil der Ovarialröhre hin zunächst noch höher werden. Die grossen Kerne entsprechen aber selten der Gestalt ihrer Zellen, sondern sind oft kuglig, eiförmig u. s. w. Sie zeigen sich stark granulirt und besitzen einen sehr kleinen, nach der Färbung aber intensiv hervortretenden Nucleolus. Das Ovarialepithel besitzt überhaupt in den mittlern Theilen der Eiröhren eine innerhalb der einzelnen Gattungen mehr oder weniger charakteristische Form und Anordnung seiner Kerne und Zellen. Besonders deutlich zeigen sich diese Eigenthümlichkeiten auf Flächenschnitten durch das Epithel, von denen einige auf Taf. 21 (Fig. 28, 40, 41, 42) dargestellt sind. KORSCHOLT (29) hebt hervor, dass sich bei der Differenzirung der Zellelemente in der Endkammer die Epithelzellen am wenigsten ver-

ändern, und das scheint auch bei den untersuchten Lepidopteren der Fall zu sein, wie z. B. ein Vergleich der Kerne des Epithels von *Tineola* (Taf. 21, Fig. 35 *EO*) mit den vorhin erwähnten Zellelementen auf Taf. 21 zeigt.

Im weitem Verlauf der Eiröhren wird deren Lumen weiter, das Wandepithel niedriger, und die Kerne werden flacher. Dabei bildet die Wand in den untern Theilen jeder Eiröhre häufig grössere oder kleinere, hervorragende Längsleisten, in welche die Kerne hineintreten. Diese Leisten treten bald auf der ganzen Innenwand auf, bald sind sie auf einen Theil derselben beschränkt. Sie geben dem Ei bei seinem Durchgang eine entsprechende Sculptur seiner Chitinschale, welche gleichfalls ein Product der Epithelzellen der Ovarialröhre ist.

Vor der Vereinigung der letztern zu den paarigen Oviducten findet eine auffallende Verdickung des Ovarialepithels statt. Die Kerne derselben, welche bis hierher ganz platt geworden waren, richten sich hier plötzlich auf und werden cylindrisch und dick. Bei *Asopia* und *Hydrocampa* ist die Verdickung nicht bedeutend, aber immerhin sehr deutlich (Taf. 22, Fig. 60). Einen hohen Grad erreicht sie bei *Aglossa*, bei welcher gleichzeitig, wie auch bei den andern Arten mit solcher Verstärkung, eine so bedeutende Faltung der Epithelwand auftritt — die Tunica propria nimmt daran nicht Theil —, dass das Lumen der Röhre auf enge Spalten beschränkt wird (Taf. 22, Fig. 46). Dabei sind die cylindrischen, keulenförmigen Kerne mit ihren Enden durch einander geworfen. Kann letztere Erscheinung vielleicht nur den Eindruck eines geschichteten Epithels machen, so ist dagegen an einem Querschnitt durch eine solche Wandverdickung der Eiröhren von *Crambus* das wirkliche Vorhandensein eines solchen nicht von der Hand zu weisen. Bei *Crambus* nimmt auch, wie die Figg. 47 und 48 auf Taf. 22 zeigen, die Tunica propria in bemerkenswerthem Grade an jener Verdickung Theil. Letztere wurde im Uebrigen auch bei den andern untersuchten Arten als stark entwickelt beobachtet. Bevor nun dieselbe ebenso plötzlich abnimmt, wie sie auftrat, machen sich unter den grossen, meist unregelmässigen Kernen des Epithels bedeutend kleinere bemerkbar. Bei der grossen *Aglossa* zeigen sich dieselben als zu Bindegewebsfasern gehörig, welche hier unter dem Epithel liegen (Taf. 22, Fig. 46 *B*).

Muskelfasern sind aussen an der Eiröhre bis zu ihrer Wandverdickung hin niemals wahrzunehmen. Sie treten stets erst mehr oder weniger weit hinter derselben auf.

Bevor wir den Verlauf des Ovariums weiter verfolgen, müssen

noch einige Eigenthümlichkeiten desselben erwähnt werden, welche mit dem Auftreten von Ei- und Nährzellen in ihnen zusammenhängen. Auf die Entstehung letzterer soll hier nicht eingegangen werden, sondern nur bemerkt sein, dass jedem Ei immer 5 Nährzellen folgen. Nur selten wird diese Zahl hier und da in einem Individuum überschritten (*Tinea, Butalis*). Wie bei Untersuchungen von Insectenovarien stets hervorgehoben worden ist, nimmt das Eiröhrenepithel auch in den vorliegenden Fällen da, wo es den Nährzellen anliegt, eine ganz abweichende Gestalt an, indem seine Zellen und Kerne ausserordentlich platt werden, so dass das Epithel nur die Stärke der darüber liegenden Tunica propria besitzt. Dabei dringt die Wand weit zwischen Eizelle und Nährzellen nach innen, so dass zwischen letztern nur eine enge Oeffnung der Eiröhre liegt. Dieses Verhalten der Wandung zeigen die Längsschnitte durch eine Ovarialröhre von *Tinea granella* (Taf. 21, Fig. 34, 43, 44) und *Tineola biseliella* (Fig. 35). Die durch jene Einschnürung entstandenen Räume sind als Dotterfach und Eifach bekannt. Jede Gruppe von 1 Eizelle und 5 Nährzellen ist ferner von aussen her von den benachbarten Gruppen abgegrenzt und die Ovarialröhre dadurch in sogenannte Follikel getheilt. An der Grenze derselben, also im Umkreis der Einschnürungen, ist die Wand der Eiröhre oft wenig verdickt, mit entsprechenden, etwas aufgerichteten Kernen. In bekannter Weise werden die Nährzellen in demselben Maasse kleiner, in welchem die Kerne des Ovarialepithels flacher werden, bis sie schliesslich gänzlich verschwinden.

Hinter den beschriebenen Epithelverdickungen der Eiröhrenwand wird letztere wieder ziemlich dünn und besitzt kleine runde, elliptische oder kommaförmige Kerne. Nach innen ist sie in Längsfalten gelegt, welche gewöhnlich nahe an einander liegen (Taf. 22, Fig. 59). Dieser Theil entspricht dem Stück, welches zuerst LEYDIG (18) als besondern Abschnitt unterschied und dem von HEYMONS (46) die Bezeichnung Eiröhrenstiel gegeben wurde. Die Eiröhrenstiele vereinigen sich, und zwar bei den untersuchten Formen die 4 jeder Seite an derselben Stelle, zu den paarigen Oviducten, welche denselben Bau zeigen. Letztere treten dann zu dem gemeinsamen Ausführungsgang, dem Oviductus communis (PETERSEN, 48) zusammen, dessen Ende mitunter erweitert ist und in das Vestibulum übergeht, seine Grenze aber durch Vergrösserung der Kerne erkennen lässt. Eiröhrenstiel, paarige Oviducte und Oviductus communis sind bei manchen Formen sehr kurz. Sie besitzen eine Quermusculatur, welche nach dem letzten

dieser Theile hin stärker wird, dem ersten dagegen gänzlich fehlen kann (*Hydrocampa*).

Der Oviductus communis mündet innerhalb einer Epithelverdickung in einen geräumigen Sack, der von ältern Autoren oft als Uterus, von PETERSEN (48) besser als Vestibulum bezeichnet wird. Diese Bezeichnung ist zweckmässiger, weil es den Vorhof darstellt, von welchem die einzelnen Theile des Genitalapparats ausgehen. Seine Wandung ist meist etwas stärker als die der bisher beschriebenen Gänge; deren Kerne sind dicht neben einander gerückt. Es wird aussen von der Fortsetzung der den Oviduct umgebenden Quermusculatur umkleidet. Eigenthümlich für diesen Theil der Genitalwege sind an der Innenwand hervortretende, ringförmige Wülste, welche sich überall da finden, wo die Gänge des Genitalapparats in denselben münden. Diese Wülste sind dadurch ausgezeichnet, dass die in ihnen gelegenen Zellkerne vergrössert, eiförmig oder cylindrisch geworden sind und in einem meist von Vacuolen durchsetzten Plasma liegen. Besonders deutlich zeigt ein solches Verhalten Taf. 22, Fig. 83, einen Querschnitt durch die vestibularen Mündungen von *Asopia* darstellend, der zum Theil solche Wülste getroffen hat, und man gewinnt hier und auch bei andern Formen den Eindruck, dass jene Zellen in starker Secretionsthätigkeit begriffen sind. Dabei ist zu bemerken, dass diese Epithelwülste an den erwähnten Mündungen innerhalb desselben Thiers fast immer den gleichen Bau zeigen, bei verschiedenen Gattungen aber eine andere Gestalt besitzen.

Das Vestibulum verengt sich nach hinten wieder, und zwar ist an der Verengungsstelle, wo sich meist eine Vergrösserung der Zellkerne beobachten lässt, eine meist ziemlich deutliche Abgrenzung vorhanden. Der nun folgende Gang ist als *Vagina* zu bezeichnen (Längsschnitte auf Taf. 21). Ihre ziemlich starke Wandung ist innen in wenige grosse Längsfalten gelegt, welche auf Querschnitten sternförmig nach dem Innern vorspringen und ein ziemlich enges Lumen begrenzen. Die Kerne sind hier mehr oder weniger cylindrisch. Nach aussen hin werden die Falten zahlreicher und kleiner, so dass sie auf Querschnitten in Gestalt unregelmässiger Lappen in den nun weiter werdenden Canal vorspringen. Bei *Tortrix viridana* werden dabei grosse Divertikel der Vagina gebildet (Taf. 21, Fig. 29 x). Oft aber beginnt die Bildung jener Lappen bereits hinter dem Vestibulum (*Tineola*, *Butalis*). Nach der Mündung hin wird das Lumen der Vagina gewöhnlich wieder enger.

Auf der Innenwand hat hinter dem Vestibulum allmählich die Ausscheidung einer Chitincuticula begonnen, deren Stärke aber verschieden ist. Bei *Tortrix* ist sie beispielsweise auffallend stark, bei *Tinea* kaum wahrzunehmen. Diese Chitinbekleidung geht nach aussen in die des Körpers über. Ihrer Sculptur an dieser Stelle sowie des Verhaltens von Genital- und Analmündung wurde bereits vorher gedacht.

Die Muscularis der Vagina ist die Fortsetzung der bereits erwähnten Schicht der Eiröhren und des Vestibulums und besteht also aus Ringfasern. Sie ist ziemlich dick und lässt eine unter ihr liegende schwächere Lage von Längsfasern erkennen. Im Mündungstheil der Vagina sind beide Arten nicht mehr scharf zu unterscheiden und vermischen sich unter einander, aber immer schwächer werdend.

Der Kittapparat, welcher mitunter fehlt (*Tineola*), besteht aus 3 auch histologisch sich unterscheidenden Theilen: einem paarigen Drüsenschlauch (*Glandula sebacea*), einem eben solchen, fast immer erweiterten Canal (*Saccus sebaceus*) und einem gemeinsamen Mündungsrohr (*Ductus sebaceus*). Die *Glandulae* liegen meist auf der Dorsalseite, gehen aber auch bis zur Ventralwand des Abdomens und sind vielfach gewunden. Ihre starke Wandung wird von cylindrischen Zellen mit grossen, granulirten Kernen gebildet. Ein übereinstimmender Charakter ist sonst nicht an ihnen festzustellen, da sie bei den untersuchten Arten bei genauerer Betrachtung ein sehr verschiedenes Aussehen zeigen und auch auf den verschiedensten Stadien der Secretionsthätigkeit angetroffen werden. Die Schläuche münden mittels einer Einschnürung in je einen Canal, den *Saccus sebaceus*, dessen Lumen bedeutend weiter ist und oft die Dicke der Eiröhren in ihren stärksten Theilen erreicht. Dabei ist die Wandung des Sackes meistens dünner als die der einmündenden Schläuche. Der *Saccus sebaceus* zeigt bei den einzelnen Arten ebenfalls ein verschiedenartiges Aussehen der Zellen seiner Wandung, so dass sich ein allgemeines Bild desselben nicht geben lässt. Die besondern Eigenthümlichkeiten dieser Theile wurden bei den einzelnen Beschreibungen erwähnt. Hervorzuheben ist aber, dass auch diese Zellen meist eine starke Secretionsthätigkeit erkennen lassen, die oft nur auf einen Theil des Ganges beschränkt ist. Bei den beiden angeführten Crambiden wurde eine Theilung jedes Sackes durch eine geringe Einschnürung beobachtet. Welches die Bedingungen sind, durch welche die Thätigkeit des ganzen Apparats veranlasst wird, lässt sich mit den histologischen Methoden natürlich nicht feststellen. Die Wandung eines jeden *Saccus sebaceus*

geht allmählich in diejenige des gemeinschaftlichen Mündungsrohrs über, gegen dessen Ende hin die Secretion nach und nach aufhört. Ueber den Epithelwulst an der dorsal im Vestibulum liegenden Mündung, welche meist weit nach dem Ausgang desselben hin gerichtet ist, wurde bereits besprochen.

Das unpaare Mündungsstück, der Ductus sebaceus, ist von einem Belag von Ringmuskeln umgeben, welcher oft schon auf den paarigen Säcken beginnt. Bei manchen Formen tritt darunter dicht vor der Mündung noch eine dünne Längsfaserschicht hinzu.

Das Receptaculum seminis beginnt mit einem Drüsenschlauch (Glandula receptaculi), dessen Bau dem der Anhangsdrüse des Kittapparats ähnlich ist, sich aber in den feinem Verhältnissen innerhalb desselben Thiers gut von dieser unterscheiden lässt. PETERSEN (48) erwähnt eine Anzahl niederer Lepidopteren, denen dieser Schlauch gänzlich fehlt. Auch die Glandula receptaculi verläuft sehr gewunden und setzt sich mittels einer Einschnürung an einen mehr oder weniger stark entwickelten Theil, das eigentliche Receptaculum (Lagena receptaculi). Die Wand des letztern ist mitunter dünn, mit feinen, platten Kernen (*Aglossa*, *Tinea*), bisweilen stärker mit entsprechend grössern Kernen (*Hydrocampa*). Letztere liegen oft in den Falten, welche in das Innere der Lagena vorspringen (*Crambus*, *Tortrix*), sich aber mitunter nur im Gebiet der Mündung der Anhangsdrüse finden (*Aglossa*). Sehr häufig ist die Lagena receptaculi zweitheilig, wie es z. B. Taf. 20, Fig. 3 von *Crambus* darstellt und auch bei andern Formen bekannt ist. In diesem Fall können beide Theile einen verschiedenen Bau zeigen und münden dann an der convexen Krümmung, mit welcher sie communiciren, in einen gemeinschaftlichen Canal. Diese Gabelung der Lagena ist wohl die Veranlassung dazu gewesen, dem Organ einen zweitheiligen Drüsenschlauch zuzuschreiben, wie zuerst von LEUCKART (8) erwähnt und von manchen Autoren auch heute noch angegeben wird. In der Vertheilung der Musculatur des betreffenden Theiles, welche eine ringförmige ist, lässt sich in Hinblick auf die wenigen untersuchten Arten nichts Gesetzmässiges erkennen. Bald fehlt dieselbe ganz, besonders bei dünner Wandung; bald ist sie auf beiden, bald nur auf einem der beiden Theile der Lagena vorhanden. An deren Grunde scheint sie immer zu fehlen.

Der unpaare Canal (Canalis receptaculi), welcher aus dem letzt genannten Theil des Receptaculums führt, verengt sich, oft sehr bedeutend, und ist innen in Längsfalten gelegt. Nach einiger Zeit erweitert er sich jedoch wieder und geht in den Theil des Apparats

über, welcher eines eigenthümlichen Baues wegen als Spiralgang (Canalis spiralis) bezeichnet wurde. Die Innenwand desselben ist in einer dieser Bezeichnung entsprechenden Weise gefurcht, ungefähr so, wie das Innere einer Schraubenmutter mit sehr hohen Gängen (vgl. Taf. 23, Fig. 86 u. 91), oder der ganze Canal ist korkziehartig gewunden. Seine Wand ist ziemlich dick, ein weites Lumen einschliessend; die Kerne derselben sind meist cylindrisch. Die innere Auskleidung bildet eine starke Lage von achromatischem Chitin, ist indessen bei manchen Formen dünn. Der Canalis spiralis verengt sich schliesslich wieder, und zwar oft bedeutend, zum Canalis vestibuli, dessen Innenwand Längsfaltung zeigt. Dieser Theil ist meist sehr gewunden und mündet unter Wulstbildung des Epithels in das Vestibulum, bisweilen dabei eine letzte Erweiterung bildend (*Aglossa*, Taf. 23, Fig. 84, *Tineola*, Fig. 85).

Die Musculatur des Receptaculum, zum Theil schon vorher erwähnt, ist am stärksten auf dem Spiralgang entwickelt, und zwar in Form von Querfasern, die dem Verlauf der Windungen etwas folgen. Sie setzen sich, im Allgemeinen etwas schwächer werdend, auf beide der anschliessenden Verbindungscanäle fort.

Die Bursa copulatrix lässt zwei in einander übergehende Theile unterscheiden: einen geräumigen Sack (Corpus) und einen allmählich enger werdenden Hals (Cervix). Der Sack der Bursa ist bei manchen Arten gross und liegt mehr unter dem Rücken. Seine Ausdehnung innerhalb der Segmente ist verschieden. Bei *Hydrocampa* und *Tineola* ragt er beispielsweise weit in die vordersten Segmente hinein. Die Wandung desselben ist bisweilen glatt, manchmal mehr oder weniger gefaltet und besitzt ziemlich grosse Kerne. Der Bursahals geht aus dem Sack allmählich etwa wie der Hals einer Flasche hervor, oder er ist deutlicher von demselben abgesetzt, ohne aber eine scharfe Grenze zu bilden. Die Wandung des Halses hat denselben Bau wie die des Sackes; innen ist sie in Falten gelegt. Doch sind die Zellkerne mitunter von denen des Bursasackes etwas verschieden.

Eine oft sehr starke Ringmusculatur hat in dem meisten Fällen nur der Halstheil aufzuweisen, während sie den Corpus fehlt. Die Muskelfasern setzen sich aber an der Uebergangsstelle beider Theile auf letztern eine kleine Strecke fort, meist nur schwach entwickelt (*Aglossa*), mitunter aber in ziemlich starker Schicht einen grösseren Theil der Aussenwand bekleidend (*Tortrix*). Bei *Tortrix viridana* ist in diesem Fall der Hals frei von Muskelbelag. Der Grund des Sackes besitzt selten einen solchen.

Ein sehr wichtiger Bestandtheil der Bursa copulatrix ist deren innere Chitinauskleidung, welche zuweilen eine bedeutende Stärke erreichen kann. Sie bildet an der innern Oberfläche dicht beisammen stehende Stacheln oder abgestumpfte Zähnnchen, unter denen je ein Zellkern zu finden ist, und diese Bildungen setzen sich auch oft in den Hals der Bursa hinein fort. Die Stacheln bestehen aus gelbem, achromatischem, die Zähnnchen aus farblosem Chitin. Mehr oder weniger am Fundus des Bursasackes ist die innere Chitinlamelle fast immer in Form einer oder zweier Platten aus achromatischem Chitin verdickt, welche schon dem blossen Auge auffallen und auf welchen sich eine Anzahl Stacheln erheben, die ziemlich gross und spitz sind (Zahnplatte, *Lamina dentata*). Diese Bildungen wurden zuerst von HAGEN (44) an zwei Tineinen erwähnt, und er schreibt ihnen eine weiter unten angegebene Bedeutung zu.

Wie bemerkt, mündet der Cervix der Bursa gewöhnlich auf der Ventralseite des 8. Segments, in allen untersuchten Fällen an dessen Basis, also dicht an der Grenze des 7. Segments. Von diesem Verhalten sind Abweichungen bekannt. CHOLODKOVSKY (45) beschreibt an *Nematois metallicus* POD. eine sehr schwach entwickelte Bursa, welche weder einen Ausführgang nach aussen noch eine Verbindung mit dem Vestibulum zeigte, also auf einem frühern Entwicklungsstadium stehen geblieben ist. Bei *Crambus pratellus* dagegen findet sich eine doppelte Oeffnung der Bursa, wie Taf. 23, Fig. 118 nach einem Macerationspräparat darstellt und S. 398 näher beschrieben ist. Auch die eigenartige Abzweigung vor der Mündung dieses Organs von *Aglossa* (vgl. S. 389 und Taf. 20, Fig. 1 vor O, Taf. 24) muss hierbei erwähnt werden. Jeden Falls würde eine genauere Untersuchung der Bursa copulatrix von möglichst vielen Arten zu interessanten Ergebnissen führen.

In den Beschreibungen wurde eines Gebildes gedacht, welches sich, jedoch nicht immer, in der Bursa copulatrix vorfindet und dessen Vorhandensein von HAGEN (44) festgestellt worden ist. Es hat meistens die Gestalt eines Sackes, der sich nach dem Ausgang der Bursa hin verengt und dann öffnet, zuweilen noch an der Basis im Fundus derselben einen umgebogenen Fortsatz bildet (*Tineola*, Taf. 23, Fig. 110). Am abweichendsten und eigenartigsten gestaltet sich dieses Gebilde bei *Tineola granella* (Taf. 23, Fig. 102 u. 107; S. 408). Es lässt sich bei den meisten Arten durch Maceration mit Kalilauge isoliren, zerfällt aber dabei bei manchen Formen in Brocken, so dass es nicht immer aus Chitin zu bestehen scheint. Da, wo ein solcher innerer Sack vor-

handen ist, finden sich Spermatozoen darin, und man kann ihn deswegen als Spermatoaphore bezeichnen.

Bemerkenswerth ist, dass sich diese Spermatoaphore nicht bei allen Individuen derselben Art findet, sondern nur bei solchen, deren Receptaculum bereits mit Spermatozoen gefüllt ist. Es kann also erst nach der Copulation entstanden sein und füllt dann die Bursa aus, während dieselbe vorher leer war und oft stark gefaltete Wände zeigt (*Tortrix*, Taf. 23, Fig. 132). Dass die Verhältnisse in diesem Zusammenhang auftreten, zeigt sich besonders an *Tineola*, wo die Bursa nach dem jeweiligen Inhalt einer Spermatoaphore verschiedene Formen zeigt. Die Abbildung auf Taf. 23, Fig. 122 stellt z. B. einen Längsschnitt durch die Bursa im leeren Zustand dar, Fig. 110 dagegen eine solche mit ihrer Spermatoaphore (nach einem Macerationspräparat). Dass die Zahnplatte am Bursagrund nach der Vermuthung HAGEN's den Zweck haben könnte, die Spermatoaphore aufzureissen, scheint nach einzelnen Präparaten der Fall zu sein, wo erstere an der betreffenden Stelle verletzt ist.

Die Mündung des Bursahalses nach aussen und deren Umgebung, also der Intersegmentalraum, sind meist durch Sculpturen ihres hier oft sehr dicken Chitinbelages ausgezeichnet. Man kann dieses Gebiet als Ostium der Bursa bezeichnen.

Die Verbindung zwischen Bursa copulatrix und Vestibulum wird durch einen Gang hergestellt, welcher von PETERSEN (48) Ductus seminalis genannt wird. Er mündet stets in der Ventralgegend des Vestibulums. Sein Ursprung an der Bursa copulatrix dagegen ist ein sehr verschiedener, wie bereits LEUCKART (8) hervorhebt. Bald zweigt sich der Canal dicht vor der Bursamündung ab (*Aglossa*), bald entspringt er an der Grenze von Bursasack und Hals oder zwischen jenen beiden Stellen. Immer ist er von Ringmuskeln umgeben, und seine von einer Chitinlamelle bekleidete Innenwand ist in abgerundete Falten gelegt. Sein Durchmesser ist ziemlich wechselnd. So ist der Ductus seminalis bei *Tinea granella* ausserordentlich eng, bei *Butalis* weiter als der Bursahals. Bei manchen Formen bildet er in der Mitte seines Verlaufs ventral unter dem Vestibulum eine oft ziemlich bedeutende Erweiterung, deren Wandung dünner ist als die des eigentlichen Ductus und in den vorliegenden Fällen keinen Chitinbelag erkennen liess. Ebenso fehlt der äussere Muskelbelag. Bei manchen Arten ist dieselbe sogar gestielt. Bei *Hydrocampa* war in dieser Erweiterung ein Ei zu sehen, welches von Spermatozoen umgeben war,

die sich von hier bis in das Receptaculum seminis verfolgen liessen, und dieselbe Erscheinung fand PETERSEN bei *Pempelia adornatella*<sup>1)</sup>.

Ueber die Herkunft der einzelnen Theile des weiblichen Genitalapparats lässt sich natürlich nur mit Hülfe der Entwicklungsgeschichte eine entscheidende Antwort geben [vgl. PETERSEN (48), wo die Resultate der JACKSON'schen Untersuchungen darüber zusammengefasst sind]. Zieht man einerseits in Betracht, dass die Enden einiger Organe mit Drüsenschläuchen versehen sind, und denkt man andererseits an die Production von Chitin seitens des Ovariums, der Bursa copulatrix (auch zum Theil des Receptaculums), so müssten alle Theile des weiblichen Genitalapparats mit Ausnahme der Enden der Eiröhren ectodermaler Herkunft sein, und diese Erscheinung wird dann mit dem übereinstimmen, was in dieser Beziehung über den männlichen Genitalapparat am Schluss des ersten Theils dieser Arbeit gesagt wurde.

Schliesslich geht wohl aus den morphologischen und histologischen Resultaten dieser sowie anderer entsprechender Untersuchungen hervor, dass den einzelnen Theilen des weiblichen Genitalapparats eine vielleicht nicht zu unterschätzende Bedeutung für die Systematik der Lepidopteren zukommt, und es möge gleichzeitig hier erwähnt sein, dass auch die übrigen Organe des Abdomens histologisch durchaus nicht so einförmige Verhältnisse zeigen, wie gewöhnlich angenommen wird. Vor allem müsste aber dazu ausser einer sehr grossen Zahl einheimischer Formen das noch grössere Heer der exotischen Lepidopteren in den Kreis der Betrachtung gezogen werden. Letztere wird, was die feinere mikroskopische Untersuchung anbetrifft, heute aber noch sehr vernachlässigt, da fast das ganze auf Reisen gesammelte Material nach der Bestimmung in den Museen vertrocknet.

---

Ueber die Untersuchungsmethoden, durch welche die Resultate über den Bau sowohl des männlichen wie des weiblichen Genitalapparats gewonnen wurden, sei Folgendes bemerkt.

Als Conservierungsmittel verwandte ich zuerst Sublimatalkohol (Sublimatlösung 1 Theil, Alkohol absol. 2 Theile), fand aber, dass reiner Alkohol in allmählicher Verstärkung dieselben Dienste that. Die sorgfältig in Paraffin eingebetteten Abdomina wurden nach dem Schneiden mit Hämatoxylin gefärbt, in einzelnen Fällen nach Ueber-

---

1) Nach einer Privatmittheilung.

färbung mit diesem Farbstoff in Pikrofuchsin (VAN GIESON), welches Musculatur und Chitin gut zur Anschauung bringt.

Untersucht wurden Serien von Längsschnitten durch das ganze Abdomen mit allen darin liegenden Theilen und mit ebensolchen Querschnitten verglichen.

Die Chitinbildungen des Abdominalendes sowie diejenigen der Bursa copulatrix wurden ausserdem an Macerationspräparaten mit Kalilauge theils unter dem Präparirmikroskop, theils bei stärkern Vergrösserungen untersucht. Makroskopische Präparation wurde nur in wenigen Fällen, besonders bei Betrachtung der Segmentverhältnisse und der Bursa, zur Controlle angewendet, da sie bei so kleinen Formen leicht zu unsichern Ergebnissen führt.

Berlin, im November 1900.

---

### Literaturverzeichnis.

(Fortsetzung.)

---

41. SÜCKOW, Untersuchungen der Insecten und Krustenthier, Heidelberg 1818.
  42. LÖW, Horae anatomicae. Abth. I. Entomotomien, Posen 1841.
  43. WALDEYER, Eierstock und Ei, Leipzig 1870.
  44. HAGEN, Ueber ein eigenthümliches Organ in der Begattungstasche zweier Tineiden, in: Zool. Anz., 1882.
  45. CHOLODKOVSKY, Ueber den Geschlechtsapparat von *Nematois metallicus* POD., in: Z. wiss. Zool., V. 42, Leipzig 1885.
  46. HEYMONS, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phylodromia germanica*, in: Z. wiss. Zool., V. 53, Leipzig 1891.
  47. DUBOSCQ, Recherches sur les Chilopodes, in: Arch. zool. exp. et gén., 3. Sér., T. VI, 1899. — Referat, in: Zool. Ctrbl., 1900.
  48. PETERSEN, Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren, in: Mém Acad. Sc. St. Pétersbourg, (ser. 7) V. 9, Petersburg 1900.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 20—24.

## Tafel 20.

Fig. 1—6 und Fig. 15—17. Schematische Darstellung des weiblichen Genitalapparats von

- |   |                                      |
|---|--------------------------------------|
| Fig. 1. <i>Aglossa pinguinialis</i> .   | Fig. 6. <i>Tortrix viridana</i> .    |
| Fig. 2. <i>Asopia farinalis</i> .       | Fig. 15. <i>Butalis fallacella</i> . |
| Fig. 3 u. 4. <i>Crambus pratellus</i> . | Fig. 16. <i>Tinea granella</i> .     |
| Fig. 5. <i>Hydrocampa nymphaeata</i> .  | Fig. 17. <i>Tineola biseliella</i> . |

## Allgemein gültige Bezeichnungen:

- |  |   |
|--|---|
| <i>Bc</i> Corpus der Bursa copulatrix    | <i>Gs</i> Glandula sebacea des Kittapparats |
| <i>Bc'</i> Cervix der Bursa copulatrix   | <i>O</i> Ostium der Bursa copulatrix        |
| <i>D</i> Enddarm                         | <i>Odc</i> Oviductus communis               |
| <i>Ds</i> Ductus seminalis               | <i>Rs, Rs'</i> Lagena receptaculi           |
| <i>G</i> Ductus sebaceus d. Kittapparats | <i>S</i> Saccus sebaceus d. Kittapparats    |
| <i>Gg</i> Genitalganglion                | <i>Vg</i> Vagina                            |
| <i>Grs</i> Glandula receptaculi          | <i>Vst</i> Vestibulum.                      |

Fig. 7—14 und Fig. 18—21. Abdominales weibliches Körperende (nach Macerationspräparaten mit Kalilauge) von

- |   |  |
|---|--|
| Fig. 7. <i>Butalis fallacella</i> (dorsal).   | Fig. 13. <i>Tortrix viridana</i> . Endplatten und deren Apophysen (ventral). |
| <i>Vv</i> Ventralklappen unter dem Bursaeingang.  | Fig. 14. <i>Hydrocampa nymphaeata</i> (dorsal).                              |
| Fig. 8. <i>Butalis fallacella</i> (ventral).  | Fig. 18. <i>Crambus pratellus</i> (ventral).                                 |
| Fig. 9 u. 10. <i>Asopia farinalis</i> (dorsal).   | Fig. 19. <i>Tortrix viridana</i> (dorsal).                                   |
| Fig. 11. <i>Aglossa pinguinialis</i> (dorsal).  | Fig. 20. <i>Tortrix viridana</i> (ventral).                                  |
| Fig. 12. <i>Tineola biseliella</i> (ventral).   | Fig. 21. <i>Tortrix viridana</i> . Chitinleiste des 8. Segments.             |
| <i>O</i> Eingang in die Bursa (vgl. die beiden Querschnitte Taf. 23, Fig. 117 u. 117a). |  |

## Allgemein gültige Bezeichnungen:

<i>A</i> Apophysen	<i>O</i> Ostium der Bursa copulatrix
<i>C</i> Leiste der Endplatten	<i>V</i> Endplatten des Abdomens.

## Tafel 21.

Fig. 1—2, 4—6. Längsschnitte in der Medianebene durch das Abdominalende von

Fig. 22. <i>Asopia farinalis</i> .	<i>Vv</i> Längsschnitt der auf Taf. 20,
Fig. 23. <i>Hydrocampa nymphaeata</i> .	Fig. 7 sichtbaren Ventralklappe.
Fig. 25. <i>Tinea granella</i> .	Fig. 27. <i>Tineola biseliella</i> .
Fig. 26. <i>Butalis fallacella</i> ;	Fig. 29. <i>Tortrix viridana</i> .

## Allgemein gültige Bezeichnungen:

<i>D</i> Enddarm	<i>Vg</i> Vagina
<i>O</i> Ostium der Bursa	<i>Vst</i> Vestibulum

Fig. 24. Abdominalende von *Tinea granella* (vergl. Taf. 20, Fig. 7—14).

Fig. 28. Flächenschnitt durch das Ovarialepithel von *Tortrix viridana*.

Fig. 30. Querschnitt durch einen Theil des Rückens vom Abdomen von *Aglossa pinguinialis*.

<i>A</i> Rückengefäß	<i>C</i> Bindegewebe
<i>B</i> Fettkörpergewebe	<i>D</i> Endkammer.

Fig. 31, 32, 33. Elemente aus der Endkammer einer Eiröhre von *Butalis fallacella* (in der Reihenfolge der Ziffern auftretend).

Fig. 34. Längsschnitt durch den oberen Theil einer Eiröhre von *Tinea granella*.

<i>Eo</i> Ovarialepithel des Eifaches	<i>T</i> Tunica propria
<i>Ev</i> Ovarialepithel des Dotterfaches	<i>V</i> Dotterzellen.
<i>O</i> Ei	

Diese Bezeichnungen gelten auch für Fig. 35—37, 43—44.

Fig. 35. Längsschnitt durch den mittlern Theil einer Eiröhre von *Tineola biseliella*.

Fig. 36. Querschnitt durch den untern Theil einer Eiröhre von *Aglossa pinguinialis*.

Fig. 37. Querschnitt durch den obern Theil einer Eiröhre von *Aglossa pinguinialis*.

Fig. 38. Längsschnitt durch eine Endkammer des Ovarium von *Tortrix viridana*.

Fig. 39. Längsschnitt durch den Uebergangstheil der Endkammer in die eigentliche Ovarialröhre von *Tortrix viridana*.

Fig. 40. Flächenschnitt durch das Ovarialepithel von *Tinea granella*.

Fig. 41. Flächenschnitt durch das Ovarialepithel von *Crambus pratellus*.

Fig. 42. Flächenschnitt durch das Ovarialepithel von *Butalis fallacella*.

Fig. 43. Längsschnitt durch den obern Theil einer Eiröhre von *Tinea granella*.

Fig. 44. Längsschnitt durch den mittlern Theil einer Eiröhre von *Tinea granella*.

Fig. 45. Schema der Endigung des Ovarialapparats von *Aglossa pinguinalis*.

A Eiröhre

B Wandverdickung derselben

C Ende derselben

D Paarige Oviducte

Odc Oviductus communis

Vst Vestibulum.

### Tafel 22.

Fig. 46. Längsschnitt durch die Wandverdickung einer Eiröhre von *Aglossa pinguinalis*.

B Bindegewebe mit Kernen

T Tunica propria

C Beginn der Quermusculatur.

Fig. 47. Querschnitt durch eine Ovarialröhre von *Crambus pratellus* im Beginn ihrer Wandverdickung. (Im Innern sind die Querschnitte der Längsleisten zu erkennen.)

Fig. 48. Querschnitt durch eine Ovarialröhre von *Crambus pratellus* durch die Mitte der Wandverdickung.

Fig. 49. Längsschnitt durch das Vestibulum von *Aglossa pinguinalis*.

A Einmündung des Receptaculum D Längsmuskelfasern

B Einmündung des Kittapparats E Epithelwülste

C Querschnitte von Ringmuskelfasern Vg Vagina.

Fig. 50—55. Querschnitte durch eine Glandula sebacea des Kittapparats von

Fig. 5. *Aglossa pinguinalis*.

Fig. 8. *Tortrix viridana*.

Fig. 6. *Hydrocampa nymphaeata*.

Fig. 9. *Tinea granella*.

Fig. 7. *Crambus pratellus*.

Fig. 10. *Butalis fallacella*.

Fig. 56. Querschnitt durch einen Saccus sebaceus des Kittapparats in der Nähe der Anhangsdrüse von *Hydrocampa nymphaeata*.

Fig. 57. Querschnitt durch einen Saccus sebaceus des Kittapparats von *Asopia farinalis*.

Fig. 58. Querschnitt durch einen Epithelwulst aus dem Vestibulum von *Tortrix viridana*. a Isolirte Zelle daraus.

Fig. 59. Querschnitt aus der Vereinigungsstelle der Oviducte von *Aglossa pinguinalis*.

Fig. 60. Längsschnitt durch die Wandverdickung einer Eiröhre von *Hydrocampa nymphaeata*.

Fig. 61. Längsschnitt durch die Mündung des Ductus seminalis in das Vestibulum von *Hydrocampa nymphaeata*. Ds Mündung des Ductus seminalis C Ringmusculatur.

Fig. 62. Schnitt durch die Mündung des Ductus seminalis in den Cervix der Bursa copulatrix von *Hydrocampa nymphaeata*. *Bc'* Cervix der Bursa, *Ds* Ductus seminalis.

Fig. 63. Querschnitt durch einen Saccus sebaceus des Kittapparats in der Nähe eines Ausgangs von *Hydrocampa nymphaeata*.

Fig. 64. Zellen aus einem Saccus sebaceus des Kittapparats in der Nähe der Anhangsdrüse von *Tortrix viridana*.

Fig. 65. Querschnitt durch einen Saccus sebaceus des Kittapparats von *Butalis fallacella*.

Fig. 66. Querschnitt durch einen Epithelwulst der Oviductmündung innerhalb des Vestibulums von *Butalis fallacella*.

Fig. 67. Querschnitt durch den untern Theil einer Ovarialröhre von *Hydrocampa nymphaeata*. Das Ei ist auf der linken Seite geschrumpft. Die Ovarialwand lässt die Querschnitte von Längsleisten erkennen.

Fig. 68. Querschnitt durch den Ventraltheil des untern Abschnitts einer Ovarialröhre von *Tortrix viridana*. Darin die Querschnitte dreier grossen Längsleisten. *a* die dicht anliegende Chitinhülle des Eies.

Fig. 69. Längsschnitt durch einen Theil des Vestibulums von *Crambus pratellus*.

Fig. 70. Querschnitt durch einen Saccus sebaceus des Kittapparats vor der Vereinigung beider Säcke von *Tinea granella*.

Fig. 71. Zellen aus dem vorhergehenden Theil in Thätigkeit.

Fig. 72. Querschnitt durch einen Saccus sebaceus des Kittapparats von *Tortrix viridana*. Zellen in Thätigkeit.

Fig. 73. Querschnitt hinter der Vereinigung der Säcke des Kittapparats von *Aglossa pinguinalis*.

Fig. 74. Querschnitt durch den Ductus sebaceus des Kittapparats von *Aglossa*.

Fig. 75. Querschnitt durch einen Saccus sebaceus des Kittapparats von *Crambus pratellus*.

Fig. 76—81. Querschnitt durch den Ductus sebaceus des Kittapparats von

Fig. 31. *Hydrocampa nymph.*

Fig. 34. *Aglossa pinguinalis*.

Fig. 32. *Crambus pratellus*.

Fig. 35. *Butalis fallacella*.

Fig. 33. *Tortrix viridana*.

Fig. 36. *Tinea granella*.

Fig. 82. Querschnitt durch die Vagina von *Hydrocampa nymphaeata*.

Fig. 83. Aus einem Querschnitt durch das Abdomen von *Asopia farinalis*.

*G* Ductus sebaceus

*E* Epithelwulst im Mündungsgebiet des Receptaculum

*Ds* Ductus seminalis

*Bc'* Cervix der Bursa copulatrix

*Odc* Oviductus communis.

#### Tafel 23.

Fig. 84. Längsschnitt durch die Mündung des Receptaculum seminis von *Aglossa pinguinalis*.

C Querschnitte von Ringmuskel- fasern      G Eingang in das Vestibulum  
 E Epithelwulst      R Eingang in das Receptaculum.

- Fig. 85. Längsschnitt durch die Mündung des Receptaculum seminis von *Tineola biseliella*. Bezeichnungen wie vorher.
- Fig. 86. Längsschnitt durch den Spiralgang des Receptaculum von *Aglossa pinguinalis*.
- Fig. 87. Querschnitt durch denselben. a Chitinlamelle.
- Fig. 88. Querschnitt durch den dorsalen Theil der Lagena receptaculi von *Asopia farinalis*.
- Fig. 89. Querschnitt durch den Canalis vestibuli des Receptaculum von *Tineola biseliella*.
- Fig. 90. Querschnitt durch den Canalis spiralis des Receptaculum von *Tinea granella*.
- Fig. 91. Längsschnitt durch den Canalis spiralis des Receptaculum von *Tortrix viridana*.
- Fig. 92. Querschnitt durch den Canalis spiralis des Receptaculum von *Tineola biseliella*.
- Fig. 93. Längsschnitt durch das mit dem Drüsenschlauch in Verbindung stehende Ende der Lagena receptaculi von *Aglossa pinguinalis*.
- Fig. 93a. Querschnitt durch den Uebergangstheil des Canalis receptaculi in das ventrale Stück der Lagena receptaculi von *Tortrix viridana*.
- Fig. 94. Querschnitt durch den Canalis receptaculi von *Tortrix viridana*.
- Fig. 95. Querschnitt durch den Canalis receptaculi von *Asopia farinalis*.
- Fig. 96. Querschnitt durch den Canalis vestibularis von *Asopia farinalis*.
- Fig. 97. Querschnitt durch den Canalis receptaculi von *Aglossa pinguinalis*.
- Fig. 98. Querschnitt durch die Lagena receptaculi von *Hydrocampa nymphaeata*.
- Fig. 99. Querschnitt durch die Lagena receptaculi von *Tinea granella*.
- Fig. 100, 101, 104, 105. Querschnitt durch die Glandula receptaculi von Fig. 100. *Tineola biseliella*.      Fig. 104. *Tinea granella*.
- Fig. 101. *Hydrocampa nymph.*      Fig. 105. *Aglossa pinguinalis*.
- Fig. 102. Spermatophore aus der Bursa copulatrix von *Tinea granella*.
- Fig. 103. Querschnitt durch den Ductus seminalis von *Tinea granella*.
- Fig. 106. Querschnitt durch die Glandula sebacea des Kittapparats von *Butalis fallacella*.
- Fig. 107. Lage der Spermatophore in der Bursa copulatrix von *Tinea granella*.
- Fig. 108. Querschnitt durch den Ductus seminalis von *Aglossa pinguinalis*.

Fig. 109. Bursa copulatrix von *Aglossa pinguinalis* mit Spermatophore im Innern. (Nach einem Macerationspräparat.) *a* Zahnplatte.

Fig. 110. Bursa copulatrix von *Tineola biseliella*.

Fig. 111. Querschnitt durch den Ductus seminalis von *Tortrix viridana*.

Fig. 112. 2 Querschnitte durch die Spermatophore von *Tineola biseliella*.

Fig. 113. Querschnitt durch den Ductus seminalis von *Tineola biseliella*.

Fig. 114. Längsschnitt durch die Mündung des Ductus seminalis in das Vestibulum von *Tineola biseliella*.

Fig. 115. Längsschnitt durch das Mündungsstück des Bursahalses von *Tortrix viridana*.

Fig. 116. Querschnitt durch den Bursahals nahe dem Ostium von *Hydrocampa stagnala*.

Fig. 117 u. 117a. Querschnitt durch das Ostium (34) und den folgenden Theil (37) des Halses der Bursa copulatrix von *Tineola biseliella*.

Fig. 118. Bursa copulatrix von *Crambus pratellus* (nach einem Macerationspräparat).

<i>aa</i> Lamina dentata	<i>O</i> Mündung der Cervix der Bursa unter der Vagina
<i>Bc</i> Corpus der Bursa copulatrix	
<i>bc</i> Uebergangsstelle der dünnen Chitinlamelle in die dicke	<i>O'</i> Mündung der Cervix im Intersegmentalraum des 7. zum 8. Segment.
<i>Ds</i> Ductus seminalis	

Fig. 119—121, 124. Querschnitte durch die Bursa copulatrix von *Aglossa pinguinalis* mit der darin liegenden Spermatophore, und zwar

Fig. 120 durch das Corpus. *a* Lamina dentata;

Fig. 124 durch den sich an das Corpus anschliessenden Theil der Cervix;

Fig. 121 durch den mittlern Theil der Cervix;

Fig. 119 durch den obern Theil der Cervix.

Fig. 122. Längsschnitt durch die Bursa copulatrix von *Tineola biseliella*.

Fig. 123. Querschnitt durch die Vagina und die darunter liegende Mündung der Bursa copulatrix von *Crambus pratellus*.

Fig. 125. Längsschnitt durch den Grund des Bursasackes von *Hydrocampa nymphaeata*. *a* Lamina dentata.

Fig. 125a. Innenfläche des Bursahalses von *Hydrocampa nymphaeata*, die Anordnung der Chitinzähne zeigend.

Fig. 126. Querschnitt durch den äussern Theil des Bursahalses von *Hydrocampa nymphaeata*.

Fig. 127. Querschnitt durch einen weiter einwärts liegenden Theil desselben.

Fig. 128. Querschnitt durch den stark chitinisirten Theil des Bursahalses von *Crambus pratellus*.

Fig. 129. Querschnitt durch die Wandung des Bursasackes von *Crambus pratellus*. *a* Lamina dentata.

Fig. 130. Querschnitt durch den Sack (*Bc*) der Bursa copulatrix an der Einmündungsstelle des Halses (*Bc'*) von *Asopia farinalis*.

Fig. 131. Hypodermiszellen der Cervix bursae von *Tortrix viridana*.

Fig. 132. Querschnitt durch die Bursa copulatrix von *Tortrix viridana*. *a* Lamina dentata.

Tafel 24.

Fig. 133. Querschnitt durch das Corpus der Bursa copulatrix von *Tinea granella*.

Fig. 134. Querschnitt durch den anschliessenden Theil der Cervix von *Tinea granella*.

Fig. 135. Querschnitt durch den obern Theil der Cervix von *Tinea granella*.

Fig. 136. Querschnitt durch die Wand der Bursa copulatrix von *Tinea granella*.

Fig. 141. Querschnitt durch die Wand der Bursa copulatrix von *Butalis falacella*.

Fig. 137—140, 142—150. Querschnitte durch das Abdominalende des Weibchens von *Aglossa pinguinalis*, in der Reihenfolge der die Figuren bezeichnenden Ziffern.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

<i>A</i> Apophysen	<i>L</i> Querschnitte der ventralen Längs-
<i>a, b, c</i> Mündungscanal der Bursa und dessen Abzweigung. Deren Zusammenhang vergl. S. 389	leisten
	<i>Vg</i> Vagina
<i>D</i> Enddarm.	<i>Vst</i> Vestibulum.

# Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen.

I. Theil.

Von

**Dr. L. Drüner,**

Stabsarzt im 5. Rhein. Inf.-Rgt. No. 65.

---

Hierzu Tafel 25—31.

Die erste Grundlage für die vergleichend-anatomische Untersuchung der Musculatur des Visceralskelets wurde durch B. VETTER gelegt. Seine Arbeit, „Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermusculatur der Fische“<sup>1)</sup>, ist lange Zeit die einzige auf diesem Gebiet gewesen, welche die Innervation der Muskeln gründlich berücksichtigte und ihre Bedeutung voll würdigte.

Diese Musculatur zerfällt nach der Innervation in zwei Theile:

1) die vom Trigeminus, Facialis und Glossopharyngeus-Vagus versorgte eigentliche Kiemenmusculatur, branchiale Musculatur; 2) die von occipitalen und spinalen Nerven versorgte epibranchiale und hypo-branchiale Musculatur.

Die Anatomie der erstern ist von VETTER nach fast allen Richtungen vollständig beschrieben worden. Die spätern Arbeiten von B. TIESING<sup>2)</sup> und G. RUGE<sup>3)</sup> haben seine Ergebnisse in einigen Punkten ergänzt und berichtigt.

Für den 2. Theil der Musculatur und der Nerven ist durch das grosse Werk M. FÜRBRINGER'S<sup>4)</sup> eine völlig neue umfassende Grundlage geschaffen worden.

---

1) in: Jena. Z. Naturw., V. 8, 1874.

2) Ein Beitrag zur Kenntniss der Augen-, Kiefer- und Kiemenmusculatur der Haie und Rochen, in: Jena. Z. Naturw., V. 30 (N. F., V. 23).

3) Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren, in: Festschr. GEGENBAUR, Leipzig 1897.

4) Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen, in: Festschrift GEGENBAUR, Leipzig 1897.

## I. Die von Kopfnerven versorgte Musculatur des Visceralskelets.

Die Musculatur des IX. und X. Kopfnerven der Selachier besteht aus einer Reihe auf einander folgender musculöser Scheidewände zwischen den Kiemenspalten, welche den Kiemenbogen lateral und caudal angeheftet sind. Jede vordere Scheidewand deckt die nächste hintere dachziegelförmig. Die Faserrichtung ist eine fast rein transversale, die von Ringfasern. Der mediale und orale Theil einer jeden Scheidewand heftet sich von der dorsalen bezw. ventralen Seite her an den Kiemenbogenknorpel an. Der laterale und caudale Theil geht von dorsal nach ventral ohne Unterbrechung weiter. Jede Scheidewand ist mit der nächst folgenden bezw. vorhergehenden dorsal und ventral auf eine bei den verschiedenen Arten verschieden lange Strecke verwachsen. Dadurch wird die Länge der Kiemenspalten bestimmt. Bei den Notidaniden ist die Verwachsung kurz, die Kiemenspalten sind lang; bei *Acanthias* ist es umgekehrt. Ersteres ist der ursprünglichere Zustand, von welchem der letztere abgeleitet werden muss.

Ausser dem System des Constrictor superficialis sind bei den Selachiern noch kleine Kiemenbogenmuskeln vorhanden, welche als Abkömmlinge desselben anzusehen sind. Hierher gehört ein Theil der kleinen Zwischenmuskeln zwischen den obern Enden der Bogen, und zwar die Mm. interarcales II und III B. VETTER's, während die Mm. interarcales I von M. FÜRBRINGER als Mm. interbasales abgetrennt worden sind, nachdem von ihm festgestellt worden ist, dass dieselben der von occipitalen und spinalen Nerven versorgten epibranchialen Musculatur zuzurechnen sind. Dazu kommt noch die Gruppe der Adductoren, mittlern Beuger der Bogen zwischen den mittlern Gliedern der Kiemenbogenknorpel und die von B. VETTER als Mm. interbranchiales bezeichneten Muskeln zwischen äussern und innern Kiemenbogen.

Jede Scheidewand wird von den Nerven des zugehörigen Visceralbogens versorgt. Während die Musculatur der Kiemenbogen im engern Sinne ihr Gebiet auf den zugehörigen Kiemenbogenknorpel beschränkt, die Branchiomerie streng innehält, ist dies bei den beiden vordern Visceralbogen nicht der Fall. Die Musculatur derselben zeigt auch andere Differenzirungen, welche der höhern und eigenartigen Bedeutung derselben für die Nahrungsaufnahme entsprechen.

Bei den Notidaniden finden wir wieder den ursprünglichern Zustand.

Das Gebiet des Trigeminus bildet die wichtigsten Bewegungen des

Kieferbogen: a) *M. levator maxillae sup.* und  $Csd_1$  (*Constrictor superficialis dorsalis 1*) und b) *M. adductor mandibulae*.

Von diesen entsprechen die *Mm. lev. max. sup.* +  $Csd_1$  dem dorsalen Abschnitt des *Constrictor superficialis* eines der Kiemenbogen. Der *M. adductor* stellt die besonders kräftige Ausbildung des bei den Kiemenbogen als mittlerer Beuger der Bogen vorhandenen unscheinbaren Muskels dar. Nach einem ventralen Theil des *Constrictor superficialis trigemini* sucht man vergebens bei den Selachiern.

Zwischen den beiden Unterkieferbogen findet sich ein ventraler Muskel, welcher den Anschein erweckt, als wenn er den ventralen Theil des *Constrictor superficialis* bildete; dieser Muskel wird aber vom *Facialis* versorgt. Er geht nach hinten in den (ebenfalls vom *Facialis* versorgten) Muskel über, welcher am Hyoidbogen ansetzt.

Auch der dorsale *Facialis*antheil des *Constrictor* hat seine ursprüngliche Gestalt, seine ursprünglich ausschliesslich auf den Hyoidbogen beschränkten Ansatzpunkte, nicht bewahrt, sondern hat neue Anheftungspunkte am Kieferbogen gewonnen. Der vordere Theil setzt an der hintern obern Kante und Innenseite des Oberkiefers, der mittlere an dem äussern Rande des obern Gliedes des Zungenbeinhorns an, und der hintere Theil endlich geht in den ventralen Abschnitt ohne Grenze über.

Es zeigt sich also bei den Notidaniden im dorsalen wie im ventralen Bereich ein Uebergreifen der *Facialis*musculatur auf den Kieferbogen, welches im ventralen Bereich zu einer gänzlichen Verdrängung des *Trigeminus* aus der intermandibularen Region geführt hat, die er einst inne hatte. Es ist auch wohl anzunehmen, dass der *Trigeminus*-muskel, welcher einst hier in der Vorfahrenreihe vorhanden war, im Wesentlichen die gleiche Gestalt gehabt hat wie der jetzige *Facialis*-muskel, dass mithin eine Nachbildung seiner Form durch den *Facialis*-muskel stattgefunden hat. Die Scheide zwischen beiden Gebieten, dem des V. und dem des VII., bildete damals, wie angenommen werden muss, die erste Kiemenspalte.

Von besonderm Interesse ist die Lage der zum Spritzloch reducirten 1. Kiemenspalte bei den jetzt lebenden Selachiern. Der Spritzlochcanal führt zwischen dorsaler *Trigeminus*- und *Facialis*-musculatur hindurch und scheidet hier also beide Gebiete scharf. Das Spritzloch stellt jetzt einen aussen engen, nach innen sich erweiternden Canal dar; es ist aber nicht zu bezweifeln, dass diese reducirte Kiemenspalte, ebenso wie jetzt noch die folgenden, einst viel weiter nach ventral reichte und eine Scheidung der *Trigeminus*- und *Facialis*-

musculatur bis in den ventralen Theil desselben hinein bedingte. Wie sich aus diesem Zustande der der jetzt lebenden Notidaniden entwickelt hat, darüber breitet sich noch ein Schleier. Es fragt sich, ob der Verschluss der Kiemenspalte zuerst im ventralen Bereich stattgefunden hat und allmählich nach der dorsalen Seite fortgeschritten ist, bis nur noch der Spritzlochcanal übrig blieb, oder ob an der dorsalen Seite sich zuerst die für die spätere Gestaltung maassgebenden Veränderungen im Zusammenhang mit der tief greifenden Umbildung des dorsalen Theils des Kiefer- und Hyoidbogens vollzogen hat und an der ventralen Seite noch länger Anklänge an die frühern primitiven Zustände in Uebereinstimmung mit den weniger hochgradigen Veränderungen des Skelets in diesem Bereich übrig blieben, die erst in weniger weit zurückliegenden Zeiten der Stammesgeschichte der Selachier verschwanden. Die Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Selachier giebt meines Wissens bisher keine genügende Aufklärung hierüber.

Die vergleichende Anatomie beweist aber, daß der Spritzlochcanal ein uraltes Erbtheil der Selachier ist, das schon die mit den Ganoiden und Dipnoern gemeinsamen Vorfahren besessen haben müssen. Wie es mit der Innervation des zwischen den beiden Unterkieferhälften ausgespannten centralen Muskels bei den Ganoiden und Dipnoern sich verhält, scheint mir nach den bisherigen Untersuchungen noch nicht über allem Zweifel erhaben sicher zu sein. Doch sprechen die Untersuchungen G. RUGE's<sup>1)</sup> dafür, dass dort im Wesentlichen die gleichen Zustände vorhanden sind wie bei den Selachiern.

Sehr tief greifende Abweichungen von den Selachiern zeigen in diesem Gebiet die Urodelen, über deren Bau es aus alter Zeit schon vorzügliche Arbeiten giebt. Den ersten Platz der Zeit<sup>2)</sup> nach und, unter Berücksichtigung der damaligen Ausbildung der Untersuchungsmethoden, dem wissenschaftlichen Werth nach nimmt das hervorragende Werk RUSCONI's „Histoire naturelle de la Salamandre terrestre“ ein, das auch schon über die Innervation der Muskeln eine grosse Zahl richtiger Beobachtungen enthält. Dass der engen Zusammengehörigkeit von Muskel und Nerv nicht der Werth beigelegt worden ist, wie dies jetzt geschehen muss, kann nicht Wunder nehmen.

Tiefer drangen auf diesem Gebiet die vorzüglichen Untersuchungen

---

1) Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren, in: Festschr. GEGENBAUR, Leipzig 1897.

2) Von den erwähnenswerthen Arbeiten.

J. G. FISCHER's<sup>1)</sup> ein. Sie bilden für die Kenntniss der Kopfnerven der Urodelen die eigentliche Grundlage. FISCHER ist der erste und meines Wissens auch der letzte gewesen, welcher sämtliche Kopfnerven bei einer grössern Zahl von Urodelen systematisch durchgemustert hat. Seine Beschreibung ist fast vollständig und frei von Fehlern.

Seitdem hat ein Theil der Forscher<sup>2)</sup> beschränktere Gebiete bei einer grössern Zahl von Urodelen untersucht, ein anderer Theil<sup>3)</sup> sämtliche Kopfnerven bei einer oder wenigen Species genau beschrieben. Eine zusammenhängende vergleichende Darstellung der Muskeln und Nerven des Visceralskelets der Urodelen auf Grund eingehender, auf dieses ganze Gebiet ausgedehnter Untersuchungen ist seitdem unterblieben.

Daher kann es nicht Wunder nehmen, dass einem Theil der Versuche, die Musculatur des Visceralskelets der Amphibien von der der Selachier abzuleiten, die sichere Grundlage fehlt. So hat H. H. WILDER<sup>4)</sup> schematisch ausser den von ihm genau untersuchten Kehlkopfmuskeln auch die Muskeln des Visceralskelets der Urodelen, welche dorsal oder ventral mit den Kiemenbogenknorpeln in Verbindung stehen, mit den dorsalen, bezw. ventralen Abschnitten des *Constrictor superficialis* der Selachier verglichen und dadurch eine fast vollständige Uebereinstimmung der Anatomie der Urodelen mit der der Selachier auf diesem Gebiete zu finden geglaubt. Es fehlt dieser Annahme aber die einzig sichere Grundlage, die genaue Kenntniss der Nerven.

GÖPPERT<sup>5)</sup>, dessen hierher gehörige Arbeiten sich ebenfalls auf ein eng begrenztes Gebiet der Musculatur des Visceralskelets der Urodelen erstreckten, auf das der Kehlkopfmuskeln, hat sich von dem Vergleich mit den Selachiern im Einzelnen fern gehalten.

Eine genauere Auflösung machen die Untersuchungen G. RUGE's nothwendig.

1) *Perennibranchiaten und Derotremen*, Hamburg 1864 und *Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum*, Berlin 1843.

2) GÖPPERT, Kehlkopfmuskeln der Amphibien; RUGE, *Facialis*.

3) VON PLESSEN und RABINOWICZ, Kopfnerven von *Sal. mac.*; HERICK, *Amblystoma punctatum*; STRONG, *Anuren* und *Siredon*.

4) *A contribution to the Anatomie of Siren lacertina*, in: *Zool. Jahrb. V. 4, Anat.*, 1889. — *Studies in the phylogenesis of the larynx Preliminary communication*, in: *Anat. Anz. V. 7.* — *The Amphibian larynx*, in: *Zool. Jahrb., V. 9, Anat.*, 1896.

5) a) *Die Kehlkopfmusculatur der Amphibien*, in: *Morph. Jahrb., V. 22*, 1895 und b) *Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien*, *ibid.* 26, 1898, Theil I, Amphibien.

RUGE hat in seinem gross angelegten Werk über die vergleichende Anatomie des Facialis<sup>1)</sup> das ganze Gebiet dieses Nerven von den Selachiern bis zu den Säugethieren einer genauen Durcharbeitung unterzogen und baut seine Anschauungen auf eine grosse Zahl eigener genauester präparatorischer Arbeiten auf, aus denen er im Verein mit kritischer Benutzung der frühern Angaben seine Vergleiche gezogen hat.

G. RUGE rechnet zum motorischen Gebiet des Facialis der Urodelen die Mm. cephalo-dorso-mandibularis (*Cdm* Fig. 4, 6 u. 7), cerato-mandibularis (*Cm* Fig. 4, 6, 7, 15) — als Theile von  $C_2md$  bezeichnet; ferner die Mm. intermandibulares ant. und post. (*Im* u. *Imp* Fig. 8 u. 9), von ihm als  $C_2mv$  bezeichnet, dann den M. interhyoideus (*Ih* Fig. 7 u. 8), der bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* eine dem M. interossa quadrata des umgewandelten Salamanders entsprechende Abtheilung hat — von RUGE als  $C_2hw$  bezeichnet. Endlich benennt RUGE bei *Menobranchus*, *Menopoma* und *Cryptobranchus* einen Muskel als  $C_2vd$ . Dies ist der vorderste Theil des von mir als M. interbranchialis 1 (*I.b1* Fig. 7 u. 8) bezeichneten Muskels, dessen Fasern bei den Salamanderlarven nicht das Ceratobranchiale 1 erreichen, sondern an dem den M. ceratohyoideus externus (*Ch.e* Fig. 7 u. 8) überkleidenden Bindegewebe endigen. Bei den von G. RUGE untersuchten Urodelen, ferner auch bei *Proteus* ist das Verhältniss dieser beiden Abtheilungen ein umgekehrtes. Der oral vor dem Ceratobranchiale 1 von der Fascie des M. ceratohyoideus externus entspringende Theil ist breit und stark, der hintere, vom Knochen entspringende klein. Bei *Menopoma* endlich ist die Verbindung mit dem 1. Kiemenbogenknorpel ganz verloren gegangen. Es ist das eine morphologisch nicht bedeutsame, durch die Körpergrösse und Veränderung der Function des 1. Kiemenbogens bei *Menopoma* bedingte Verschiebung. Den am Ceratobranchiale 1 ansetzenden Theil des Muskels rechnet G. RUGE nicht zum Facialisgebiet.

Die Bezeichnung enthält auch seine Ansicht über den Vergleich mit den Selachiern.

Er leitet die als  $C_2md$  bezeichneten Muskeln von den an dem Kieferapparat ansetzenden Theilen des Constrictor superficialis des VII. ab.  $C_2mv$  sieht er als das Homologon des zwischen den beiden Unterkieferästen ausgespannten, vom VII. versorgten Muskels an,  $C_2hw$  als Abkömmling des am Hyoidbogen ansetzenden ventralen Muskels, und  $C_2v.d$  leitet er von den bei den Notidaniden von dorsal nach ventral durchgehenden Fasern des Constrictor superficialis ab.

1) l. c.

Es ist unanfechtbar, dass die von RUGE gefundene Uebereinstimmung in Ursprung und Ansatz und in den allgemeinen Umrissen der Lage und Gestalt in die Augen springt. Selbstverständlich hat aber dies G. RUGE als Grundlage für seine Vergleiche nicht genügt, sondern auch er erkennt als die entscheidende Instanz für den wissenschaftlichen Vergleich der Muskeln die versorgenden Nerven an. Das liegt ja schon in dem Titel seiner Arbeit. Seine Begründung dafür, dass er den intermandibularen Muskel der Dipnoer und Urodelen zum Gebiet des Facialis rechnet, muss daher einigermaassen überraschen:

„Die Gründe, welche zur Annahme der Homologie des intermandibularen Muskels *C<sub>2</sub>mv* von Selachiern und *Ceratodus* hindrängen, geben uns zugleich ein gewisses Recht, die den Muskel hier und dort versorgenden Nerven als gleichwerthig zu betrachten. Die motorischen Nerven für *C<sub>2</sub>mv* werden bei *Ceratodus* ebenfalls Aeste eines N. facialis deshalb sein müssen, weil sie bei allen Haien in einer solchen Eigenschaft auftreten“ (p. 268 l. c.).

Um den Uebergang von Theilen des Facialis in die Bahn des Trigeminus zu beleuchten, führt er die Thatsache auf, dass Trigeminus und Facialis bis zu den Centralapparaten hin verschmelzen können, und sagt dann weiter p. 268:

„Sehen wir aber von denselben [den Erscheinungen der Verschmelzung]<sup>1)</sup> ganz ab, so müssen wir auf Grund der Gleichartigkeit der Muskeln auch auf diejenige der Nerven schliessen, da die Homologie dieser Organtheile selbst durch einen sehr abgeänderten Verlauf nicht aufgehoben werden kann.“

Hier ist also der Grundsatz auf den Kopf gestellt: da Gestalt, Lagerung, Ursprung und Angriffspunkt des intermandibularen Muskels bei Selachiern und Dipnoern<sup>2)</sup> die gleichen sind, müssen die gefundenen Differenzen in der Nervenversorgung um jeden Preis in Einklang gebracht werden. Da nun der Muskel bei den Dipnoern seinen Nerven aus dem Trigeminus empfängt, so — meint RUGE — müssen dies vom VII. an den V. neuerdings angegliederte Fasern sein.

Wenn man nun zunächst RUGE's Gedankengang weiter folgt, so muss die nächste Aufklärung die über den Weg sein, welche die im R. intermandibularis trigemini enthaltenen Facialisfasern nehmen, um von der motorischen Facialiswurzel zum Trigeminus und zum R. intermandibularis desselben zu gelangen. Hierüber gewinnt man aber auf

1) Eingefügt.

2) Auf die Urodelen bezogen auf p. 291 u. 292 l. c.

Grund von RUGE's Untersuchungen und Erörterungen keine vollkommen klare Vorstellung.

„Von Bedeutung für unsere Bestrebung ist die Thatsache, dass bei allen Amphibien Wurzelbündel des Facialis intracranial in das Ganglion des Trigeminus sich einsenken. Die so zum Ausdruck kommende Aufnahme von Facialiselementen in die Bahnen des Quintus hängt fraglos mit der Innervation von  $C_2mv$  durch den Trigeminus zusammen“ (p. 293).

„Die im N. intermandibularis (mylohyoideus) enthaltenen Facialiselemente sind dem Trigeminus bereits intracranial angeschlossen (vgl. FISCHER, 1884<sup>1)</sup> tab. 6, fig. 8)“ (p. 294 l. c.).

fig. 8, tab. 6 von FISCHER ist meiner Ansicht nach keine genügende Grundlage, um die Herkunft der motorischen Fasern des R. intermandibularis trigemini aus dem Facialis auch nur wahrscheinlich zu machen.

Auch scheint mir eine grosse Schwierigkeit darin zu liegen, sich vorzustellen, wie in der Ahnenreihe von den Selachiern zu den Dipnoern und Amphibien diese Verbindung zwischen Facialis und Trigeminus an der Peripherie entstanden und allmählich nach dem Centrum vorgerückt sein sollte, bis sie endlich intracranial wurde.

Der Vergleich des knorpligen Primordialcraniums und aller sonstigen Instanzen bietet nicht den mindesten Anhalt für eine solche tief greifende Umgestaltung. Im Gegentheil findet man überall eine geradezu überraschende Uebereinstimmung mit den Selachiern.

Bei RUGE sucht man vergeblich nach einem Anhalt dafür, wie er sich diesen Vorgang als möglich hat vorstellen können.

Die Thatsachen verhalten sich nun auch ganz anders. Sowohl bei den Selachiern wie auch bei den Ganoiden, Dipnoern und Urodelen bestehen homologe intracraniale Verbindungen zwischen Facialis und Trigeminus. Bei Urodelen sind dieselben durch v. PLESSEN u. RABINOWICZ und HERRICK beschrieben<sup>2)</sup> worden. Von PLESSEN u. RABINOWICZ<sup>2)</sup> lieferten die erste genaue Beschreibung bei der Salamanderlarve. HERRICK<sup>3)</sup> untersuchte an *Amblystoma punctatum*.

Die einzige intracraniale Verbindung zwischen Facialis und Trigeminus, welche existirt, führt nur sensible bzw. sensorische Fasern. Die Facialiswurzel des Trigeminus zweigt sich von der dorsalen Facialiswurzel oralwärts ab, bildet dann über dem eigentlichen Trigeminus-

1) statt 1864.

2) Kopfnerven von *Salamandra maculosa*.

3) Cranial nerves of *Amblystoma*, in: J. comp. Neurol., V. 4.

ganglion das sogenannte Nebenganglion, das in keinem organischen Zusammenhang mit dem erstern steht<sup>1)</sup>. Aus dem Nebenganglion gehen sensible und sensorische Aeste für die Haut der Augenhöhle, Stirn und Nase und ihrer Umgebung hervor. Ein intracranieller Uebergang motorischer Fasern vom Facialis in den Trigemini findet nicht statt.

Ich habe dieser Frage bei den von mir untersuchten Urodelen ebenfalls meine besondere Aufmerksamkeit zugewandt und kann in diesem Punkte nur das bestätigen, was v. PLESSEN u. RABINOWICZ und HERRICK gefunden haben.

Es kann kein Zweifel sein, dass dies für alle Urodelen gilt.

Die motorischen Fasern des R. intermandibularis V sind echte Trigemini Fasern, und die Mm. intermandibulares anterior und posterior der Urodelen gehören dem Trigemini gebiet an. Sie stellen den ventralsten Theil der Trigemini musculatur dar, welcher bei den Selachiern verloren gegangen ist, aber als Vorläufer des intermandibularen Facialis muskels in frühern Zeiten auch bei ihnen einmal vorhanden gewesen sein muss.

RUGE hat nun aber auch die Möglichkeit, dass der Nachweis der Innervation der Mm. intermandibulares ant. und post. durch den Trigemini einst doch geliefert werden könnte, in Erwägung gezogen (p. 268 l. c.) und für diesen Fall die Ansicht ausgesprochen, dass es sich um eine imitatorische Homologie zwischen  $C_2mv$  der Selachier und dem M. intermandibularis der Dipnoer und Amphibien handle. Er meint, dass Theile der Trigemini musculatur den Facialis muskel der Selachier secundär nachgebildet hätten.

Mir fällt es leichter, hier bei Urodelen und Dipnoern einen Rest älterer Organisation zu sehen, welcher bei den Selachiern verloren gegangen ist, zumal da noch eine andere Erscheinung für das ursprüngliche Verhalten spricht. Dies ist der Rest der 1. Schlundspalte zwischen Kiefer und Hyoidbogen, zu dem der Muskel in typischen Beziehungen steht.

Er besteht beiderseits in einer Schleimhautfalte (Fig. 8 u. 9 *Plhm*) der Mundhöhle, Plica hyomandibularis, welche caudal von dem hintern Rand des M. intermandibularis posterior der frei lebenden Larve unmittelbar der äussern Haut anliegt. Sie trennt hier das motorische Trigemini- vom motorischen Facialis gebiet. An ihrer ventralen und oralen Seite deckt sie der M. intermandibularis posterior. An ihrer andern Seite (dorsal und caudal) liegt der M. interhyoideus, der dem Facialis gebiet angehört. Bei jüngern Embryonen findet sich noch die

1) Vgl. Fig. 12 u. 38.

Verbindung des Epithels der Mundhöhle mit dem der äussern Haut zwischen Unterkiefer und Hyoidbogen (Anlage 1, S. 468), das sicherste Kennzeichen, dass die Schleimhautfalte wirklich einen Rest der 1. Schlundspalte darstellt. Auch in allen andern wesentlichen Beziehungen der Lage und Gestalt stimmt die 1. Schlundspaltentasche mit dem ventralen Theil der folgebundenen Kiementaschen überein.

Es findet sich also bei Urodelen das, was für die Selachier als der dem jetzt vorhandenen vorausgehende Urzustand angenommen werden musste.

Dort bei den Selachiern ist der dorsale Theil der 1. Schlundspalte im Spritzloch erhalten geblieben, der ventrale gänzlich obliterirt, und damit die Vorbedingung zum Uebergreifen der Facialismusculatur in das Gebiet des Trigemini erfüllt. Hier, bei den Urodelen, ist der dorsale Theil der 1. Schlundspalte rückgebildet, während vom ventralen unverkennbare Reste zurückgeblieben sind, welche eine Vermischung von Facialis- und Trigemini-musculatur wie eine Scheidewand verhindert haben. In der Metamorphose wird diese Tasche immer flacher und zieht sich in die Tiefe zurück. Das trennende Hinderniss ist beseitigt, und wir sehen nun beim erwachsenen Salamander die Vermischung beider Gebiete in kleinen Anfängen auftreten. Bald ist es der Trigemini, welcher Muskelemente in das Gebiet des Facialis schiebt, bald findet man das Umgekehrte.

Man kann hierin die ersten, noch indifferenten Anfänge einer Entwicklung sehen, welche bei den Selachiern zur gänzlichen Verdrängung des Trigemini aus der intermandibularen Region nach dem Schwunde des ventralen Theils der 1. Schlundspalte geführt haben.

Unter den Urodelen fand ich nun ausserdem bei *Triton* einen epithelialen Gang, welcher mit einiger Wahrscheinlichkeit als Rest des dorsalen Theils der 1. Schlundspalte des Spritzlochs anzusehen ist<sup>1)</sup>. Dafür, dass die selachierähnlichen Vorfahren der Urodelen und der Amphibien überhaupt ein Spritzloch besessen haben, sprechen ja schon allgemeine Gründe, einmal das Vorhandensein der Paukenhöhle bei den Anuren und dann die Ableitung der Skeletteile des Kieferbogens und des Hyoidbogens von denen der Selachier, deren Form durch den Spritzlochcanal sehr wesentlich mitbestimmt wird. Der positive Fund des (in Anlage II näher beschriebenen) epithelialen Ganges bekräftigt dies. Es ist danach anzunehmen, dass bei den Vorfahren der Urodelen die 1. Schlundspalte

1) Die Frage, ob derselbe mit den von F. MAURER (in: Morph. Jahrb., V. 13) gefundenen Thymusknospe der 1. Schlundspalte in Beziehung zu setzen ist, muss ich offen lassen.

getheilt war in einen dorsalen Theil, das Spritzloch, und einen ventralen Theil, dessen Reste jetzt noch bei Larven regelmässig in der 1. Schlundtasche zu finden sind.

Hinter dem Gelenk zwischen Unterkiefer und Quadratum, also in der Mitte der Schlundspalte, muss der erste Verschluss durch Anlagerung des Hyoidbogens an den Kieferbogen begonnen und zu einem Uebergreifen der Facialismusculatur auf den Kieferbogen geführt haben. Dadurch wurde dorsal der Spritzlochcanal durch weitere Einengung gebildet. Ventral blieb von der hintern Spitze des Unterkiefers bis zur hintern Grenze des *M. intermandibularis posterior trigemini* ein zweiter Theil der 1. Schlundspalte bestehen, welcher sich bei Urodelen länger und deutlicher erhalten hat als der Spritzlochcanal.

Für die Stammesgeschichte ergibt sich daraus die Folgerung, dass die Ableitung der Amphibien von Selachiern, welche im Wesentlichen den jetzt lebenden gleichen, nicht möglich ist. Es muss angenommen werden, dass in der Stammesgeschichte der mit grosser Gleichförmigkeit den Schwund des ventralen Theils der 1. Schlundspalte zeigenden, jetzt lebenden Selachier einst ein Stadium vorhanden gewesen ist, in welchem das Spritzloch neben einem ventralen Theil der 1. Schlundspalte bestand. Dieses würde der Urform der Amphibien nahe stehen.

---

Was nun nach Ausscheidung der *Mm. intermandibulares* aus der von G. RUGE zum *Facialis* gerechneten Musculatur übrig bleibt, sind die *Mm. cephalo-dorso-mandibularis*,  $C_2md$ , *ceratomandibularis*,  $C_2md$ , *interhyoideus*,  $C_2hv$  und seine Abkömmlinge und ein Theil des *M. interbranchialis 1*,  $C_2vd$ .

Meine Untersuchungen haben mich auch hier zu wesentlich andern Resultaten geführt und mich davon überzeugt, dass Zustände vorliegen, welche nur bei der ersten Betrachtung einen unmittelbaren Vergleich mit den primitiven Verhältnissen der Selachier nach der äussern Aehnlichkeit von Gestalt und Lage aufkommen lassen können.

Wenn man der Versorgung der Muskeln mit Nerven die leitende Rolle in der vergleichend-anatomischen Untersuchung zugesteht, muss man in dem Muskelgebiet, an dessen Innervation der *Facialis* theilhaftig ist, zwei Gruppen scheiden. Der ersten gehört der an der Seitenwand des Petrosus entspringende Theil des *M. cephalo-dorso-mandibularis* an, der einzige Muskel, welcher ausschliesslich vom *Facialis* innervirt wird. Die zweite Gruppe bilden die übrigen, in welchen Glossopharyngeus- und Facialiselemente durch den Eintritt der IX-VII-Anastomose

in den R. jugularis innig gemischt sind. Es sind dies bei der Salamanderlarve die Mm. interhyoideus, interbranchialis 1, ceratohyoideus externus und branchiomandibularis, beim erwachsenen Salamander und Triton der M. geniohyoideus lateralis, M. inter ossa quadrata und M. quadrato-pectoralis.

Die tiefe, am Petrosum entspringende Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis zeigt also durch ihre Innervation allein das Verhalten, welches einen bedingungslosen Vergleich mit Theilen der Facialis-musculatur der Selachier zulässt. Bei der Salamander- und Triton-larve bildet sie den Haupttheil des ganzen Muskels, beim erwachsenen Salamander bleiben nur spärliche Reste von ihr übrig. Bei *Proteus*, *Menobranchnus*, *Siredon* und *Menopoma* ist sie auch im ausgewachsenen Zustand sehr kräftig entwickelt. Eine gewisse Uebereinstimmung dieses Muskelabschnitts mit dem  $Csd_2$  der Selachier ( $C_2dm$  RUGE's) in Ursprung und Ansatz ist nicht zu verkennen. Der dorsale Theil des Constrictor superficialis des VII. entspringt bei den Selachiern ebenfalls vom Schädel und, daran anschliessend, von der Dorsalfascie. Der Ansatz am Oberkiefer und weiter nach caudal an einer am Hinterende des Unterkiefers befestigten Sehne lässt auch die Uebereinstimmung mit den Urodelen erkennen. So erscheint es mir berechtigt, diese tiefe, vom Petrosum entspringende Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis von  $Csd_2$  der Selachier abzuleiten. Bei den Selachiern bildet  $Csd_2$  die hintere Wand des Spritzlochs. Reste eines solchen bei Urodelen müssen also ebenfalls vor, oral von dem Muskel gesucht werden. Auch diese Bedingung erfüllt der bei *Triton* gefundene Epithelstrang, welcher sich zwischen den Muskel und den Quadratknorpel einschleibt (Fig. 47 u. 48).

Die zweite Gruppe, zu welcher die oberflächliche, vom Squamosum und die von der Dorsalfascie entspringende Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis, ferner die Mm. ceratohyoideus externus, ceratomandibularis, interhyoideus und interbranchialis 1 gehören, enthält gemischte Elemente, welche grössten Theils dem Facialis, zum kleinern Theil dem Glossopharyngeus angehören. RUGE rechnet den M. ceratohyoideus externus, sowie den am Ceratobran-chiale 1 ansetzenden Theil des M. interbranchialis 1 nicht zum Facialis-gebiet. Auch hier könnten nur die Lage und die Ansatz- bzw. Ursprungspunkte hierfür ins Feld geführt werden. Die Innervation stellt es über allen Zweifel, dass diese Muskeln mit demselben Recht zum Facialisgebiet zu rechnen sind wie die übrigen der zweiten Gruppe.

Besonders vom M. ceratohyoideus externus, welcher auch von

J. G. FISCHER zum Glossopharyngeusgebiet gerechnet wird, ist es stets leicht nachweisbar, dass die Hauptmasse seiner durch den R. jugularis ihm zugeführten Nerven aus dem VII. stammt, auch ohne dass die Trennung der beiden Nervenbestandtheile notwendig wäre. Bei *Proteus*, *Menobranchus* und *Siredon* z. B. ist die IX-VII-Anastomose so klein, dass sie allein nur einen geringen Bruchtheil des Muskels versorgen könnte und auch verschwindend klein neben den Nerven erscheint, welche durch die Präparation in den Muskel verfolgt werden und aus dem R. jugularis, mithin dem Haupttheil nach aus dem Facialis stammen.

Ein Vergleich der Muskeln der zweiten Gruppe mit solchen der Selachier ist nur nach Aufklärung der Entstehung der IX-VII-Anastomose möglich und muss überall mit dieser rechnen.

Bei den Selachiern ist der Einfluss der Umbildung des Hyoidbogens auf die 1. Schlundspalte beschränkt geblieben. Die Gestalt und Ausdehnung der 1. wirklichen Kiemenspalte, der 2. Schlundspalte, ist schon vollständig der der folgenden Kiemenspalten gleich. Es besteht eine scharfe Grenze zwischen Facialis- und Glossopharyngeusgebiet. Bei den Urodelen ist dies anders.

Ein Uebergreifen des Glossopharyngeus auf den Hyoidbogen ist erst möglich, nachdem die trennende Scheidewand zwischen beiden Gebieten, wenigstens theilweise, gefallen ist. Dies führt zu der Annahme, dass frühzeitig der dorsale Theil der 2. Schlundspalte (1. Kiemenspalte der Larve) geschwunden ist und so Facialis und Glossopharyngeus zunächst engere Fühlung gewonnen haben, der eine Vermischung der Muskelemente in den peripheren Gebieten gefolgt sein mag. Sie kam wohl in einem Anfangs sehr feinen peripherischen Plexus der Nerven zum Ausdruck. In dem Maasse aber, wie die functionellen Aufgaben der benachbarten und zum Theil schon gemischten Muskelpartien enger verbunden wurden, schritt die Vermischung weiter fort und dehnte sich auf die gesammte Facialis musculatur mit alleiniger Ausnahme der tiefen Abtheilung des um jene Zeit wohl schon auf den Unterkiefer übergewanderten *M. cephalo-dorso-mandibularis* aus.

Die gemeinsame Aufgabe aber sehe ich in den erhöhten Anforderungen, welche den Bewegungen des Mundhöhlenbodens in der Stammesgeschichte der Urodelen erwachsen und welche schliesslich den complicirten Bewegungsapparat für die Zunge und die für Luftathmung und Nahrungsaufnahme gleich bedeutungsvolle Umgestaltung der Musculatur des Mundhöhlenbodens herbeiführte.

Ueber die einzelnen Phasen dieser Entwicklung sich ein in allen Theilen scharfes Bild zu machen, scheint mir auf Grund des vorliegenden Untersuchungsmaterials noch nicht möglich zu sein.

So viel aber ist sicher, dass die bei allen Urodelen vorhandene Verkürzung der 2. Schlund- (1. Kiemen-)spalte von dem dorsalen Ende her mit der Vermischung von Facialis- und Glossopharyngeus-Elementen zusammenfällt, wie sie als Vorbedingung für diese Vermischung gefordert werden musste. So macht es keine weitem Schwierigkeiten, sich vorzustellen, dass der zunächst peripher gelegene Plexus mit der Zeit immer mehr in die Tiefe gerückt ist und schliesslich sich in den R. communicans IX cum VII umbildete, welcher am Labyrinthknorpel lateral von dem Operculum, dem umgewandelten dorsalen Stück des Hyoidbogens, nach vorn läuft und sich dem R. jugularis beimischt<sup>1)</sup>.

Die von Glossopharyngeus-Elementen freie Facialismusculatur (tiefe Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis) muss ursprünglich oral von den mit solchen Elementen vermischten Theilen des Facialisgebiets gelegen haben. Es fällt daher auf, dass der R. jugularis beim Salamander vor dem M. cephalo-dorso-mandibularis, zwischen diesem und Quadratum verläuft und am Vorderrand des Muskels zum Vorschein kommt, dass die von IX-Beimischungen freien Rr. musculares pro M. cephalo-dorso-mandibulari ventral von der Anastomose in den Muskel treten. Diese Thatsache ist nur so mit der vorstehenden Ableitung in Einklang zu bringen, dass sich die Ursprünge des M. cephalo-dorso-mandibularis secundär nach hinten ausgedehnt haben und dass der R. jugularis zuerst zwischen die Muskelbündel, endlich vor dieselben gerathen ist, nachdem auch die vordersten Theile des Muskels ihre Ursprungspunkte mit der fortschreitenden Umbildung der hinter dem Quadratum gelegenen Theile des Schädels nach rückwärts verschoben haben. Dass dieser Vorgang sich so vollzogen hat und zwar in nur wenig zurückliegenden Perioden der Phylogenie, dafür spricht der Befund, dass der R. jugularis bei andern Urodelen thatsächlich den M. cephalo-dorso-mandibularis durchzieht. Bei *Siredon pisciformis* z. B. liegt der Haupttheil des Muskels noch oral vom R. jugularis. Aehnliches scheint nach den Untersuchungen von FISCHER (l. c.)

1) STRONG (The cranial nerves of Amphibia, in: J. Morphol., V. 10, No. 1, 1895) giebt für die Kaulquappe an, dass die IX-VII-Anastomose keine motorischen Fasern, sondern nur sensible Elemente enthalte (general cutaneous component des R. hyomandibularis IX), welche in den R. mandibularis externus übergehen, p. 130 und tab. 12 A. Ich muss mich darauf beschränken, dies hier ohne Kritik aufzuführen, da ich über eigene Erfahrungen bei Anuren noch nicht verfüge. Einen einwandfreien Beweis vermisste ich aber bei STRONG. Ich halte es für unwahrscheinlich, dass in diesem Punkte bei Anuren und Urodelen keine Uebereinstimmung besteht.

und RUGE (l. c.) bei *Menopoma* und *Cryptobranchus japonicus* vorzuliegen. Meine Untersuchungen zeigten mir den gleichen Befund bei *Proteus* und *Menopoma* (Anl. IV, I. Theil u. VI., II. Theil).

Trotzdem hat die Ontogenie in dem Bau der Salamanderlarve nichts von diesen ursprünglichen Verhältnissen der nächsten Verwandten erhalten.

An dem weitem Verlaufe des R. jugularis VII an der Aussen- seite der von ihm versorgten Muskeln ist besonders bemerkenswerth der Mangel der sonst typischen Lagebeziehungen zum zugehörigen Knorpel. Die Rr. posttrematici der Kiemenbogen bei Urodelen und Selachiern liegen vor der lateralen Kante des Kiemenbogenknorpels, die Kiemenvene und Kiemenarterie dahinter. Zwischen beiden setzt der Scheidewandmuskel an. Der R. posttrematicus führt stets motorische und sensible bzw. sensorische Elemente. Der sensible Theil des R. posttrematicus VII der Selachier hat sich diese Lage gewahrt, während die motorischen Aeste mancherlei Umbildungen und Verlagerungen zeigen, über die bei VETTER (l. c.) und RUGE (l. c.) Näheres zu finden ist.

Der R. jugularis der Urodelen trägt keine Kennzeichen, dass in seinem Facialisantheil der R. posttrematicus VII zu suchen ist.

An der Stelle am Knorpel des Hyoidbogens, wo man einen solchen vermuthen könnte, fehlt ein Nerv — ebenso wie eine Kiemenbogenarterie daneben. Sensible oder sensorische Nerven des Facialis für den ventralen Theil der Schleimhaut der Mundhöhle verlaufen zwischen 1. Schlundspaltentasche und 1. Kiemenpalte nicht.

Im R. jugularis (IX-VII) ist also der wesentliche Theil eines R. posttrematicus VII nicht zu sehen. Sein VII-Anteil wird von ursprünglich nur für dorsale Facialis-muskeln ( $C_2hd$  RUGE's) bestimmten Nerven gebildet, welche ihren Bereich der obigen Ableitung entsprechend erst secundär, unter Vermischung mit Theilen des IX. auf die ventrale Seite ausgedehnt haben. Die gesammte vereinigte (IX-VII-)Musculatur leitet sich also aus Theilen von  $Cs_3d$  und  $Cs_2d$  (VETTER) ab.

Die ursprüngliche ventrale Facialis-musculatur ( $C_2hv$  RUGE's) ist mit dem N. posttrematicus VII verloren gegangen und durch die gemischten Elemente des R. jugularis ersetzt worden.

Auch in Bezug auf den sensiblen Antheil des R. posttrematicus VII für die Zunge befinde ich mich so im Gegensatz zu RUGE's Ausführungen.

RUGE vergleicht den R. alveolaris der Chorda tympani und ist

der Meinung, dass derselbe den von FRORIEP<sup>1)</sup> gestellten Anforderungen entspricht.

FRORIEP hat nämlich festgestellt, dass die Chorda tympani bei Rindsembryonen dem R. posttrematicus angehört und zwischen 1. und 2. Schlundspalte nach vorn verläuft (p. 44, § 7 l. c.).

Wenn, wie RUGE annimmt, der R. alveolaris dem R. posttrematicus VII zugerechnet werden könnte, wäre sein Vergleich einwandfrei.

Ich glaube aber wahrscheinlich gemacht zu haben, dass der R. alveolaris von *Salamandra maculosa* ein R. praetrematicus VII ist und daher für einen Vergleich mit der Chorda tympani nicht in Betracht kommt. Es scheint mir wohl kaum zweifelhaft, dass dies auch für alle andern Urodelen sich bestätigen wird. Es würde danach anzunehmen sein, dass ein Homologon der Chorda tympani den Urodelen fehlt, dass es mit andern Theilen des R. posttrematicus dem Untergang verfallen ist.

Das Gebiet des Facialis zeigt also eingreifende Veränderungen: auf der einen Seite Rückbildungen, auf der andern specialisirte Weiterentwicklung. Es hat sich weit von dem Urbild entfernt, lässt aber dennoch erkennen, dass dasselbe nicht bei den jetzt lebenden Selachiern zu finden ist, sondern in weiter zurückliegenden Zuständen. Die Selachier haben in Bezug auf die Facialismusculatur einen Entwicklungsgang durchgemacht, welcher von dem des Urodelenstammes in vielen Punkten abweicht, und doch lassen beide den gemeinsamen Urzustand erkennen, der wohl von dem Verhalten der jetzt lebenden Urodelen weiter entfernt sein mag als von dem der Selachier.

Denn die Umgestaltungen der Anatomie, welche der Uebergang vom Wasser- zum Landleben bedingte, müssen naturgemäss tiefgreifendere sein als solche, welche aus Aenderungen der Lebensweise und Anpassungen an neue Existenzbedingungen innerhalb desselben Elements hervorgehen.

Die Umwandlungen der Nahrungsaufnahme, Athmung und Locomotion haben bei der Entwicklung des Facialisgebiets zusammengewirkt und aus dem ursprünglich auf den Hyoidbogen beschränkten Scheidewandmuskel eine neue Musculatur hervorgehen lassen, deren Wirksamkeit sich nach vorn auf den Kieferbogen, nach hinten bis zum Schultergürtel und Sternum ausdehnte. Bei den neu erworbenen Ap-

1) Ueber die Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmusculatur, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth., 1885.

paraten für die Bewegungen des Mundhöhlenbodens mit der Zunge zum Zweck der Nahrungsaufnahme und Athmung hat der Facialis mit dem Glossopharyngeus, Vagus und den hypobranchialen Spinalnerven zusammengewirkt. Die Uebereinstimmung dieser neuen Facialismusculatur unter den jetzt lebenden Vertretern der Urodelen ist eine fast vollständige.

Auch das nach Abzug der IX-VII-Anastomose übrig bleibende motorische Gebiet des Glossopharyngeus zeigt bei allen Urodelen eine fast vollständige Uebereinstimmung. Ueberall gehören ihm 2 Muskeln an, der M. lev. arc. branch. 1 (Cephalo-ceratobranchialis 1) und der M. ceratohyoideus internus. Ein Unterschied besteht nur in so fern, als bei der Salamander- und Tritonlarve und bei *Siredon pisciformis* der M. ceratohyoideus internus nicht allein von dem IX., sondern zum Theil auch aus dem Plexus subceratobranchialis versorgt wird, während bei *Proteus* und *Menobranchnus* diese Vermischung beider Gebiete fehlt und der M. ceratohyoideus internus einen reinen IX-Muskel darstellt. Welcher von beiden Zuständen für den einzelnen Fall der ursprüngliche ist, wird vielleicht die Ontogenie von *Menobranchnus* und *Proteus* entscheiden können. Bei der sonst fast vollständigen Uebereinstimmung liegt es mir näher, an einen Schwund des X-Antheils am M. ceratohyoideus internus bei *Proteus* und *Menobranchnus* zu denken, als die bei ihnen gefundenen Verhältnisse für die ursprünglichen anzusehen, aus denen sich die der andern durch Uebergreifen des X-Gebietes (R. recurrens intestinalis X und 2. und 3. Kiemenbogensnerv) in das IX-Gebiet entwickelt haben sollen.

Nach der Lage dieser Muskeln ist anzunehmen, dass der M. lev. arc. branch. 1 sich aus Theilen von  $Cs_3d$  (VETTER), der IX-Antheil des M. ceratohyoideus internus aus Theilen von  $Cs_3v$  entwickelt hat. Aber es sind nur spärliche Reste des ursprünglich viel umfangreicheren, über den ganzen Visceralbogen ausgedehnten Muskelgürtels des Glossopharyngeus, wie ihn die Selachier noch zeigen. Zu den dorsalen Resten gehört auch die Musculatur der IX-VII-Anastomose. Die Musculatur des 1. Kiemenbüschels wird bei den Salamandrinenlarven nicht vom IX., sondern vom 2. Kiemennerven versorgt, der also hier in das IX-Gebiet übergreifen hat. Bei *Menobranchnus* und *Siredon* ist noch ein Ast des IX. an der Innervation des Levator branchiae I mitbetheiligt. Auch hier sieht man also in den ersten Anfängen das Uebergreifen eines Schlundbogensnerven in das Gebiet des nächst vordern.

Das sensible Gebiet ist nicht wegen seiner Abweichungen von der

Norm, sondern wegen seiner typischen Gestalt bemerkenswerth. *R. praetrematicus* und *posttrematicus* sind im sensiblen Gebiet gleich vollständig.

Besonders hervorzuheben ist der ventrale, im Wesentlichen sensorische *N. cutaneus retrocurrens IX*, welcher bei den Salamandrinenlarven entdeckt und bei *Menobanchus* wieder gefunden wurde. Ob bei *Proteus* und *Menopoma* ein gleicher Nerv vorhanden ist, blieb unsicher. Er entspricht dem ventralen *N. lateralis* des *R. intestinalis X*.

Von Interesse ist, dass der Nerv, ebenso wie die übrigen sensorischen Hautnerven des *Facialis*, *Glossopharyngeus* und *Vagus*, sich beim erwachsenen *Triton* erhält.

---

Das Gebiet der folgenden Kiemenbogennerven zeigt eine verschieden grosse Reduction. Bei der Salamanderlarve hat der 2. Kiemenbogennerv im dorsalen Bereich seinen motorischen Antheil eingeüsst. Nur selten kommen Reste eines *M. lev. arc. branch. 2* vor, welcher bei allen andern von mir untersuchten Urodelen wohl entwickelt ist. Im ventralen Bereich ist meist die Betheiligung an der Versorgung der ventralen Muskelgruppe nachweisbar. Doch hält sich der Nerv hier nicht streng an das Kiemensegment. Bei den Salamandrinen ist er in den Bereich des 1. Kiemenbogens durch die Betheiligung an der Versorgung des *M. ceratohyoideus internus* vorgedrungen. Die im Gebiete des 2. Kiemenbogens gelegenen Muskeln, *M. basi-ceratobranchialis 2* und *subceratobranchialis 1*, werden dagegen nicht oder nur theilweise vom 2. Kiemenbogennerven versorgt.

Auch das sensible Gebiet ist in augenscheinlicher Rückbildung begriffen. Alle sensiblen und sensorischen Nerven sind zwar noch vorhanden, aber doch viel schwächer ausgebildet und variabler als im Kiemensegment des *Glossopharyngeus*.

Noch weiter geht diese Rückbildung beim 3. Kiemenbogennerven, dessen motorisches Gebiet auf den *M. lev. arc. branch. 3* einen variablen und nicht genauer zu begrenzenden Antheil an der Versorgung der *Mm. subceratobranchiales 1* und *2* und *basiceratobranchiales* und die Versorgung der meist schwach entwickelten *Mm. lev. und depressores branchiarum 2* und *3* beschränkt ist, und dessen sensibles Gebiet zwischen *Glossopharyngeus* und 2. Kiemenbogennerv einerseits und *R. recurrens intestinalis X* andererseits eingeengt wird.

Der ventrale Theil des 4. Kiemenbogennerven endlich ist bei den Salamandrinenlarven nur in spärlichen Resten erhalten. Im dorsalen

Gebiet ist der den M. lev. arc. branch. 4 versorgende Nerv als wesentlichster Theil neben einigen kleinen variablen sensiblen Haut- und Schleimhautästen und feinen sympathischen Zweigen übrig geblieben.

Bei *Siredon pisciformis* ist ein Ramus posttrematicus am 4. Kiemenbogen erhalten, welcher dem des 3. an Stärke kaum nachsteht.

Bei *Menobanchus* und *Proteus* fehlt bekanntlich der 4. Kiemenbogen und mit ihm der Nerv. Auf die Kiemenbogennerven folgt bei allen Urodelen der R. intestinalis X, dessen beide Hauptäste überall in nahezu gleicher und typischer Weise ausgebildet sind: der R. recurrens intestinalis X und der R. intestinalis X im engeren Sinn.

Die Vertheilung des R. recurrens intestinalis X ist im Wesentlichen eine rückläufige. Er sendet seine motorischen Aeste fast sämtlichen Muskeln an der ventralen Seite der Kiemenbogen, bei *Salamandra*, *Triton* und *Siredon* bis in das Gebiet des Glossopharyngeus hinein, bei den übrigen von mir untersuchten Urodelen bis zum Bereich des 2. Kiemenbogennerven<sup>1)</sup>. Die Mm. basi-ceratobranchiales, subceratobranchiales, interbranchialis 3 bezw. 4., dorso-laryngeus und die Kehlkopfmuskeln werden von ihm versorgt. Der 2. und 3. Kiemenbogennerv betheiligen sich an der Innervation der beiden erst genannten nur unbedeutend.

Der R. recurrens intestinalis X zeigt auch nur geringe Verschiedenheiten in der Ausbildung, während das Gebiet zwischen Glossopharyngeus und ihm bei den einen Arten mehr, bei den andern weniger ausgedehnte Zeichen der Rückbildung aufweist.

Diese Rückbildung ist aber nicht allein auf die Musculatur und die Nerven beschränkt, sondern betrifft auch die Gefässe und das Skelet.

Unter den von mir untersuchten Urodelen ist sie bei *Menobanchus* und *Proteus* am meisten vorgeschritten. Als einzige Verbindung der Ceratobranchialia mit der Copula des Hyoids ist das Hypobranchiale 1 übrig geblieben. Das bei den Salamandrinen und bei *Siredon* wohl entwickelte Hypobranchiale 2 ist bei *Proteus* und *Menobanchus* als Rudiment noch vorhanden. Die Zahl der Ceratobranchialia ist auf 3 beschränkt. Dem entspricht die Verminderung der Mm. subceratobranchiales und cerato-hypobranchiales um je einen. Der 4. Kiemenbogennerv fehlt als selbständiger Nerv ganz. Bei *Menobanchus* sind nur 2 typische Kiemenbogenarterien und -venen entwickelt, nämlich die des 1. und 2. Kiemenbogens. Die 3. Kiemen-

1) Es ist indessen möglich, dass dieser Befund unvollständig, durch mangelhafte Beschaffenheit des Materials bedingt ist.

arterie ist ein Ast der 2., welcher von den Ansätzen der Mm. subceratobranchiales ventral gedeckt entspringt. Auch die sich aus ihren Kiemenbüschelcapillaren sammelnde 3. Kiemenvene weicht in ihrem Verlauf von der eigentlich zu erwartenden Richtung so wesentlich ab, dass dieses Gefäß nicht als ein Homologon der 3. Kiemenvene der Salamandrinen angesehen werden kann. Während nämlich bei diesen die 3. Kiemenvene zwischen den Ceratobranchialia 3 und 4 nach innen tritt und in der Lücke zwischen M. lev. arc. branch. 3 und 4 zu finden ist, wendet sich die das Blut des 3. Kiemenbüschels abführende Vene von *Menobranchus* dorsal vom Ceratobranchiale 3 zu der Lücke zwischen den Mm. lev. arc. branch. 2 und 3 und verbindet sich hier mit dem Stamm der 2. Kiemenvene an der Stelle, wo beiderseits ein Gefäß entspringt, welches Uebereinstimmung mit der Art. pulmonalis der Salamandrinen zeigt, aber im weitem Verlauf von den bei diesen typischen Lagebeziehungen zum M. dorsolaryngeus und zum N. recurrens intestinalis X abweicht.

Rechts tritt sie bei dem von mir daraufhin genauer untersuchten Exemplar durch den Schlitz zwischen dem an der Inscriptio tendinea ansetzenden Theil des M. lev. arc. branch. 3 und dem Dorsolaryngeus hindurch, liegt aber im weitem Verlauf lateral vom N. recurrens intestinalis X, während dieser Nerv bei den Salamandrinen die Arterie lateral umschlingt. Links bleibt die Arterie medial vom M. dorsolaryngeus und wendet sich um dessen caudalen Rand nach ventral- und medialwärts (Anlage V).

Von besonderm Interesse ist das Verhalten der am 3. Kiemenbogen ansetzenden Musculatur. Der M. lev. arc. branch. 3 setzt, wie bei allen andern Urodelen, an der medialen Seite des Ceratobranchiale 3 an und geht nach hinten ohne Grenze in einen Muskel über, dessen Ansätze mit der Fortsetzung des M. interbranchialis 3 nach hinten die (in Anlage IV u. V näher beschriebene) Inscriptio tendinea postbranchialis bildet.

Während der Metamorphose der Salamandrinenlarve entstehen derartige Inscriptioes tendineae zwischen den aus den Mm. levatores arc. branch. an der dorsalen und dem M. interbranchialis 4 an der ventralen Seite hervorgehenden Muskelbäuchen, welche so zu einem mehrköpfigen Muskel (M. cephalo-[dorso-]pharyngeus; *C. po* und *C. pv* Fig. 52 und *Cd. p* Fig. 29) verschmelzen. Die Inscriptio tendinea scheidet dort das Gebiet der bei der Larve segmentalen Mm. lev. arc. branch. von dem des R. recurrens intestinalis X und liegt an der Stelle, an welcher die Ceratobranchialia 2, 3 und 4 während der Metamor-

phose verschwunden sind. Die bei der Larve vorhandenen Lagebeziehungen der *Mm. lev. arc. branch.* zu den Kiemenvenen finden sich in denen der dorsalen Köpfe des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* zu den Arterienbogen erhalten. Durch diese bleiben so zwischen den Muskelbäuchen Scheidewände erhalten, welche die Abgrenzung des frühern Gebiets der einzelnen Kiemenbogenerven ermöglichen.

Es ist selbstverständlich, dass der Verlust des 4. Kiemenbogens bei *Proteus* und *Menobranchus* erst in wenig entfernten Perioden der Phylogenie erfolgt sein kann. Es ist anzunehmen, dass vor nicht langer Zeit auch dort ein ähnlicher Zustand wie bei den Salamandrinenlarven mit 4 Kiemenbogen bestanden hat und dass auch am 4. Kiemenbogen ein *M. lev. arc. branch.* ansetzte. Von dieser Voraussetzung aus liegt es nahe, die Entstehung der langen, stark entwickelten *Inscriptio tendinea* hinter dem *Ceratobranchiale* 3, deren Ende mit dem Herzbeutel durch straffe Faserzüge verbunden ist, mit dem Untergang des *Ceratobranchiale* 3 in Zusammenhang zu bringen. Der vordere Theil des dorsalen Muskels würde dann aus einem primären *M. lev. arc. branch.* 3, der hintere aus einem primären *M. lev. arc. branch.* 4 abzuleiten sein. Es fehlt aber eine Abgrenzung zwischen den beiden Gebieten, da die 3. Kiemenvene von dem als typisch anzusehenden Wege abweicht. Es findet sich nirgends in dem Muskel ein Schlitz, welcher von einem Gefäss durchzogen wird, oder irgend ein anderes Merkmal, welches eine Scheidung ermöglichte. Auch der Rest einer Kiemenspalte, welcher ventral von der Kiemenvene in dem Schlitz zu suchen wäre, ist nicht vorhanden. Trotzdem ist wohl in Uebereinstimmung mit E. GÖPPERT<sup>1)</sup> anzunehmen, dass in dem grössten Theil des an der *Inscriptio tendinea* ansetzenden Abschnitts des *M. lev. arc. branch.* 3 ein Abkömmling des primären *M. lev. arc. branch.* 4 zu sehen ist. Ein vollgültiger Beweis dafür wird aber erst als erbracht anzusehen sein, wenn es gelingt, die primären beiden Muskeln, vielleicht auf Grund ontogenetischer Thatsachen, von einander abzugrenzen. Bis dahin ist die Möglichkeit nicht ganz von der Hand zu weisen, dass der primäre *M. lev. arc. branch.* 3 mit dem Kiemenbogenknorpel und der Kiemenspalte verschwunden ist und der gesammte secundäre *M. lev. arc. branch.* 3 von *Menobranchus* und *Proteus* allein aus dem primären *M. lev. arc. branch.* 3 durch Ausdehnung in caudaler Richtung hervorgegangen ist.

Die blosse Thatsache, dass hinter dem *Ceratobranchiale* 3 sich

1) l. c., in: *Morph. Jahrb.* 1895, p. 73 u. f.

eine Inscriptio tendinea zwischen einem dorsalen und ventralen Muskel befindet, genügt dazu nicht, nachzuweisen, dass der an ihr ansetzende dorsale Muskel aus dem M. lev. arc. branch. 4 abstammt. Zweifellos ist dagegen die Homologie des M. interbranchialis 3 von *Menobranchnus* mit dem M. interbranchialis 4 der Salamandrinen. Lage, Gestalt, Ansatz und Ursprung stehen hier mit der Innervation im Einklang, nur ist nach Ausfall des Ceratobranchiale 4 das Ceratobranchiale 3 an seine Stelle getreten. Der Muskel hat sich mithin um ein Kiemensegment nach vorn verschoben. Er setzt aber nicht allein an dem Ceratobranchiale 3, sondern auch an der erwähnten Inscriptio tendinea an und kommt dadurch in Beziehung zu dem einem mehr oral gelegenen Kiemensegment angehörigen dorsalen Muskel (Levator). Noch weitere Fortschritte hat in dieser Richtung *Cryptobranchus japonicus* gemacht, dem bekanntlich auch ein Ceratobranchiale 3 fehlt, und bei dem der M. interbranchialis 3 um ein weiteres Segment nach vorn gewandert und zu einem M. interbranchialis 2 geworden ist. Die hinter dem 2. Kiemenbogen folgende Inscriptio tendinea scheidet hier Muskelemente, von denen die dorsalen entweder nur dem 2. oder dem 2. + 3. oder dem 2. + 3. + 4. oder vielleicht noch mehreren Kiemensegmenten angehören. Bei *Cryptobranchus* sowohl wie bei *Proteus* und *Menobranchnus* weist also die Inscriptio tendinea zwischen dem vom Ramus recurrens intestinalis X versorgten ventralen M. interbranchialis und zwischen dorsalen Muskeln darauf hin, dass der ventrale Muskel aus einem hintern, verloren gegangenen Kiemensegment nach vorn gewandert ist und dass eine Reduction der Zahl der Kiemenbogen um mindestens einen stattgefunden hat. Auf eine grössere Zahl von Kiemenbogen, welche verloren gegangen sind, lässt sich aus der Beschaffenheit der an der Inscriptio tendinea ansetzenden Muskeln nur dann ein Schluss ziehen, wenn diese Muskeln durch die Anordnung der Kiemenbogengefässe oder der Nerven erkennen lassen, dass sie aus mehreren Kiemensegmenten zusammengesetzt sind, wie dies bei den erwachsenen Salamandrinen der Fall ist.

Der Schluss, dass bei *Cryptobranchus* nicht mehr als 2, bei *Menobranchnus* und *Proteus* nicht mehr als 1 Kiemenbogen verloren gegangen ist, baut sich lediglich auf die Thatsache, dass die höchste Zahl der bei Urodelen gefundenen Kiemenbogen 4 beträgt. Diese Zahl findet sich unter den von mir untersuchten Urodelen bei *Siredon*, *Menopoma*, *Amphiuma* und bei den Larven von *Salamandra* und *Triton*. Da sich vor dem Kehlkopfknorpel der Cartilago lateralis niemals mehr als 4 Kiemenbogen erhalten finden, wurde dieser Knorpel als ein Abkömmling des 5. Kiemenbogenknorpels angesehen.

Die bei Salamander- und *Triton*-Larven erhobenen Befunde (Anl. I u. II, Fig. 10, 11, 42—44) zeigen aber, dass hinter dem 4. Kiemenbogen die Anordnung der Musculatur eine ähnliche ist wie hinter dem 3. von *Proteus* und *Menobranchnus* oder hinter dem 2. von *Cryptobranchnus*. Auch hier findet sich stets eine kurze Inscriptio tendinea zwischen den hintern Fasern des M. lev. arc. branch. 4 und denen des M. interbranchialis 4 (Fig. 10 u. 11 bei Salamanderlarven, Fig. 42a—c bei *Triton*).

Das hintere Ende dieser Inscriptio tendinea war bei 2 *Triton*-Larven 2mal mit einem von der Spitze des letzten Ceratobranchiale hinabsteigenden starken, in den Herzbeutel übergehenden Ligament verbunden, welches lateral vom M. lev. arc. branch. 4 und vom M. dorsolaryngeus verlief (Fig. 42). Dadurch wird die Uebereinstimmung mit den hinter dem 3. Kiemenbogen bei *Menobranchnus* und *Proteus* gefundenen Verhältnissen eine vollständige, und wie dort muss dies zu der Vermuthung führen, dass in der Stammesgeschichte der Salamandrinenlarven mindestens 1 Kiemenbogen zwischen 4. und Kehlkopf verloren gegangen ist.

Bei den Larven von *Salamandra maculosa* fehlte die Verbindung des Lig. branch. pericardiacum mit dem hintern Ende der Inscriptio tendinea stets. Aber, wie auch bei *Triton*, war hinter der an der Inscriptio tendinea ansetzenden Abtheilung des M. interbranchialis 4 ein ansehnlicher Muskelbauch vorhanden, welcher eine Strecke weiter nach hinten an dem Ligament selbst sich anheftete (Fig. 10, 11, 42). Bei jungen Embryonen von *Salamandra maculosa* liess sich feststellen, dass dieser Muskelbauch caudal und medial von der die 5. Kiemenpalte (hinter dem 4. Kiemenbogen) markirenden Verbindung zwischen dem Epithel der äussern Haut und der Kiemenhöhle liegt. (In Fig. 10 ist die Stelle mit einem rothen Kreuzchen bezeichnet.) Dies Ergebniss gewinnt dadurch an Sicherheit, dass bei einer völlig ausgebildeten *Triton*-Larve diese Epithelverbindung erhalten geblieben war (Fig. 43, 44). Hier fanden sich auch noch andere interessante Verhältnisse.

Der M. lev. arc. branch. 4 war auf der rechten Seite durch einen Schlitz in zwei Theile zerlegt, von denen der vordere (*L. a. b. 4*  $\alpha + \beta$  Fig. 42a u. b) an dem Ceratobranchiale 4 und im Anschluss daran an der Inscriptio tendinea sich anheftete, und zwar vor dem den Rest der 5. Kiemenpalte darstellenden Epithelstrang, der hintere (*L. a. b. 5* Fig. 42a u. b) caudal von letzterm zum Theil an der sehnigen Verbindung des Endes der Inscriptio tendinea mit dem Lig. branchio-pericardiacum, zum Theil an dem Ligament selbst gegenüber dem ihm zugehörigen Bündel des M. interbranchialis 4 ansetzte. Das Lig.

branchio-pericardiacum wird so auf eine kurze Strecke zu einer Inscriptio tendinea zwischen einem Theil des M. interbranchialis rami recurrentis intestinalis X (*J. b. 5* Fig. 42a u. b) und einem hinter dem Rest der 5. Kiemenpalte gelegenen M. lev. arc. branch. Dieser so vom M. lev. arc. branch. 4 abgetrennte Theil wird damit als der Abkömmling eines M. lev. arc. branch. 5 gekennzeichnet, dessen Kiemenbogenknorpel, Ceratobranchiale, verschwunden ist.

Als Einwand könnte hervorgehoben werden, dass die 4. Kiemenvene (Art. pulmonalis) nicht den Schlitz vor diesem Muskelbündel (zwischen *L. a. b. 4* und *L. a. b. 5* Fig. 42) passirt, sondern zwischen ihm und M. dorso-laryngeus hindurchtritt. Aber der Verlauf der letzten Kiemenbogenvene zeigt auch bei *Menobranchus* erhebliche Abweichungen. Die Kiemenvene des letzten Kiemenbogens bildet sich da aus, wo ihr am bequemsten der Durchtritt ermöglicht wird. Ihr Verlauf verliert dadurch an morphologischer Bedeutung und kann meiner Ansicht nach neben der Thatsache, dass das als *L. a. b. 5* bezeichnete Muskelbündel hinter dem Reste der 5. Kiemenpalte liegt, nicht schwer ins Gewicht fallen. Diese Thatsache scheint mir zu genügen, um den Verlust von mindestens einem Ceratobranchiale hinter dem 4. Kiemenbogen und vor dem Kehlkopf wahrscheinlich zu machen. An das Ceratobranchiale 5 setzte also in früherer Zeit der Phylogenie ein von einem 5. Kiemenbognerven versorgter M. lev. arc. branch. 5 von der dorsalen Seite her an und von der ventralen Seite her ein vom R. recurrens intestinalis X versorgter M. interbranchialis 5. Ob zu der Zeit seines Bestehens schon die Musculatur des R. recurrens intest. X weiter nach vorn auf den 4. Kiemenbogen übergewandert war und einen M. interbranchialis 4 gebildet hatte, bleibt fraglich. Immerhin macht es die Sonderung der 3. Abtheilung des M. interbranchialis 4 (*J. b. 5* Fig. 42) einigermaassen wahrscheinlich, dass an beiden Kiemenbogen, wenigstens in der letzten Zeit des Bestehens des 5. während seiner Rückbildung in der Phylogenie ventrale Muskelbündel ansetzten. Auch darüber, ob etwa hinter dem Ceratobranchiale 5 eine Inscriptio tendinea bestanden hat, welche auf das Vorhandensein eines 6. Kiemenbogens vor dem Kehlkopf schliessen liesse, lässt sich nichts ausmachen. Die Möglichkeit ist jeden Falls nicht von der Hand zu weisen, dass noch einer oder mehrere Kiemenbogen hinter dem 5. und vor dem Kehlkopfknorpel einst vorhanden gewesen sind. Selbstverständlich ist aber, dass der M. interbranchialis 5 r. recurrentis intestinalis X nur einem weiter hinten gelegenen Kiemensegment angehört haben könnte als der M. lev. arc. branch. 5.

Der *R. recurrens intestinalis* X schlägt sich bei allen Urodelen um den hintern Rand des *M. dorso-laryngeus* herum (Fig. 14). Wenn dieser als ein *M. levator* des Kiemenbogens anzusehen ist, aus welchem der Kehlkopfknorpel, die *Cartilago lateralis*, hervorgegangen ist — wie auch ich annehme, und hierin stimme ich mit den Ausführungen E. GÖPPERT's<sup>1)</sup> und H. H. WILDER's<sup>2)</sup> überein — so müsste die Herkunft des *M. interbranchialis* 5 mindestens bis zu diesem Kiemen-segment zurück verlegt werden.

Es bleibt zu untersuchen, was die Anatomie derselben für diese Frage ergibt.

Ihre genaue Kenntniss ist vor allen andern den Untersuchungen E. GÖPPERT's zu verdanken, dessen Beschreibung nur in wenigen unwesentlichen Punkten mit der H. H. WILDER's nicht übereinstimmt.

Das Kiemensegment, welchem der Kehlkopf der Urodelen angehört, besteht 1) aus einem dorsalen Muskel, dem *M. dorso-laryngeus*, von dem der bei grössern Urodelen häufig vertretene *M. dorso-trachealis* sich abzweigt, und 2) den kleinen ventralen Muskeln des Kehlkopfs im engern Sinn, welche von E. GÖPPERT als Schliessmuskeln zusammengefasst wurden<sup>3)</sup>. Meine Auffassung von der functionellen Bedeutung derselben ist eine andere. Die kleinen, zwischen Mittellinie und *Inscriptio tendinea* ausgespannten *Mm. laryngei dorsales* und *ventrales* der Salamandrinenlarven wirken meines Erachtens mit dem *M. dorso-laryngeus* als Oeffner des Kehlkopfeingangs und Lumens zusammen (vgl. Anl. 1), indem sie den Eingang in die Transversalebene stellen. Der Verschluss des Kehlkopfeingangs wird bei ihnen durch die Spannung der Gewebe gehalten. Dieser Verschluss genügte bei grössern Thieren nicht. Bei ihnen finden sich Muskeln, welche den Verschluss des Kehlkopflumens activ unterstützen. Hier sind zwei Richtungen eingeschlagen worden.

Die eine findet sich bei *Proteus* und *Menobranchus* vertreten, die andere bei allen andern Urodelen<sup>4)</sup>.

Bei *Proteus* und *Menobranchus* ist die *Cartilago lateralis* zu einer breiten, dreieckigen Platte umgestaltet, welche an ihrer seitlichen Ecke

1) E. GÖPPERT, Die Kehlkopfmusculatur der Amphibien, in: *Morph. Jahrb.*, V. 22, 1895, und V. 26, 1898.

2) H. H. WILDER, The Amphibian larynx, in: *Zool. Jahrb.*, V. 9, *Anat.*, 1896. — Studies in the phylogenesis of the larynx, preliminary communication, in: *Anat. Anz.*, V. 7, No. 18.

3) l. c. p. 53, 1895. In der spätern Arbeit hat GÖPPERT seine Ansichten modificirt, vgl. in: *Morph. Jahrb.*, V. 26, 1898, p. 319—325.

4) Vgl. E. GÖPPERT l. c., 1895, p. 53.

einen caudalwärts gerichteten, gebogenen Knorpelfortsatz trägt. Mit der Innenkante der Platte ist die Kehlkopfschleimhaut beiderseits fest verwachsen und bildet dort bei *Menobranchus* eine Art Polster. Bei der Zusammenziehung der Mm. laryngei nun werden die Innenkanten beider Platten gegen einander gedrängt und weichen einander, die linke über der rechten, aus, so dass sie sich zwischen den Muskeln über einander schieben, wie die Coracoide des erwachsenen Salamanders. Die Polster werden so fest gegen die gegenüber liegende schlaaffe Kehlkopfwand gedrängt und das Lumen des Kehlkopfs wird zwischen ihnen zu einem S zusammengepresst und verschlossen.

In ganz anderer Art wird der Verschluss des Kehlkopfs bei allen übrigen Urodelen besorgt. Hier kommt überall ein Ringmuskel zur Entwicklung, dessen Abkunft von dem M. interlateralis (laryngeus dorsalis + ventralis GÖPPERT's) sich durch viele Uebergänge kund thut<sup>1)</sup>. Die Mm. laryngei dorsales und ventrales werden während der Ontogenie in dem Maasse zurückgebildet, wie die Spannung der Gewebe, der sie entgegenwirken, nicht genügt, um den Verschluss zu besorgen. Denn hierzu kann die Spannung der Gewebe nur bei kleinen Thieren ausreichen, deren Lungen unter einem bloss geringen Druck seitens der Bauchmuskulatur stehen. Bei grössern Wasser- und schon bei kleinen Landthieren bedarf es anderer Vorrichtungen.

GÖPPERT sieht auch vom morphologischen Standpunkt aus in dem bei *Proteus* und *Menobranchus* gefundenen Zustände den ursprünglichen, auch im Verhalten des Ansatzes der Muskeln am Kehlkopfknorpel.

Er leitet die bei allen andern Urodelen zwischen den kleinen

---

1) E. GÖPPERT leitet in seiner frühern Arbeit, l. c. 1895, den Sphincter laryngis auf Grund ontogenetischer Befunde bei *Siredon* vom Laryngeus ventralis allein und diesen vom Hyo-pharyngeus (Interbranchialis des letzten Kiemenbogens) ab. Ich kann dem nicht beistimmen. Laryngeus dorsalis und ventralis (M. interlateralis) bilden meinen Befunden nach mit dem M. sphincter eine Einheit. Den Laryngeus ventralis brachte GÖPPERT mit dem M. dorso-laryngeus bzw. seinem Abkömmling, dem Dorso-pharyngeus (Dorso-trachealis) in nähere Beziehung. Hier kann ich mit WILDER auch seiner Beschreibung in dem Punkte, der ihn zu dieser Annahme bestimmt hat, nicht beistimmen. Ich finde auch bei *Menobranchus* und *Proteus* den M. laryng. dorsalis vom Dorso-pharyngeus streng geschieden.

In seiner spätern Arbeit hat übrigens GÖPPERT seine Ansicht modificirt, vgl. in: Morph. Jahrb., V. 26, 1898, p. 319—325. Er stimmt hier WILDER in der Vereinigung der Mm. laryngei dorsales und ventrales zu einer engern Einheit mit dem Sphincter aditus laryngis zu.

ventralen Kehlkopfmuskeln und dem *M. dorso-laryngeus* gefundene *Inscriptio tendinea* vom Schwunde der Theile der *Cartilago lateralis* bei *Menobranchus* und *Proteus* ab, an welcher sie ansetzen. Man müsste dann den Zustand bei den Larven der Salamandrinen bereits als einen secundären ansehen, dem in der Phylogenie ein Stadium voraus gegangen ist, welches dem jetzt noch bei *Menobranchus* und *Proteus* gefundenen entspräche. Dieses müsste aus jenem durch den Schwund der Theile der *Cartilago lateralis*, an welcher die *Mm. laryngei* ansetzen, und Ersatz derselben durch eine *Inscriptio tendinea* entstanden sein.

Hiergegen spricht aber die grosse Gleichmässigkeit, welche bei allen andern Urodelen und bei den Gymnophionen im Bau dieser Theile besteht.

Wenn man ferner in Betracht zieht, dass physiologisch die bei den Salamandrinenlarven gefundenen Verhältnisse die einfachern sind und dass der gleiche functionelle Zweck wie bei *Menobranchus* und *Proteus* erst durch die Neubildung des Sphincter erreicht wird, so kann man die Frage nicht zurückdrängen, ob nicht vielleicht in der Ontogenie der Perennibranchiaten auch ein anderer Zustand bestanden haben mag, welcher dem der Salamandrinenlarven ähnlich war. Leider habe ich dieser Frage aus Mangel an Material nicht auf den Grund gehen können.

Es ist ferner nothwendig, darauf hinzuweisen, dass sich bei *Menobranchus* und *Proteus* mehrere zweifellos nicht primitive Verhältnisse finden. Nicht primitiver Natur ist der Ursprung des *M. dorso-laryngeus* (bezw. *dorso-pharyngeus* GÖPPERT's) am Caudalende der *Inscriptio tendinea* hinter dem 3. Kiemenbogen und an der Dorsalseite des Pharynx. Wenn man dann in Betracht zieht, dass gerade die dort entspringenden Theile bis zur Mittellinie, zum Theil über dieselbe hinausreichen und auch an der Seitenwand der Trachea ansetzen, so liegt der Gedanke nahe, hierin ebenfalls eine Fortbildung der hier und da bei den Salamandrinen vorkommenden Aberrationen des *M. dorso-laryngeus* zu sehen. Scheidet man diese Theile des Muskels aus, so bleibt als wesentlichste Verschiedenheit bestehen, dass bei den Salamandrinenlarven eine Sehne den Ansatz an dem Knorpel vermittelt, an die sich nach hinten eine *Inscriptio tendinea* zwischen *M. dorso-laryngeus* und *M. interlateralis* (*laryngeus dorsalis* und *ventralis*) anschliesst, während der Ansatz des *M. dorso-laryngeus* bei *Proteus* und *Menobranchus* in seinen vordern Theilen an der *Cartilago lateralis* selbst erfolgt und sich nach hinten ebenfalls auf eine *Inscriptio*

tendinea fortsetzt, deren hinteres Ende wie bei den Salamandrinenlarven mit dem hintern Ende der Cartilago lateralis sehnig verbunden ist<sup>1)</sup>.

Dieses Verhalten fordert unmittelbar zum Vergleich mit dem bei *Menobranchnus* und *Proteus* hinter dem 3., bei den Salamandrinen hinter dem 4. Kiemenbogen Gefundenen auf. Hier wie dort eine Inscriptio tendinea mit einem dorsalen, als Levator arcus branchialis aufzufassenden und einem ventralen, von der Mittellinie zu der Inscriptio tendinea bzw. zu dem Knorpel verlaufenden Muskel<sup>2)</sup>.

Die Inscriptio scheidet hinter den Kiemenbogen die Gebiete zweier Nerven. Ihre Entstehung hängt mit der Vorwärtswanderung des motorischen Gebiets des R. recurrens intestinalis X in die weiter oralwärts gelegenen Kiemensegmente eng zusammen.

Eine Scheidung der Nerven ist hier hinter der Cartilago lateralis nicht mehr möglich. Der M. dorso-laryngeus erhält ausser den dorsalen vom Truncus intestino-accessorius entspringenden Aesten auch solche aus dem R. recurrens intestinalis X, welcher seine Zweige sowohl den kleinen ventralen Kehlkopfmuskeln, wie auch den weiter oral gelegenen ventralen Muskeln des Kiemenkorbes sendet.

Aber das Vorhandensein der Inscriptio tendinea drängt zu der Annahme, dass eine solche Sonderung der Nerven einst vorhanden gewesen ist.

Die Nerven des M. dorso-laryngeus, des Levator des Kiemenbogens, aus welchem die Cartilago lateralis hervorgegangen ist, sind die Ueberbleibsel des Kiemenbogensnerven, welchem die Zahl des Kiemensegments zukommt, dem die Cartilago lateralis entstammt, also mindestens die Zahl 6 (hinter dem Hyoidbogenssegment). Die kleinen dorsalen Nervenstämmchen für den M. dorso-laryngeus haben sich ebenso viele Selbständigkeit bewahrt wie die für den M. lev. arc. branch. 4 der Salamandrinenlarven. Die andern kleinen Zweige haben sich dem N. intestinalis X angeschlossen und sind so in die Bahn des R. recurrens intestinalis X aufgenommen worden.

Ob dem so als 6. bestimmten Kiemenbogen auch jetzt noch ven-

---

1) Hier weichen meine Befunde bei *Proteus* und *Menobranchnus* von denen GÖPPER'S ab, vgl. Anl. IV u. V.

2) H. H. WILDER hat als erster der Inscriptio tendinea zwischen dem M. dorso-laryngeus und dem Mm. laryngeus dorsalis und ventralis eine der Inscriptio hinter dem letzten Kiemenbogen gleiche morphologische Bedeutung zugesprochen. GÖPPER hat sich ihm später angeschlossen (in: Morph. Jahrb., V. 26, 1898, p. 324 u. 325).

trales Muskelgebiet zuzurechnen ist, bleibt ungewiss. Möglich ist es wohl, dass auch er, wie jetzt der 2., 3. und 4. Kiemenbogennerv, in seinem ventralen motorischen Gebiet zwischen dem von caudaler Seite her vordringenden motorischen Gebiet, hinterer Kiemenbogennerven nach vorn verdrängt und immer mehr eingeengt wurde.

Ob noch Reste davon vorhanden sind oder ob sein ventrales motorisches Gebiet ganz zu Grunde gegangen ist, dafür finden sich keinerlei Kennzeichen mehr. Ja, es wäre sogar möglich, dass der grösste Theil der Muskeln des *R. recurrens intestinalis* X diesem Kiemensegment einst angehört hat. Sicher ist nur dass das 6. Kiemensegment nicht die einfache Beschaffenheit seiner Musculatur aufweist, wie sie bei den Notidaniden zu finden ist, sondern durch das Vorhandensein der *Inscriptio tendinea* auf secundäre Umgestaltungen hindeutet, welche ähnlicher Natur sind wie die aus dem Verhalten des 3. Kiemensegments bei *Proteus* und *Menobranthus* zu schliessenden. Es ist danach anzunehmen, dass nämlich die *Mm. laryngei dorsales* und *ventrales* (*M. interlateralis*) einem noch weiter caudalwärts gelegenen Kiemensegment (oder vielleicht sogar mehreren) zugerechnet werden müssen.

Der *R. recurrens intestinalis* X stellt sich so als ein Sammelnerv dar, in welchem die Elemente von wenigstens 2, vielleicht aber noch viel mehr Kiemenbogensegmenten enthalten sind. Von diesen ist mindestens einer noch hinter das Segment zu verlegen, welchem der *M. dorso-laryngeus* als *Levator arc. branch.* angehört.

So kommen wir auf die Mindestzahl von 7 Kiemenbogen, welche in der Vorfahrenreihe der Urodelen vor dem Schultergürtel, dessen dorsaler Vagusmuskel im Trapezius erhalten ist, vorhanden gewesen sein müssen.

Hier wie im vordern Gebiet des Visceralskelets in der Trigemini- und Facialisgegend finden wir also Zustände, welche darauf hindeuten, dass in der Vorfahrenreihe kein Selachierstadium mit 5 Kiemenbogen vorhanden gewesen ist, sondern dass der Beginn der Entwicklung der specifischen Kennzeichen des Urodelenkörpers in viel frühere Perioden der Phylogenie zurück zu verlegen ist.

Die mit den Selachiern gemeinsamen Vorfahren der Urodelen müssen mindestens 7 Kiemenbogen zwischen Hyoidbogen und Schultergürtel besessen haben, deren Vagusmusculatur wie bei den jetzt lebenden Notidaniden segmentale Scheidewände bildete. Die Muskelfasern derselben verliefen zum Theil in den lateralen und caudalen Partien, ohne Unterbrechung von der dorsalen zur ventralen Seite; in den medialen und vordern hefteten sie sich an den Kiemenbogen an.

Von da an muss bereits in der Urodelenphylogenie mit der hinten beginnenden oder damals vielleicht bereits vorgeschrittenen Rückbildung des Kiemenkorbes auch die Verschiebung der ventralen Vagusmusculatur nach vorn begonnen haben. Sie führte zuerst dazu, dass die verloren gegangene oder in vordere Segmente ausgewanderte ventrale Vagusmusculatur eines Segments von einem hintern ersetzt wurde. So setzte an denselben Kiemenbogenknorpel von dorsal die Musculatur des ihm eigenen, von ventral die des nächst hintern Kiemenbogenerven an. Die Form und Richtung blieb zunächst eine der ursprünglichen Scheidewandmusculatur gleiche. Nur gab es nun keine Fasern mehr, welche von dorsal nach ventral durchliefen.

Mit der der Rückbildung vorhergehenden Verkleinerung und Verminderung der Bedeutung des letzten Kiemenbogenknorpels ging eine Differenzirung einher. Während das System des *Constrictor superficialis* sowohl als Bewegter des Kiemenkorbes wie auch als Zusammenschnürer desselben functionirte, tritt jetzt bei den hintersten Kiemenbogen die Bedeutung als Bewegter des Kiemenbogens ganz zurück, zu Gunsten der Ausbildung der Zusammenschnürung der hinter den Kiemenbogen gelegenen Grenze zwischen Kiemenhöhle und Speiseröhre, deren Bedeutung in dem Maasse eine höhere wurde, als die Differenzirung und Verminderung der Zahl der Kiemenbogen, wahrscheinlich auch die Vergrößerung des ganzen Thieres, höhere Anforderungen an den Abschluss des Magens gegen die Kiemenregion während der Athmung stellte.

So ging von hinten her ein Bogen nach dem andern verloren, und hinter jedem wiederholte sich derselbe Vorgang, dessen verschiedene Stadien wir jetzt noch bei den Salamandrinenlarven bei *Menobranchus* und *Cryptobranchus* hinter weiter vorn gelegenen Kiemenbogen, vom 4. bis 2. finden. Mit dem Stadium der beginnenden Rückbildung im 6. Kiemensegment (6 ist dabei die niedrigste Zahl, vgl. oben) traf die Ausbildung der Lungen und die Anlage des Kehlkopfs zusammen und führte dazu, dass der 6. Kiemenbogen (*Ceratobranchiale* 6) mit der Ablösung vom Kiemenkorb in den Dienst des Kehlkopfeingangs gestellt und dadurch vor dem Untergang gerettet wurde. Oral vom Kehlkopf ist der Process in der gleichen Weise weitergeschritten. Es ist nicht sicher zu ermitteln, wie viele Kiemenbogen zwischen *Cartilago lateralis* und dem 4. Kiemenbogen der Salamandrinen verloren gegangen sind. Mindestens ist es einer gewesen, dessen Spuren noch an der Bildung der Muskeln, der *Inscriptio tendinea* und dem Rest der 5. Kiemenspalte und seiner Lage zu erkennen ist.

Spärlicher als die Spuren von diesem 5. Kiemenbogen sind die des verloren gegangenen 4. bei *Menobranchus* und *Proteus* und die des 3. bei *Cryptobranchus*.

Die Reduction der Zahl der Kiemenbogen vor dem Kehlkopf unterscheidet sich aber in einem Punkt sehr wesentlich von der hinter dem Kehlkopf. Während dort die Nerven der sich rückbildenden Kiemenbogen mit dem nächst vordern verschmelzen und so einen Sammelnerven, den *R. recurrens intestinalis X*, bilden konnten, werden die Kiemenbogennerven vor dem Kehlkopf zwischen dem an der ventralen Seite vordringenden Gebiet des *R. recurrens intestinalis X* und dem Glossopharyngeus eingengt, in ihrem ventralen Gebiet immer mehr verdrängt und endlich zum Schwund gebracht. Nur die motorischen Nerven für die dorsalen Muskeln erhalten sich länger selbständig und gliedern sich endlich auch hier dem vorhergehenden Kiemenbogennerven an, im dorsalen Gebiet so einen Sammelnerven für die hintersten *Mm. lev. arc. branch.* bildend, dem man nicht mehr ansieht, dass die Elemente mehrerer Kiemenbogen in ihm aufgegangen sind.

Ein weiterer Beitritt von Kiemenbogennerven zum *R. recurrens intestinalis X* ist hinfort nicht mehr möglich, da er durch das Kehlkopfsegment von den vordern Kiemenbogen getrennt wird. Hinter dem hintern Rande des *M. dorso-laryngeus* staut er sich gewissermaßen. In kleinen Anfängen sehen wir aber vor dem Kehlkopf bei den Larven der Salamandrinen einen zweiten Sammelnerven entstehen, aus den ventralen Enden des 3. und 2. Kiemenbogennerven und des IX. Es kommt dies in einem Plexus zum Ausdruck, dem Plexus subceratobranchialis. Aber bei den Salamander- und *Triton*-Larven mischt sich bereits der lebenskräftigere *R. recurrens intestinalis X* mit ein und lässt eine Weiterentwicklung nicht aufkommen<sup>1)</sup>. Der ventrale Theil des 4. Kiemenbogennerven der Salamandrinenlarven ist so schon dem Untergang verfallen. Bei *Siredon pisciformis* und *Menopoma* ist vom 4. Kiemenbogennerven noch mehr übrig geblieben. Aber auch am 2. und 3. ist die beginnende Rückbildung neben der Verdrängung des motorischen und sensiblen Gebiets nach vorn bereits bemerkbar; noch ausgesprochener ist sie bei den Larven von *Salamandra* und *Triton*.

---

1) Bei *Proteus* und *Menobranchus* wurde das Gebiet frei von Beimischungen des *R. recurrens intestinalis X* gefunden. Vgl. Fussnote auf S. 453.

## II. Die epibranchiale und hypobranchiale spinale Musculatur.

Die Kenntniss der epibranchialen und hypobranchialen spinalen Musculatur und ihrer Innervation ist dem grossen Werk M. FÜRBRINGER'S<sup>1)</sup> zu verdanken, welcher diese Muskeln und ihre Nerven bei allen Wirbelthierstämmen auf das eingehendste studirt und unter Verarbeitung der gesammten Literatur auch für die Urodelen eine so vollständige und nach allen Richtungen ausgearbeitete Darstellung gegeben hat, dass eine Wiederholung meinerseits auch auf dem kleinen Gebiete der Urodelen im besten Falle überflüssig erscheinen würde.

Einige wenige Befunde, welche M. FÜRBRINGER'S in dem genannten Werke niedergelegten Ergebnisse seiner Forschung bestätigen, seien hier angeführt.

Ogleich weder die Untersuchung der Ontogenie noch die der entwickelten Urodelen occipitale Nerven nachweisen konnte, homologisirte M. FÜRBRINGER aus allgemeinen vergleichend-anatomischen Gründen die hintere Schädelgrenze der Amphibien mit derjenigen der Selachier. „Die primäre Angliederung von Occipitalwirbeln an das Amphibiencranium scheint mir danach durchaus möglich, selbst wahrscheinlich zu sein, wenn ich auch den bisherigen ontogenetischen Untersuchungen darüber keine beweisende Kraft und namentlich keinen gewiss recht complicirten phylogenetischen Process zur Genüge aufhellendes Moment zuerkennen kann“<sup>2)</sup>.

„Wenn also, was mir wahrscheinlich ist, durch den Schädel der alten paläontologischen Vorfahren der Amphibien hinter dem Vagus Nerven ausgetreten sind, so waren das nur occipitale Nerven; occipitospinale Nerven dagegen fehlen, da sie wie bei den Selachiern noch freie Spinalnerven darstellen“<sup>3)</sup>.

Bei *Cryptobranchus* fand er an der Innenseite der Schädelwand einen äusserst feinen Nerven, welcher hinter dem Vagus durch das Hinterende des Schädels hindurchtrat. Ferner führt er die von CHIARUGI gefundenen beiden cranialen Myomeren bei jungen Anurenembryonen dafür auf, dass einst in der Vorfahrenreihe der Amphibien occipitale Nerven vorhanden gewesen sein müssen<sup>4)</sup>.

Das waren zur Zeit des Erscheinens von FÜRBRINGER'S Werk die

1) Ueber die spinooccipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie, in: Festschr. GEGENBAUR, Leipzig 1897.

2) l. c., p. 137 bez. 484.

3) p. 138 bez. 486.

4) p. 546 bez. 198 Fussnote 1.

einzigsten positiven Befunde. Mir sind keine weiteren bei Anuren und Urodelen aus der Literatur bekannt<sup>1)</sup>).

Meine Befunde machen es nun aufs höchste wahrscheinlich, dass der von M. FÜRBRINER bei *Cryptobranchus* gefundene Nerv, welcher hinter dem X. die Schädelwand durchsetzt, thatsächlich ein occipitaler Nerv ist. Bei einer *Triton*-Larve wurde genau an der gleichen Stelle ein Nerv gefunden, dessen ventraler Ursprung an der Medulla oblongata und dessen peripherer Verlauf seine Natur als occipitaler Nerv über allen Zweifel erhebt (Fig. 49, 50, 51, Anl. II).

Bei einer in der Metamorphose begriffenen Salamanderlarve fand sich ein central ebenso entspringender und verlaufender, äusserst feiner Nerv, dessen weiterer Verlauf nach dem Durchtritt durch die Schädelwand an der medialen Seite des Vagusganglions nicht festgestellt werden konnte, der aber durch den Vergleich mit dem Befund an der *Triton*-Larve ebenfalls als ein occipitaler Nerv anzuerkennen ist. Der ventrale Ursprung, der Verlauf im Schädel und der Durchtritt durch die Schädelwand stimmt völlig mit denen des occipitalen Nerven der *Triton*-Larve überein.

Im Wesentlichen der gleiche Befund wie bei der *Triton*-Larve wurde auch bei einem erwachsenen *Menopoma alleghaniense* (Anl. VI im II. Theil) erhoben. Auch hier ist ein sehr kräftiger occipitaler Nerv vorhanden, welcher ventral und medial vom Vagusloch den Schädel durchsetzt.

Endlich waren auch beim erwachsenen Salamander nicht selten Nerven aufzufinden, deren Verlauf von der ventralen Seite des Vaguslochs zum 1. Spinalnerven, in die periphere Bahn desselben einlenkend, es durch den Vergleich mit den vorstehenden Befunden an Larven wahrscheinlich machte, dass es sich auch hier um Reste occipitaler Nerven handelte.

Bei allen andern untersuchten Urodelen misslang mir die Darstellung. In den beiden Fällen, in denen bei den Larven der occipitale Nerv aufgefunden wurde, trat derselbe oral von der occipitalen Knorpelspanne durch die Schädelwand. Oral von dem feinen oder den beiden feinen Löchern in der medial vom Vagusganglion den Schädel abschliessenden Knochenlamelle war keine weitere Knorpelspanne vorhanden. Die occipitale Knorpelspanne liegt in ihrer Gesamtheit caudal von dem occipitalen Nerven und repräsentirt mithin den letzten Occipitalwirbel der Amphibien, welcher dem der Selachier homolog ist.

1) K. PETER, in: Morph. Jahrb., V. 25, 1898, fand einen occipitalen Nerven bei *Ichthyophis glutinosus*.

Ausser diesem einen, als  $z^v$  zu bezeichnenden, occipitalen Nerven habe ich keinerlei Spuren von solchen gefunden. Vor demselben verrieth kein Zeichen etwas davon, dass vor  $z^v$  einst noch mehrere occipitale Nerven vorhanden gewesen sind. Selbst von dem aus dem Funde von CHIARUGI zu folgernden vor  $z^v$  gelegenen occipitalen Nerven ( $y^v$ ) war kein Ueberbleibsel zu entdecken.

Auch einen Rest der zu  $z^v$  gehörigen dorsalen Wurzel  $z^d$  habe ich nicht auffinden können.

Dies kann kaum überraschen, wenn man bedenkt, dass eine dorsale Wurzel auch beim 1. Spinalnerven nur selten zu finden ist und stets in rudimentärem Zustande angetroffen wird, ja dass selbst die dorsale Wurzel des 2. Spinalnerven häufig rudimentär ist und hier und da einmal mitsammt dem Spinalganglion des 2. Spinalnerven ganz fehlen kann.

Von einer epibranchialen Musculatur habe ich ebenfalls bei den Urodelen nichts finden können. Doch war es mir bei *Triton* nicht ganz unwahrscheinlich, dass der occipitale Nerv sich mit einigen Fasern an der Innervation der hypaxonischen Musculatur der Wirbelsäule theilte. Bei *Menopoma* konnte dies sicher festgestellt werden. Die epaxonische, dorsale Längsmusculatur empfängt von ihm mehrere Aeste, welche in gleicher Lage wie die dorsalen motorischen Aeste des 1. und 2. Spinalnerven zwischen M. rectus capitis und der ihn deckenden spinalen Längsmusculatur sich verzweigen.

Die hypobranchiale Musculatur war durch die Arbeiten von FISCHER und MAURER bereits genügend bekannt. Auch hier könnte ich nach der zusammenfassenden Darstellung M. FÜRBRINGER's nur Wiederholungen bringen.

Ueber einzelne Punkte wird in den Anlagen vielleicht genauere Auskunft zu finden sein als in den Arbeiten vor dem Jahre 1895.

Mülheim a./R., 15. Dec. 1900.

#### Anlage I.

### Skelet, Muskeln und Nerven des Zungenbein-Kiemenbogenapparats von *Salamandra maculosa*.

#### I. *Salamandra maculosa*-Larve.

Meine Untersuchungen habe ich an einer Reihe verschiedener Entwicklungsstadien angestellt. Es standen mir 2 der intrauterinen Ent-

wicklung, dann eben geborene Larven und solche, welche bis zu  $2\frac{1}{2}$  Monate im Aquarium gefüttert waren, endlich einige Stadien der Metamorphose, welche ich der Güte des Herrn Geheimrath FLEMMING in Kiel verdanke, zur Verfügung.

Die verschiedenen Entwicklungsstadien der Larven vor der Metamorphose zeigten nur geringe Verschiedenheiten. Von Bedeutung sind dagegen die Umgestaltungen der Metamorphose, deren Kenntniss für die Auffassung des Baues des erwachsenen Thiers die Grundlage zu bilden hat.

### 1. Das Zungenbein- und Kiemenbogenskelet der Salamanderlarve (Fig. 1—3, Taf. 25).

Es besteht bekanntlich aus einer gemeinsamen ungegliederten Copula, ferner dem Hyoidbogen und den 4 Kiemenbogen. Den Hyoidbogen bilden zwei Knorpel, ein kleines, der Endphalange eines Fingers ähnlich gestaltetes Hypohyale (Copulare) und ein den grössten und dicksten Knorpel des ganzen Kiemenskelets darstellendes Ceratohyale. Dieses ist vorn auf dem Querschnitt abgerundet dreieckig und verschmälert sich nach hinten in frontaler, verbreitert sich in sagittaler Richtung, so dass eine dorsale und ventrale Kante entsteht, von denen die dorsale sich in einen Knorpelzipfel auszieht, während die ventrale in einem abgerundeten Vorsprung endigt, dessen Gestalt allein schon den Ansatz convergirender Muskelfasern vermuthen lässt. Der caudale Rand ist häufig halbmondförmig eingeschnitten.

Von den Kiemenbogen sind nur die zwei ersten vollständige Bildungen, welche je aus einem Hypobranchiale und einem Ceratobranchiale bestehen. Die beginnende Rückbildung des 3. und 4. Bogens kennzeichnet sich durch das Fehlen eines Hypobranchiale, wenigstens in der Regel. Der 3. Kiemenbogenknorpel wird vom Ceratobranchiale 2, der 4. vom 3. getragen. Das Hypobranchiale 1 ist bedeutend kräftiger ausgebildet als das 2. Es verdickt sich nach dem Ceratohyale hin zu einer dreieckigen Keule, an welche sich der verbreiterte Kopf des Ceratobranchiale 1 ansetzt. Dieser trägt an seiner medialen Seite vorn die Verbindungsflächen mit dem Hypo- und Ceratobranchiale 2. Das Ceratobranchiale 1 stimmt in seiner Form ganz mit der des Ceratohyale überein. Auch hier am Kopf der dreieckige Querschnitt und die Fortsetzung in eine dorsale und ventrale Kante mit dorsalem Zipfel und ventralem, abgerundetem Vorsprung für Muskelansätze. Ausgezeichnet ist dasselbe vor dem Ceratohyale durch ein stärkeres Hervortreten der ventralen Kante, welche mit einem (ven-

tralen) Muskelvorsprung nahe am Köpfchen beginnt. Von diesem an beginnt eine seichte Furche, welche in der Mitte der Innenseite entlang zieht. In ihr liegt die Carotis externa. Auch die Form des dorsalen Zipfels ist eine andere als beim Ceratohyale; er ist medial umgebogen und verbindet sich mit einem Knorpelzipfel des Ceratobranchiale 2, einen Bogen bildend, unter welchem die 1. Kiemenvene, Carotis interna, durchtritt (Fig. 5).

Das Hypobranchiale 2 hat fast genau die gleiche Länge wie das Hypobranchiale 1 und gleicht diesem auch in der keulenförmigen Gestalt; nur ist es schlanker und medial und ventral gebogen. An seinem lateralen Ende trägt es die Verbindungsflächen mit dem Ceratobranchiale 2 und 1. Letztere ist klein, nach der Seite und dem Rücken gekehrt. Das Köpfchen des Ceratobranchiale 2 ist durch die Verbindung mit dem Ceratobranchiale 1 und 3 ausgezeichnet. Es gleicht einem Cylinder, an welchen sich die zwischen der 2. und 3. Kiemenpalte gelegene Knorpelspange winklig ansetzt. Diese Knorpelspange trägt, etwas entfernter vom Köpfchen, ebenfalls einen ventralen Muskelvorsprung. Am dorsalen Ende fehlt ein Muskelvorsprung. Es finden sich dagegen hier zwei Knorpelzipfel, von denen der laterale sich mit dem des 1. Kiemenbogens verbindet, der mediale bogenförmig die 3. Kiemenpalte und die 2. Kiemenvene überwölbt.

Der 3. Kiemenbogen besteht fast immer aus einem Ceratobranchiale allein, welches sich von dem des 2. Kiemenbogens nur durch die geringere Länge und die Gestalt des cylinderförmigen Köpfchens mit seinen beiden transversal gestellten Verbindungsflächen (mit dem Ceratobr. 2 u. 4) unwesentlich unterscheidet.

Der 4. Kiemenbogen endlich wird durch das Ceratobranchiale 4 dargestellt, eine gebogene Knorpelspange, deren ventrales Ende mit dem Ceratobranchiale 3 eine Verbindung von wechselnder Breite eingeht, deren dorsales Ende mit dem bogenförmigen Knorpelzipfel des Ceratobranchiale 3 verlöthet ist.

Zweimal fand ich ein kleines, lancettförmiges Knorpelstückchen, welches rechts der Verbindung des Hypobranchiale 2 mit dem Ceratobranchiale 2 anlag. Es ist wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit als der Rest eines Hypobranchiale 3 anzusehen<sup>1)</sup>. Nicht mehr zum

1) Dass dieses Knorpelstückchen nicht, wie bei *Menopoma* (s. H. WILDER, Die Nasengegend von *Menopoma aeghlianiense* und *Amphiuma tridactylum*, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., tab. 12, fig. 5) seine Verbindung mit dem Ceratobr. 3 bewahrt hat, dürfte kaum ins Gewicht

Kiemenbogenskelet gehört die Cartilago lateralis des Kehlkopfs der Amphibien<sup>1)</sup>. Da sie aber aus einem Kiemenbogen hervorgegangen ist, muss sie hier ebenfalls Erwähnung finden.

Der kleine, einem kurzen, runden Stäbchen gleichende Knorpel liegt je einer zu beiden Seiten des Kehlkopfeingangs. An seinem vordern Ende trägt er einen seitlichen Vorsprung, an welchem eine Sehne sich anheftet, von welcher weiter unten des Genauern die Rede sein wird.

Seit C. GEGENBAUR'S Arbeit über die Epiglottis (in: Festschr. KÖLLIKER 1892) gilt es als sicher, dass die Cartilago lateralis aus dem 5. Kiemenbogen der selachierähnlichen Vorfahren abzuleiten ist.

Die Copula läuft nach hinten in eine ventrale und eine dorsale Spange aus, zwischen denen sich ein Einschnitt befindet, die ventrale bildet einen langen Stiel, den sogen. Zungenbeinstiel, mit dreieckiger Verbreiterung am Ende, Cartilago triangularis, die dorsale kurze Spange endigt mit den beiden benachbarten Ansatzflächen der Hypobranchialia 2.

Die Ansatzfläche des Hypobranchiale 1 findet sich etwas caudalwärts gekehrt, ungefähr in der Mitte zwischen der des Hypobranchiale 2 und dem oralen Ende der Copula, und springt mit ihrem oralen Rande seitlich ziemlich stark vor, so dass dadurch eine rhombische Gestalt des oralen Theils der Copula bedingt wird. Besonders bemerkenswerth ist aber, dass sie nicht in derselben Frontalebene wie die des Hypo-

---

fallen. WILDER hat übrigens die WIEDERSHEIM'Schen Bezeichnungen. Ich habe mich an die GEGENBAUR'S (Lehrbuch der vergl. Anatomie 1898) gehalten.

1) E. GÖPPERT, in: Morph. Jahrb., V. 22, 1895 u. V. 26, 1898, bezeichnet den Kehlkopfknorpel von *Salamandra maculosa* als Arytänoid, welches durch Abschnürung aus der ursprünglich einheitlichen Anlage des Kehlkopfluftröhrenskelets, der Cartilago lateralis, hervorgegangen sei. Bei *Proteus* und *Menobranchnus* unterscheidet er an der noch einheitlichen Cartilago lateralis eine Pars arytaenoidea und Pars crico-trachealis.

Ich bin bei der ältern Bezeichnung geblieben, weil mir die complete Homologie des Arytänoids der Säuger mit dem Arytänoid von *Salamandra maculosa* noch nicht über allem Zweifel erhaben zu sein scheint und auch die Beurtheilung der Gestalt des Kehlkopfknorpels von *Proteus* und *Menobranchnus* mir noch zu schwierig erscheint, um einen in jeder Beziehung gesicherten Vergleich einzelner Theile desselben mit solchen von *Salamandra maculosa* zu ermöglichen.

Ich bin, im Gegensatz zu GÖPPERT, geneigt, in dem Kehlkopfskelet von *Proteus* und *Menobranchnus* secundär umgestaltete Verhältnisse zu sehen und bei *Salamandra maculosa* primitivere Formen zu suchen.

branchiale 2, sondern ventral verschoben liegt. So entsteht eine Lücke zwischen beiden Hypobranchialia, durch welche der *M. rectus profundus* (abdomino-hyoideus) hindurch tritt, um an der Dorsalfläche der Copula und des Hypobranchiale 1 zu inseriren. Die Ansatzfläche des Hypohyale findet sich jederseits nahe dem oralen Ende.

Die Verbindungen sind mit einer Ausnahme Syndesmosen, welche zum Theil aus einem eigenartigen elastischen Bindegewebspolster bestehen, auf dessen nähere Beschreibung ich hier verzichte. Eine kleine Gelenkhöhle findet sich zwischen Copula und Hypohyale. Dies lässt auf umfangreichere Bewegungen und Muskelgruppen schliessen.

Beide Hypohyalia sind durch ein die orale Spitze der Copula überziehendes kräftiges Band vereinigt.

Zwei sich kreuzende Bänder befestigen das Hyoid am Kieferapparat:

1) das *Lig. hyo-quadratum*, welches an der Aussenseite vom *Processus muscularis* zum hintern Rand des Quadratknorpels verläuft und

2) das *Lig. hyo-mandibulare*, welches lateral neben dem ersten, dieses kreuzend, von dem hintern Rande des Hyoid zum Unterkiefer gelangt. Einmal fand ich einige, dieses kleine Band begleitende Muskelfasern, welche von der dorsalen Spitze des *Ceratohyale* entsprangen und mit dem Ligament zum hintern Fortsatz des Unterkiefers verliefen. Mehrere Fasern des *M. branchio-mandibularis* (*C<sub>2</sub>md Pars branchialis* RUGE) heften sich stets an das Band an, welches so gleichzeitig die Sehne dieses Muskels darstellt.

Von der medialen Seite der dorsalen Spitze des 4. Kiemenbogenknorpels entspringt ein kräftiges langes Band mit eigenthümlichem Verlauf. Es richtet sich zunächst ventralwärts neben der *Art. pulmonalis*, kreuzt den *R. recurrens intestinalis* und den 1. Spinalnerven lateral, den 2. Spinalnerven medial und gelangt so an die Innenseite des *M. rectus abdominis profundus*, zwischen ihn und Herzbeutel, an dessen Seite es weiter ventral- und caudalwärts verläuft, um über dem Sternum in eine straffe Fasermasse überzugehen, welche einerseits eine Verstärkung des Herzbeutels bildet, andererseits in das Gekröse der Leber und das Peritoneum (Wände der *Recessus pleuro-peritoneales*) übergeht.

Ich bezeichne das Band als *Lig. branchio-pericardiacum*. Seine Bedeutung steht mit der Function des *M. interbranchialis 4* in Zusammenhang und wird dort besprochen werden.

## 2. Zungenbein- und Kiemenmuskeln der Salamander- larve.

### A. Die von VII, IX und X innervirten Muskeln des Hyoidbogens und der Kiemenbogen.

Sie scheiden sich in zwei grössere Gruppen, eine dorsale und eine ventrale. Dazu kommt noch eine kleine, in der Mitte liegende, welche von den Bewegern der Kiemenbüschel dargestellt wird.

#### a) Die dorsale Gruppe.

Sie wird durch die allgemein als Levatores arcuum branchiarum bezeichneten Muskeln gebildet.

Von den 4 Kiemenbogen tritt an den 1., 3. und 4. stets, bisweilen auch an den 2. ein solcher heran.

Dem Hyoidbogen fehlt ein Levator. Vom R. jugularis VII bez. unmittelbar aus dem VII. wird aber ein Muskel versorgt, welcher an den hintern Vorsprung des Unterkiefers ansetzt. Er kennzeichnet sich durch die Innervation als ursprünglich dem Hyoidbogen angehöriger Theil, welcher erst secundär zum Unterkiefer in Beziehung getreten ist.

Seinem Ursprung nach ist er ein branchiomeres Homologon der Levatores arcuum.

Es ist der

1) M. cephalo-(dorso-)mandibularis. Er besteht aus 2 Abtheilungen, einer tiefen und einer oberflächlichen.

α) Die tiefe Abtheilung (*Cd. m. p* Fig. 6, 14, 15) entspringt von der Seite der knorpeligen Labyrinthkapsel im Bereich des äussern Bogengangs, ventral von dem hintern Ende des hier in der Entstehung begriffenen Os squamosum, dorsal und caudal von der vom Operculum verschlossenen Fenestra ovalis (Fig. 7 u. 14), sowie ferner von dem hintersten Theile des Seitenrands des Os squamosum.

Die Fasern sind schräg ventral und oral gerichtet und setzen zum Theil unmittelbar, zum Theil durch eine kurze breite Sehne an dem hintern Vorsprung des Unterkiefers an.

Seine Nerven empfängt die tiefe Abtheilung unmittelbar aus dem VII. Stamm, bevor sich ihm die IX-VII-Anastomose beigesellt hat. Sie verlaufen ventral von dieser.

Die Untersuchung in der Schnittserie zeigt, dass dieser Theil des Muskels aus dicken Fasern ohne Wachstumszone besteht.

β) Die oberflächliche Abtheilung (*Cd. m. s* Fig. 6, 14, 15) wird von der tiefen, durch eine Arterie, Art. mandibulo-jugularis (*A. m. j* Fig. 6 u. 15) getrennt, welche an der Verbindung der Carotis interna mit

dem Aortenbogen caudal vom N. glosso-pharyngeus entspringt, über diesem nach vorn umbiegt, einen kleinen Ast an den M. lev. arc. branch. 1 abgibt und dann zwischen den beiden Portionen des M. cephalo-(dorso-)mandibularis in mehrere Aeste zerfällt. Ein Hauptast, R. jugularis, läuft zwischen den beiden Muskelabtheilungen weiter nach vorn und kommt am vordern Rande desselben neben dem R. jugularis des VII. wieder zum Vorschein.

Der Ursprung dieser Portion (*Cdm. s*) liegt dorsal von dem der tiefen am Squamosum, auf welchem sich hier, am dorsalen Rande der Fasern der tiefen Abtheilung eine kleine Muskelcrista erhebt. Sie wird nach vorn zu, wo sie zugleich den Fasern des Masseter zur Anheftung dient, allmählich höher. Von dieser kleinen Leiste und den angrenzenden Theilen des Squamosum gehen die vordern Bündel der oberflächlichen Portion aus (Fig. 14 *Cdm. s*). Sie liegt der tiefen Portion schalenförmig an. Vorn ist sie dicker, hinten setzt sie sich in eine sehr dünne Schicht fort, deren feine und nach hinten (caudal) zu immer kürzer werdenden Fasern von dem später die Rückenfaszie bildenden Bindegewebe entspringen und hinten an den M. cerato-mandibularis<sup>1)</sup> anschliessen.

Die Richtung der Fasern der oberflächlichen Abtheilung ist eine andere als die der tiefen. Während diese schräg verlaufen, sind die der erstern rein transversal lateral und ventralwärts gerichtet. Erst nahe dem Ansatzpunkt vereinigen sich beide Abtheilungen inniger.

Das Bild in der Schnittserie zeigt, dass die oberflächliche Abtheilung aus sehr feinen Fasern mit wenigen quergestreiften Fibrillen, vielem Protoplasma und vielen Kernen besteht, namentlich an der Oberfläche häufen sich die Kerne, während die medialsten Fasern schon dicker sind, immerhin aber noch weit gegen die der tiefen Portion zurückbleiben, von denen sie sich dadurch deutlich abheben. Dies kennzeichnet das rege Wachstum und die bedeutende Entwicklungsfähigkeit. In der That nimmt der Muskel auch schon während der Larvenperiode sehr an Ausdehnung und Dicke zu und bildet den M. cephalo-dorso-mandibularis des Erwachsenen, während die tiefe Portion während der Metamorphose degenerirt oder doch nur in kleinen Resten erhalten bleibt. Ihren Nerven empfängt die oberflächliche

1) Der letzt genannte Muskel ist bei andern Urodelen vielfach als eine Portion des M. cephalo-dorso-mandibularis aufgefasst worden, von dem er aber bei *Salamandra maculosa* durch Function und Innervation so weit abweicht, dass ich ihn als gesonderten Muskel beschrieben habe. Viel enger sind seine Beziehungen zum M. ceratohyoideus externus.

Portion aus dem R. jugularis VII, kurz nachdem sich diesem die IX-VII-Anastomose angelegt hat. Es schien so, als ob auch dieser Nerv ausschliesslich aus dem VII. stammte, doch war die Beimischung von einigen IX-Fasern nicht ganz sicher auszuschliessen. Der Nerv tritt von vorn her zwischen die beiden Abtheilungen und verzweigt sich von der medialen Seite aus an der oberflächlichen Portion.

Beide Abtheilungen wirken auf den hintern Unterkieferfortsatz als Hebelarm und öffnen daher den Mund. Die tiefe Portion zieht vielleicht gleichzeitig den ganzen Unterkieferapparat etwas nach hinten, wobei der Quadratknorpel in seinen Verbindungen mit dem Labyrinthknorpel caudalwärts etwas gebeugt wird.

2) *M. levator arcus branchialis 1* (Cephalo-ceratobranchialis 1) (Fig. 4 u. 5 *L. a. b. 1*). Derselbe entspringt an der knorpligen Labyrinthkapsel, meist dicht an der hintern Peripherie (Fig. 5 rechts *L. a. b. 1 o*), bisweilen ist der Ursprung etwas mehr nach der obern Fläche verschoben (Fig. 5 links *L. a. b. 1 o*).

Der Muskel ist fast parallelfasrig, an seinem Ursprung nur wenig breiter als am Ansatz an der Aussenseite des hintern Endes des 1. Kiemenbogens (*L. a. b. 1 i*).

Sein Ursprung wird von der Dorsalseite her vom *M. lev. arc. branch. 2* und 3, die Insertion vom Ursprung des *M. branchio-mandibularis* bedeckt.

Innervirt vom IX.

Function: Hebung und Adduction des dorsalen Endes des 1. Kiemenbogens.

3) *M. levator arcus branchialis 2* (Cephalo-ceratobranchialis 2) ist selten ausgebildet und besteht dann nur aus wenigen Muskelfasern, welche mit dem *Levator arc. branch. 3* zusammen vom Labyrinthknorpel entspringen.

Er setzt an der medialen Seite des dorsalen Endes des 2. Kiemenbogens ventral von den Knorpelzipfeln an und tritt so zwischen *Carotis int.* und 2. Kiemenbogenvene hindurch.

Innervirt vom 2. Kiemenbognerven.

4) *M. levator arcus branchialis 3* (Cephalo-ceratobranchialis 3) ist mit einem Theil des *M. lev. arc. branch. 4* (Fig. 4 u. 5 *L. a. b. 4 1*) zu einem Muskelbauch vereinigt, welcher an der Dorsalfläche des knorpligen Labyrinths nahe der Mitte desselben entspringt. Die Stelle wechselt etwas (wie ein Vergleich der rechten und linken Seite der Fig. 5 zeigt).

Etwa in der Mitte seines Verlaufs theilt er sich in zwei Zipfel,

von denen der laterale (*L. a. b. 3 i* Fig. 5) an der Innenseite des dorsalen Endes des 3. Kiemenbogens, der mediale an der gleichen Stelle des 4. Kiemenbogens ansetzt (*L. a. b. 4 α i*).

Sie fassen die 3. Kiemenbogenvene zwischen sich.

Der laterale Theil des Muskels (*L. a. b. 3*) erhält einen Ast des 3. Kiemenbognerven, der mediale (*L. a. b. 4 α*) einen solchen aus dem Zweige des *R. intestinalis*, welcher dem 4. Kiemenbognerven entspricht.

Die Faserrichtung ist zu der des *M. lev. arc. branch. 1* fast senkrecht. Da der Ursprung nur wenig höher liegt als der Ansatz, so kann von einer Wirkung als Heber der Kiemenbogen kaum die Rede sein. Seine Contraction muss vielmehr eine orale Verschiebung der dorsalen Enden der Kiemenbogen zur Folge haben. Seiner Function nach wäre er also ein *Protractor arc. branch. 3 und 4 dorsalis*.

5) Der zweite Theil des *M. levator arcus branchialis 4* (*L. a. b. 4 β* Fig. 4 u. 5) (*dorso-ceratobranchialis 4*) entspringt von einer die langen Rückenmuskeln deckenden, mit der Haut ziemlich fest verwachsenen Fascie.

Seine Fasern convergiren zu dem Ansatz an der hintern und medialen Seite des 4. Kiemenbogens hin. Die oralsten Fasern nehmen die dorsalen Theile der Ansatzfläche ein, die darauf folgenden schliessen sich auf einer ziemlich langen Strecke bis zur Mitte des 4. Kiemenbogenknorpels ventralwärts an. Seine caudalsten Fasern erreichen den Kiemenbogenknorpel nicht mehr, sondern gehen durch eine *Inscriptio tendinea* unmittelbar in einen Muskel über, welcher weiter unten beschrieben werden soll. Innervirt aus dem *R. intestinalis X* wie *L. a. b. 4 α*. Der Muskel hebt den 4. Kiemenbogen und unterstützt zugleich die Wirkung des *Cephalo-ceratobranchialis 3 und 4*. Dies wird durch den convergenten Verlauf seiner Fasern und die Art des Ansatzes an den 4. Kiemenbogenknorpel bedingt.

Auf den eben beschriebenen folgt noch ein weiterer Muskel, welcher zwar nicht an einem Theil des Kiemenskelets, aber doch an einem Abkömmling desselben, an der *Cartilago-lateralis* des Kehlkopfs ansetzt und ebenso wie der *M. trapezius* zu dieser Gruppe von Vagusmuskeln gehört. Es ist der

6) *M. dorso-laryngeus* (*D. l* Fig. 4 u. 5). Seine fast parallel verlaufenden Fasern entspringen von der Rückenfaszie. Nur in der dorsalen Hälfte convergiren sie etwas. Im weitem Verlauf bilden sie ein schmales Muskelband, deren Fasern sich zu einer *Inscriptio tendinea* begeben, welche mit der *Cartilago lateralis* durch eine Sehne verbunden

ist. Die genauere Beschreibung dieser *Inscriptio tendinea* und der Sehne folgt weiter unten. Seltener kommen vom *M. dorso-laryngeus* abgesprengte Fasern vor, welche an der Seite der Trachea oder auch an der ventralen Mittellinie ansetzen (Fig. 11). Ich fand sie bei einer Larve. Durch das Fehlen einer *Inscriptio tendinea* kennzeichnen sie sich deutlich als zum *M. dorso-laryngeus* gehörige Absprengungen. Bei *Perennibranchiaten* und *Derotremen* kommt ein selbständiger, kräftiger ausgebildeter Muskel, *M. dorso-trachealis*, vor, welcher ein Homologon dieser Fasern ist (Fig. 11 *Dtr* links).

Innervirt wird der Muskel durch mehrere Aeste des *R. intestinalis X*. Seine Function besteht in einer Erweiterung der Stimmritze und in einer Zusammenschnürung der hintern Pharynxgegend.

Für seine topographische Lage sind folgende Punkte von Wichtigkeit:

Die 4. Kiemenbogenvene, welche sich aus dem Hauptstamm der 4. Kiemenbogenarterie und nur wenigen im 4. Kiemenblättchen verlaufenden Gefässen bildet — ein Kiemenbüschel hat der 4. Kiemenbogen bekanntlich nicht — umschlingt die Falte zwischen 4. Kiemenblättchen und der die Gegend hinter den Kiemenbogen deckenden Haut und gelangt so an die laterale Seite des *M. dorso-laryngeus*, an ihr noch eine kleine Strecke ventralwärts verlaufend, um dann zwischen *Dorso-cerato-branchialis 4* (*L. a. b. 4*) und *Dorso-laryngeus* nach innen und vorn zu treten und sich mit der 3. Kiemenbogenvene zu verbinden. An der Durchtrittsstelle zwischen den genannten beiden Muskeln entspringt die *Art. pulmonalis*. Bekanntlich<sup>1)</sup> fliesst der Blutstrom in der Strecke der 4. Kiemenvene vom Ursprung der Pulmonalarterie bis zur Vereinigung mit der 3. Kiemenvene nicht oralwärts, sondern caudalwärts. Die Pulmonalarterie bezieht also bei der Larve ihr Blut zum kleinern Theil aus der 4. Kiemenvene, zum grössern Theil durch die eben begrenzte Strecke aus der 2. und 3. Kiemenvene. Dem entsprechen die Verhältnisse der Dicke dieser Theile zu einander.

Die Pulmonalarterie wendet sich von ihrem Ursprung, aussen vom *M. dorso-laryngeus* verlaufend, im Bogen ventralwärts und wird hier vom *N. recurrens* des *R. intestinalis X* und dem 1. und 2. Spinalnerven ventral bzw. lateral gekreuzt. Sie selbst begleitet eine Strecke den Hauptstamm des *N. intestinalis X* (Fig. 14)<sup>2)</sup>.

1) s. BOAS, Beiträge zur Angiologie der Amphibien, in: *Morph. Jahrb.*, 1883.

2) Vgl. auch GÖPPERT, Kehlkopfmusculatur, in: *Morph. Jahrb.*, V. 22, 1895.

Der *M. dorso-laryngeus* und *dorso-cerato branchialis* 4 liegen dem *M. trapezius* an, dessen Fasern die der erst genannten Muskeln zum Theil kreuzen. Der hintere Theil des *M. trapezius* hat mit dem *M. dorso-laryngeus* fast gleiche Faserrichtung und ist an seinem Ursprung mit diesem verwachsen. Die Occipitalportion des Trapezius ist in diesem Stadium sehr unansehnlich und von der *Portio dorsalis* meist durch eine Lücke geschieden, ähnlich wie das bei *Triton taeniatus* noch im entwickelten Zustand der Fall ist; sie entspringt caudal und etwas medial vom Ursprung des *Levator arc. branch.* 3 + 4 am knorpligen Labyrinth (Fig. 5 *Tr'o*), manche Verschiedenheiten in Stärke der Ausbildung und in Bezug auf die Ursprungsstelle zeigend.

b) Die ventrale Gruppe.

1) *M. interhyoideus* (*C<sub>2</sub>hw* RUGE). Er gehört ebenso wie der nächste zu den vom VII. versorgten Muskeln, wobei es freilich zunächst offen bleibt, in wie weit sich der IX. durch seine Facialisanastomose an der Innervation betheiligt.

Er entspringt vom lateralen Ende des Ceratohyale neben und über dem Ansatz des *Lig. hyo-quadratum*, also von dem hintern Muskelfortsatz und zwar von seiner äussern Seite (Fig. 1 u. 3 *J.h*).

Die caudal gelegenen Fasern entspringen am Ceratohyale am meisten dorsal, die oral gelegenen am meisten ventral, beider Ansatz ragt über den Muskelfortsatz, an dem die mittlern kräftigsten Theile des Muskels entspringenden, hinaus.

Seine Fasern verlaufen gebogen um den ventralen Rand des Ceratohyale. Weiterhin divergiren sie fächerförmig. Während die caudalen Fasern eine rein transversale Richtung einschlagen, wenden sich die oralen dem Kieferwinkel zu, ohne ihn zu erreichen. Sie inseriren sämmtlich an der ziemlich breiten, sehnigen Mittellinie, und durch deren Angriffspunkt am Kieferwinkel ventral vom *M. intermandibularis anterior* (*Submentalis*). Der vordere Theil, welcher sich durch seine feinem und in lebhafter Vermehrung begriffenen Elemente von dem hintern abhebt, liegt über dem *M. intermandibularis posterior* (Fig. 8 *Jh*). An seine hintern Fasern schliessen sich die des *M. interbranchialis* 1 an. Seltener decken letztere die des erstern etwas.

Zwischen dem *M. intermandibularis posterior* und *interhyoideus* befindet sich eine Tasche der Mundhöhle, welche, vorn ziemlich breit, sich nach dem Hinterende des Unterkiefers zu verjüngt. Hier liegt sie unmittelbar unter der die Intermandibularregion deckenden Haut (Fig. 8 u. 9 *Pl. hm*). Sie entspricht der Lage nach der Schlundspalte zwischen Kiefer- und Hyoidbogen, also der Spritzlochkieme der Selachier.

Bei Embryonen von *Salamandra maculosa* besteht neben dem caudalen Rande des M. intermandibularis posterior, medial vom Unterkiefer, also zwischen den Mm. intermandibularis und interhyoideus, noch eine Verbindung des Mundhölenepithels der Tasche mit dem Epithel der äussern Haut, ein Beweis, dass es sich um einen echten Rest der Kiemenspalte handelt, nicht um eine secundäre Taschenbildung.

Innervirt wird der M. interhyoideus vom R. jugularis VII. Seine Function ist auch für die morphologische Umgestaltung während der Metamorphose von Interesse.

Sein Anfang ist um das hintere Ende des Ceratohyale und den an dasselbe ansetzenden M. ceratohyodeus externus gerollt, namentlich trifft dies für die hintern Fasern zu. Die Fortsetzung ihrer Zugrichtung bildet das Lig. hyo-quadratum<sup>1)</sup>. Der Muskel spannt also das Lig. hyo-quadratum an und wirkt als Constrictor der hintern Zungenbein- und vordern Kiemengegend.

Mit dieser Anspannung der hintern Theile des Muskels und des Lig. hyo-quadratum in transversaler Richtung verändert auch das Ceratohyale seine Lage. Das hintere Ende wird nach oral- und dorsalwärts verschoben und in Folge der Rollwirkung der hintern Fasern um seine Axe gedreht, supinirt. Hierfür ist das Gelenk zwischen Copula und Hypohyale von Bedeutung.

Gleichzeitig verhindert das Lig. hyo-mandibulare eine Mitbewegung des obern Endes des Ceratohyale nach innen. Da es aussen vom Lig. hyo-quadratum verläuft, wird die Bewegung in der genannten Richtung zur Folge haben, dass sich der Scheitel des Winkels, den das Lig. hyo-mandibulare mit dem Ceratohyale bildet, am Ende dieser Bewegung etwa am Ansatz des Lig. hyo-quadratum am Quadratknorpel befindet.

Damit verbindet sich nun noch eine Hebelwirkung der hintern Fasern. Da dieselben nämlich dorsal und caudal vom Ursprung des Lig. hyo-quadratum an dem hintern Ende des Ceratohyale ansetzen, so müssen sie diese Ansatzpunkte über den Ursprung des Lig. hyo-quadratum als Hypomochlion ventralwärts ziehen und dadurch eine Hebung der vordern Spitze des Ceratohyale und des ganzen Zungenbein-Kiemenbogenapparats bewirken.

---

1) Bisweilen findet man bei der Larve den mittlern Theilen des Muskels angehörige Fasern, welche an dem Lig. hyo-quadratum ansetzen, ohne mit dem Hyoid sich zu verbinden.

Die vordern Theile des Muskels, welche durch die Linea alba an dem Unterkieferwinkel ansetzen, verstärken diese Wirkung, namentlich aber die orale Verschiebung des hintern Endes des Zungenbeinbogens.

Der Muskel wirkt somit als Heber und Vorwärtsstrecker der Theile des Mundhöhlenbodens, welche später die Zunge bilden. Er drückt dieselben bei geschlossenem Kiefer gegen die mit Zähnen besetzten Vomera und dient dem Festhalten der Beute. Durch die Drehung der Hyoide wird dabei eine Verbreiterung der Zungenfläche und Glättung ihrer Falten bewirkt.

2) *M. interbranchialis* 1 (Fig. 3 u. 4, 6—9 *J.b. 1*) ist ein schwacher Muskel, dessen Fasern zum Theil ohne Unterbrechung an der Bauchseite, transversal vom dorsalen Muskelvorsprung des 1. Kiemenbogens der einen Seite zu dem der andern verlaufen. Die Mittellinie ist durch eine sehnige Unterbrechung eines Theils der Fasern mehr oder weniger ausgeprägt. Ein Theil der Fasern, der caudalste, endigt, ohne die Mittellinie zu erreichen, an der Haut der die Kiemenspalten deckenden Falte, zwischen deren beiden Blättern der Muskel liegt und deren hintern Rand er bildet. Nicht alle Fasern des Muskels entspringen aber von dem Muskelfortsatz des 1. Kiemenbogens unmittelbar. Ein Theil, der vordere, nimmt von dem den *M. Ceratohyoideus externus* deckenden Sehnenblatte Ursprung und wirkt erst durch dieses auf das Ceratobranchiale 1. Bisweilen sind auch einige Fasern vorhanden, welche ohne jede Beziehungen zum 1. Kiemenbogen von dem zwischen Hyoid und 1. Kiemenbogen gelegenen straffen, mit der Haut ziemlich fest verwachsenen Bindegewebe entspringen.

Innervirt vom *R. jugularis* VII. Seine Function ist die eines Adductor des 1. Kiemenbogens und eines Constrictor der vordern Kiemengegend und Schliesser der 1. Kiemenspalte.

3) *M. cerato-hyoideus externus* (*Ceratobranchiohyoideus lateralis*, *Ch. e* Fig. 3—9).

Dieser grosse, kräftige Muskel entspringt von der Aussenseite der hintern Verbreiterung des Ceratobranchiale 1 (Fig. 5 *Ch. e. o*), ventral vom *M. cerato-mandibularis* (*C<sub>2</sub>md* RUGE, *C. m* Fig. 4, *C. mo* Fig. 5) mit diesem an seinem Ursprung eng verbunden. Er verläuft lateral von der ersten Kiemenspalte, ziemlich parallelfasrig und inserirt an der medialen und ventralen Fläche des Ceratohyale in seiner ganzen Länge. Sein Ansatz greift auch noch auf die ventrale Seite des Hypohyale über (Fig. 3 *Ch. e. i*).

Innervirt von mehreren kleinen Aesten des *R. jugul.* VII und

einem kräftigern, welcher um den hintern Rand des *M. interhyoideus* nach innen sich herumschlägt (Fig. 6—9 *r. m. a. che*).

Seine Function besteht in einer Annäherung des hintern Theils des *Ceratobranchiale* 1 an das Hyoid. Er erweitert dadurch sämtliche Kiemenspalten.

4) *M. cerato-mandibularis* (Fig. 4, 6, 7 *Cm*, Fig. 5 *Bm. o*).

Dieser meist als eine Portion des *Cephalo-dorso-mandibularis* aufgefasste Muskel entspringt an der Aussenseite des *Ceratobranchiale* 1, dorsal vom *M. ceratohyoideus externus*. Seine parallel verlaufenden Fasern vereinigen sich grössten Theils mit denen des *M. dorso-mandibularis* zu einer am Unterkiefer ansetzenden Sehne.

Einige Fasern benutzen stets das *Lig. hyo-mandibulare* als Sehne (Fig. 7).

Als seltenere Absprengungen kommen Fasern vor, welche von der dorsalen Spitze des Hyoids entspringen und neben dem *Lig. hyo-mandibulare* zum Unterkiefer ziehen.

Der Muskel empfängt seine Nerven aus dem *R. jugularis VII* nach Vereinigung mit der *IX-Anastomose*. Dieselben entspringen gemeinsam mit solchen, welche den *Ceratohyoideus externus* und den *Interbranchialis* 1 versorgen. Die engere Zusammengehörigkeit dieser drei Muskeln wird dadurch gekennzeichnet.

Ansatz und Ursprung heften an beweglichen Skelettheilen an. Da seine Faserrichtung aber gegen eine Bewegung des Unterkiefers spricht und andererseits die Bedingung für die Möglichkeit einer Wirkung auf den Unterkiefer fehlt, dass nämlich der Ursprung am 1. Kiemenbogen festzustellen ist, so kann kein Zweifel darüber gelassen werden, dass der Ansatz am Unterkiefer als *punctum fixum* zu betrachten ist und seine Function in einer Vorwärts- und Abwärtsbewegung des dorsalen Endes des 1. Kiemenbogens und damit in einer Erweiterung der Kiemenspalten besteht.

Gleichzeitig wird die Bewegung durch das *Hypobranchiale* 1 auf die *Copula* übertragen und die Wirkung des *M. interhyoideus* unterstützt werden.

5) *M. Ceratohyoideus internus* (*Ch. i* Fig. 2 u. 3) entspringt vom ventralen Muskelvorsprung des *Ceratobranchiale* 1. Der parallelfasrige, an seinen beiden Enden etwas verjüngte, auf dem Querschnitt ovale, fast runde Muskelbauch geht nach vorn in eine Sehne über, welche an der medialen Seite des *Capitulum* des *Ceratohyale* ansetzt und deren Fasern sich als Verstärkung des *Perichondrium*s über das Gelenkpolster zwischen *Ceratohyale*

und Hypohyale an der medialen und caudalen Seite des letztern verfolgen lassen.

Der Muskel macht einen durchaus einheitlichen Eindruck.

Die Innervation muss daher auffallen. Er erhält einen kräftigen Ast aus dem Ramus posttrematicus des IX. Dieser tritt von der dorsalen Seite her in den Muskel ein und verbreitet sich in seinen dorsalen und centralen Theilen.

Ein zweiter Nerv stammt aus einem ventral von den Kiemenbogen gelegenen motorischen Geflecht, welches zum grössern Theil dem R. recurrens des N. intestinalis X, zum kleinern dem R. posttrematicus des 2. und 3. Kiemenbogens angehört.

Der aus diesen 2 oder 3 verschiedenen Antheilen gebildete Nerv tritt von der Ventralseite her an den Muskel heran und zerfällt hier in 2 oder 3 Aeste, welche sich an der ventralen Oberfläche des Muskels ziemlich weit verbreiten (Fig. 2 u. 3). Der Muskel wirkt in gleichem Sinn wie der Ceratohyoideus externus. Er zieht das Ceratobranchiale 1 an seinem ventralen Muskelfortsatz nach vorn (oralwärts) und wirkt dadurch als Erweiterer der Kiemenspalten.

6) Mm. cerato-hypobranchiales (Adductores arcuum branchialium) (1), 2 und 3 (*Chbr* Fig. 2 u. 3).

Diese kleinen Muskeln entspringen von der medialen Seite der ventralen Muskelvorsprünge des 2. u. 3. Ceratobranchiale. Selten kommt auch ein dünner, sehr schwacher Ursprung vom ventralen Muskelvorsprung des Ceratobranchiale 1 hinzu (Fig. 9 *Chbr*). Beide oder die 3 Bäuche vereinigen sich ungefähr in der Mitte ihrer Verlaufsstrecke. Die Muskelfasern enden an der Seite des Abdomino-hyoideus (Rectus profundus hypobranchialis) und wirken durch Züge straffen Bindegewebes auf das orale Ende des Hypobranchiale 1 und die Copula. Die Ursprünge liegen über (dorsal von) den Mm. subceratobranchiales (s. u. No. 7).

Innervation vom R. recurrens N. intestinalis X. Eine Betheiligung des R. posttrematicus 2 und 3 wurde nicht gefunden, ist aber bei den verwickelten Verhältnissen und der Schwierigkeit der Untersuchung nicht ganz sicher auszuschliessen. Jeden Falls ist sie sehr gering.

Der Verlauf der Fasern dieser Muskeln ist dem des Ceratohyoideus internus fast gleich gerichtet. Sie ziehen das Ceratobranchiale 2 und 3 am ventralen Muskelfortsatz oral-, ventral- und medialwärts und wirken so mit als Oeffner der Kiemenspalten.

7) *Mm. subceratobranchiales* (*Seb* Fig. 2 u. 3, *Constrictores arcuum branch.*).

Es sind drei kleine Muskeln, von denen der erste am ventralen Muskelvorsprung des Ceratobranchiale 1, der zweite von dem des Ceratobranchiale 2, der dritte von dem des Ceratobranchiale 3 entspringt. Alle drei verlaufen parallelfasrig caudal- und etwas medialwärts und setzen neben einander, der 1. medial, der 2. mitten, der 3. lateral an der Ventralseite des Ceratobranchiale 4 an (Fig. 3 *Seb*).

An der Innervation betheiligen sich der *R. recurrens N. intestinalis X* und die *Rr. posttrematici 2* und *3*.

Die Muskeln nähern durch ihre gemeinsame Contraction die Kiemenbogen und verschliessen dadurch die 2., 3. und 4. Kiemenpalte, bei getrennter Anspannung auch die 3. oder 2. und 3. allein.

8) *M. interbranchialis 4* (*Hyo-pharyngeus*, GÖPPER, *Jb. 4* Fig. 2 u. 3).

Er bildet eine breite Muskelplatte, welche zwischen den beiden Ceratobranchialia 4 dorsal vom Bulbus arteriosus und vom oralen Theil des Herzbeutels, ventral vom Pharynx ausgespannt ist.

Seine vordern Fasern sind schräg medial und oralwärts gerichtet. Die vordern Ränder der beiderseitigen Muskeln bilden einen spitzen Winkel. Aber auch die hintersten Fasern haben noch keine ganz transversale Richtung, sondern schliessen einen stumpfen Winkel von etwa  $120^{\circ}$  ein. Sein Ursprung ist ein dreifacher:

*α*) Von der medialen Seite der ventralen Hälfte des Ceratobranchiale 4.

*β*) Daran anschliessend von der *Inscriptio tendinea*, an welche von der andern Seite ein Theil des *M. dorso-ceratobranchialis 4* ansetzt. Diese *Inscriptio tendinea* bildet die caudale Fortsetzung sowohl des Ansatzes des *Interbranchialis 4* wie des *dorso-ceratobranchialis 4* am 4. Kiemenbogen.

*γ*) An dem *Lig. branchio-pericardiacum* (s. o. S. 472; Fig. 10 u. 11 *L.br.p*) und durch dieses an der medialen Seite des Dorsalendes des Ceratobranchiale 4. Die Fasern beider Seiten verbindet eine sehnige *Linea alba*, welche nach dem Kehlkopf zu sich etwas verbreitert. Sie ist mit dem ventral von ihr gelegenen Herzbeutel fest verwachsen, mit dem Pharynx nur lose verbunden. Nach dem Schwanze zu schliessen sich die Fasern des *M. dorso-laryngeus* unmittelbar an.

Innervirt aus dem seine Fasern ventral kreuzenden *R. recurrens intest. X* und bisweilen auch einigen selbständigen kleinen Aesten des *N. intestinalis X*.

Die Verkürzung des Muskels muss einen doppelten Erfolg haben.

Einmal nähert er die beiden Ceratobranchialia 4 einander und theiligt sich dadurch an der Erweiterung der Kiemenspalten, zugleich die hintere Pharynxgegend bei Mitwirkung des M. dorso-ceratobranchialis und cephalo-ceratobranchialis 4 zusammenschnürend.

Dann aber muss seine Anspannung eine Verschiebung der vordern Ansatzpunkte an der Linea alba in caudaler Richtung bewirken und damit eine Bewegung des Herzbeutels und des Truncus arteriosus nach dem Schwanz zu verursachen. Die Function des Muskels steht in interessanter Wechselbeziehung zu der des Lig. branchio-pericardiacum, an dem ein Theil seiner Fasern ja inserirt. Die Contraction des Muskels muss eine Erschlaffung des Bandes zur Folge haben. Dadurch erhalten Herz und Leber aber erst den Spielraum, welcher nothwendig ist, um sich caudalwärts verschieben zu können. Bei Erschlaffung des M. interbranchialis 4 wird das Ligament durch die Elasticität des Kiemenskelets wieder gespannt, und Herz und Leber werden so in ihre Lage zurückgebracht.

Für den Vergleich von Bedeutung ist ferner die Frage, wo die hinter dem 4. Kiemenbogen gelegene Kiemenspalte zu suchen ist. Bei jüngern Embryonen findet man die ihr entsprechende Verbindung des Epithels der Mundhöhle mit dem des Pharynx caudal neben der Inscriptio tendinea (die Stelle ist in Fig. 10 mit einem rothen Kreuzchen bezeichnet) hinter dem 4. Kiemenbogen, also zwischen 2. und 3. Portion des M. interbranchialis 4. Es könnte daraus die Berechtigung bestritten werden, die 3. Portion dieses Muskels mit den beiden andern zu einem Ganzen zu vereinigen. Vergleiche darüber die Erörterungen S. 450—458.

Auch die Beschreibung der Lage des sogen. Suprapericardialkörpers (postbranchialen Körpers) ist hier einzufügen.

Bekanntlich<sup>1)</sup> entwickelt sich derselbe auch bei *Salamandra* als eine Wucherung des Epithels der Schlundwand, als ein solider Zellenzapfen, aber nicht an der Stelle, wo man eine 6. Schlundspalte erwarten sollte<sup>2)</sup>, sondern weiter medial, etwa in der Mitte zwischen Kehlkopfeingang und 4. Kiemenbogen. Die Verbindung des Zapfens mit dem Schlundepithel liegt oral vom vordern (oralen) Rand des M. interbranchialis 4. Die spätere Lage und Form nach Lösung dieser

1) MAURER, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, in: Morph. Jahrb. 1888, V. 13, p. 319 u. 362.

2) Hierin stimme ich nicht mit MAURER überein.

Verbindung — die übrigens häufig in später Larvenperiode, ja beim ausgebildeten Thier nach der Metamorphose bisweilen noch aufgefunden wird — ist eine nicht ganz gleichartige.

Meist findet man bei Larven mit vorgeschrittener Entwicklung den Suprapericardialkörper in Form eines weissen Stäbchens der Caudalseite der 4. Kiemenarterie anliegen (Fig. 3 *cs*). Sein caudales Ende überragt den Vorderrand des *M. interbranchialis* 4 bisweilen erheblich (mehr als in Fig. 3). In andern Fällen besteht auch dorsal ein gleicher Zapfen, so dass der Körper wie eine Klammer dem Vorderrand des Muskels aufsitzt. Was mir aber von besonderm Interesse zu sein scheint, ist die histologische Structur dieses Körpers (Fig. 45, Taf. 31). Er besteht im vorgerückten Larvenstadium aus zwei verschiedenen Zellenarten; die lateralen (Fig. 45) sind kleine, den Charakter von Epithelzellen sicher erkennen lassende, die medialen dagegen grosse, bläschenförmige Zellen mit grossen Kernen, die denen der embryonalen Knorpelanlagen nicht unähnlich sind.

Die Lage derselben zu einander bringt den Gedanken nahe, in den lateralen Zellen Kiemenspalten-, in den medialen Kiemenspaltenreste zu sehen.

Der Befund fordert zu genauerer Untersuchung auf. So lange nicht durch genaueres Studium der Entwicklung erwiesen ist, dass die medialen Zellen anderer Herkunft sind als die lateralen, wäre es verfrüht, ihre Bedeutung weiter zu erörtern. Mir fehlte zur Weiterverfolgung dieser Frage das Material.

An der Stelle, wo man die 6. Schlundspalte erwarten sollte, findet man bei diesen Stadien die wirklichen oben beschriebenen Reste derselben. Dass es dennoch möglich ist, dass auch der Suprapericardialkörper als ein Rest eines Theils der 6. Schlund-(5. Kiemen-)Spalte zu betrachten ist, soll nicht von der Hand gewiesen werden.

Es ist sehr wohl denkbar, dass in Folge der eingreifenden Umgestaltungen Theile der 6. Schlundspalte von ihrer ursprünglichen Stelle verschoben worden sind. Der Beweis dafür steht allerdings noch gänzlich aus.

#### 9) Die Kehlkopfmuskeln.

Der *M. dorso-laryngeus* endigt, wie bereits oben gesagt, an einer *Inscriptio tendinea*, von deren oralem Ende eine kräftige Sehne zum Muskelfortsatz der *Cartilago lateralis* führt. Vom ventralen Ende der *Inscriptio tendinea* setzen sich Fasern straffen Bindegewebes zu dem aus dem Ringmuskel hinten hervorragenden caudalen Ende des *Cartilago lateralis* fort. Die *Inscriptio tendinea* bildet den Ursprung

a) der *Mm. laryngei dorsalis* und *ventralis* (GÖPPERT). Beide gehören eng zusammen. Ich vereinige sie unter dem Namen *M. interlateralis* (*Ilv* u. *Ilđ* Fig. 10 u. 11).

Die Fasern richten sich medialwärts und setzen zum kleinern Theil dorsal von dem Luftweg, caudal vom Kehlkopfeingang, zum grössern Theil ventral und oral vom Kehlkopf an die Mittellinie an. Meist schieben sich die ventralen Fasern (*M. laryngeus ventralis*) etwas über die der hintersten Abtheilung des *M. interbranchialis* 4 nach vorn (Fig. 10). In frühen Stadien der Embryonalentwicklung liegen beide Fasergruppen völlig in einer Frontalebene, der Kehlkopfeingang durchsetzt sie mitten in dorso-ventraler Richtung. In der spätern Entwicklung verschiebt sich dieses Verhältniss dadurch, dass der Kehlkopfeingang immer mehr eine caudalwärts gerichtete Lage gewinnt. Während der *M. laryng. dorsalis* in seiner Entwicklung bald stehen bleibt, gewinnt der *M. lar. ventralis* an Ausdehnung nach hinten und überdeckt so einen Theil der ventralen Kehlkopfwand.

Ein Theil der von der *Inscriptio tendinea* entspringenden Fasern erreicht nicht unmittelbar die Mittellinie, sondern setzt an die *Cartilago lateralis* an oder verschmilzt mit dem Ringmuskel, der so den innigsten Zusammenhang mit den beiden *Mm. laryngei* zeigt. Die Angabe von GÖPPERT (in: *Morph. Jahrb.*, V. 22), dass *Salamandra maculosa* ein *Laryngeus dorsalis* fehle, ist irrthümlich.

b) Der *M. constrictor aditus laryngis* entspringt von der Mittellinie ventral vom Kehlkopfeingang. Er umkreist beiderseits die *Cartilago lateralis* und verbindet sich in der dorsalen Mittellinie mit dem der andern Seite und zwar caudal vom Kehlkopfeingang. Die Fasern sind also schräg von ventral und oral nach caudal und dorsal gerichtet. Ein Theil der Fasern setzt mit solchen des *M. interlateralis* gemeinsam an die *Cartilago lateralis* selbst an. Das an dem Fortsatz dieses Knorpels ansetzende *Lig. dorso-laryngeum* verläuft stets dorsal und oral von dem Muskelring.

Die bei jungen Larven stets vorhandene Schrägstellung des Muskels (Fig. 10) macht während der Metamorphose mehr und mehr der rein transversalen Faserrichtung Platz, welche bei erwachsenen Thieren die Regel ist.

Dies hängt wiederum mit der oben erwähnten Umgestaltung des Kehlkopfeingangs zusammen. Der Ringmuskel besteht bei der Larve aus kern- und protoplasmareichen feinen embryonalen Fasern, welche nur sehr wenige quergestreifte Fibrillen enthalten. Die Kehlkopfmuskeln werden durch den *R. laryngeus* des *N. recurrens intestinalis* X versorgt.

Ueber die Function derselben während des Larvenlebens ist es schwer, ein völlig klares Bild zu gewinnen.

In den mikroskopischen Präparaten und unter dem Präparirmikroskop erschien der Kehlkopfeingang stets als eine fast geschlossene lange schmale Ritze, und auch das Innere des Kehlkopfs stellte auf dem Schnitt eine schmale, dorso-ventral gerichtete, fast geschlossene Spalte dar. Dies ist augenscheinlich die gewöhnliche Ruhestellung, und es entsteht die Frage, durch welche Kräfte dieser Verschluss bei der Larve erhalten bleibt. Hierfür könnte als nächstliegende Ursache der *M. constrictor ad. lar.* in Frage kommen. Die histologische Beschaffenheit seiner Fasern macht aber eine Function unwahrscheinlich, und bei *Triton* z. B. ist die Zahl der embryonalen Ringfasern auch so gering, dass sie hierfür nicht in Betracht gezogen werden können. Man könnte dann ferner an den *M. interlateralis* (*Mm. laryngei dorsalis* und *ventralis*) denken. Wenn sich dieselben ohne gleichzeitige Verkürzung des *M. dorso-laryngeus* zusammenzögen, könnten sie aber wegen des weiten Spielraums ihres Ansatzpunktes an der *Inscriptio tendinea* schwerlich irgend eine Wirkung auf das Kehlkopflumen ausüben. Die *Inscriptio tendinea* würde der *Cartilago lateralis* genähert und das *Lig. dorso-laryngeum* erschlafft werden, aber ein seitlicher Druck auf die Kehlkopfknorpel und eine seitliche Compression wäre auch so unmöglich.

Anders liegt die Sache bei gleichzeitiger Anspannung des *M. dorso-laryngeus*. Ausser der Zusammenschnürung des Pharynx würden auch die Ansatzpunkte der ventral und dorsal vom Kehlkopf an der Mittellinie sich anheftenden Fasern einander genähert werden, soweit die dazwischen liegenden Kehlkopfknorpel dies gestatten. Es würde das eine Compression sein, welche eine Verengerung in dorso-ventraler Richtung hervorrufen könnte, also gerade senkrecht zu der, welche der oben angenommenen Ruhestellung entspräche, und der Uebergang zu derselben setzte eine vorübergehende weitere Oeffnung des Kehlkopfeingangs voraus. Ein Verschluss wäre aber wegen der dazwischen liegenden Knorpel auf diese Weise auch unmöglich<sup>1)</sup>. Es bleibt also nichts übrig, als die Spannungsverhältnisse der Pharynxwand und ihrer Umgebung und die Elasticität dieser Gewebe als Ursache für die Auf-

---

1) Bei *Menobranchus* und *Proteus* kann in Folge der eigenthümlichen Beschaffenheit der *Cartilago lateralis* durch die Contraction der *Mm. laryngei* sehr wohl ein seitlicher Druck auf die Kehlkopfwände ausgeübt und ein Verschluss des Eingangs herbeigeführt werden. Vgl. GÖPPER und WILDER, l. c. und Anlage IV u. V.

rechterhaltung des Verschlusses anzusehen. Bei der geringen Grösse der Theile kann diese Vorstellung wohl genügen. Auf Grund derselben erklärt sich die Wirkung der Muskeln im Uebrigen leicht. Bei der Verkürzung des *M. dorso-laryngeus* wird die *Cartilago lateralis* am *Ligamentum dorso-laryngeum* jederseits lateralwärts gezogen und das Lumen des Kehlkopfs dadurch erweitert. Gleichzeitig schnürt der Muskel den Pharynx ab<sup>1)</sup>. Hierbei wirkt der dorsale Theil des *M. interlateralis*, welcher die Faserrichtung des *M. dorso-laryngeus* fortsetzt, unmittelbar mit. Der ventrale Theil aber, welcher schräg oralwärts gerichtet ist (Fig. 10), wird den vordern Winkel des Kehlkopfeingangs caudalwärts ziehen, dadurch gleichzeitig zur Oeffnung desselben beitragen und vor allem den Kehlkopfeingang aus seiner frontalen in eine mehr transversale Ebene stellen, so dass er der vom Munde her eintretenden Luft offen gegenüber gestellt wird.

Gleichzeitig wird der *M. interlateralis* regulirend auf das Maass der Oeffnung im Verhältniss zur Abschnürung des Pharynx einwirken.

Ich sehe also in den *Mm. laryngei* auch in Bezug auf die Erweiterung des Kehlkopfs Synergisten, nicht Antagonisten des *M. dorso-laryngeus*.

Aber noch während der Metamorphose tritt hier ein Wechsel ein, der sich schon während des Larvenlebens anbahnt.

c) Die Muskeln der Kiemenbüschel, *Mm. levatores und depressores branchiarum* 1—3 (*Mm. cerato-branchiales* 1—3 ventrales und dorsales).

Diese kleinen, mehr zur Adduction als zum Heben und Senken der Kiemenbüschel bestimmten Muskeln sind von geringer morphologischer Bedeutung.

Der *M. levator branch.* 1 (*L.b.1* Fig. 4, 6, 7) entspringt vom Dorsalende des 2., die *Mm. levatores branch.* 2 und 3 (*L.b.2* u. *3* Fig. 4, 6, 7) vom Dorsalende des 3. Kiemenbogens. Alle drei heften sich an die Haut der Kiemenbüschel an. Der 1. wird vom 2. Kiemenbogensnerven<sup>2)</sup>, der 2. vom 2. und 3. Kiemenbogensnerven, der 3. vom 3. Kiemenbogensnerven versorgt.

Die *Mm. depressores branch.* 1—3 (Fig. 6 u. 7 *D.b.1*) bestehen aus wenigen, meist weit aus einander liegenden Muskelfasern, welche von der ventralen und lateralen Kante der *Ceratobranchialia* im Be-

1) Vgl. GÖPPERT, l. c.

2) Seltner betheiltigt sich auch der IX.

reich der ventralen Hälfte zum Theil auch aus dem Bindegewebe der Kiemenblättchen ventral von den Kiemenarterien entspringen und streckenweise in den Kiemenblättchen verlaufend sich an die Haut der Kiemenbüschel ansetzen. Die Muskelbündel liegen stets medial von der Kiemenarterie, haben also Kiemenarterie und Nerv zu ihrer Seite.

Die Mm. depressores br. 1<sup>1)</sup> und 2 werden vom 2. Kiemenbogennerven, der M. depressor br. 3 vom 3. Kiemenbogennerven versorgt.

### B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

Sie ist eine Fortsetzung des M. rectus abdominis und gliedert sich wie dieser in eine oberflächliche, Rectus superficialis hypobranchialis (sterno-hyoideus und genio-hyoideus mit hyo-glossus) und eine tiefe Schicht, Rectus profundus hypobranchialis (abdomino-hyoideus). Beide Schichten sind bei der Larve nicht scharf geschieden.

1) M. genio-hyoideus (medialis; rectus superficialis hypobranchialis anterior) (Fig. 2 u. 9 *G. h*) ist ein schlanker, parallelfasriger Muskel, welcher vom Unterkiefer etwas seitlich von der Mittellinie dicht über dem M. intermandibularis anterior (submental) entspringt. Er verläuft neben der Mittellinie caudalwärts und kommt so unter das Hypohyale und Hypobranchiale 1 zu liegen, um dann neben dem Stiel der Copula zu der Cartilago triangularis zu gelangen, an deren oraler Seite sämtliche Fasern sich anheften.

Innervirt wird der Muskel aus einem Nervenstamm, der sich aus dem 1. und 2. Spinalnerven und, nach den Verhältnissen beim Erwachsenen zu schliessen, aus feinen Nerven bildet, welche mit dem X verschmolzen aus dem Schädel treten und neben der Art. vertebralis collateralis zum 1. Spinalnerven gelangen, dessen ventralen Ast zur hypobranchialen spinalen Musculatur begleitend. Diese Nerven sind wahrscheinlich als die Reste der spino-occipitalen Nerven der Selachier zu betrachten. Näheres wird bei der Beschreibung der Nerven zu finden sein.

Den aus diesen 3 Bestandtheilen zusammengesetzten Nervenstamm der Amphibien will ich als N. hypobranchialis bezeichnen, um gleichzeitig zum Ausdruck zu bringen, dass derselbe nicht mit dem XII. Gehirnnerven der Säugethiere in allen Stücken homolog ist.

Durch seine Verkürzung nähert der Muskel die Cartilago triangularis dem Unterkieferwinkel. Seine Wirkung wird durch den Copulastiel auf die Hyoidcopula übertragen und besteht in einer Hebung und

1) Seltner theiligt sich auch an der Versorgung des M. depressor br. 1 der IX.

Vorwärtsbewegung derselben und damit des gesammten Hyoidapparats. Er wirkt so in gleichem Sinn wie der *M. interhyoideus* [S. 478 b) 1].

2) *M. genio-glossus* (*Ggl* Fig. 26).

Dieser Muskel ist bei der kurz vor der Metamorphose stehenden Larve noch von sehr geringer Ausbildung und muss sich seines Namens erst durch seine Weiterentwicklung würdig erweisen. Denn seine Fasern reichen noch nicht bis in die Zungengegend, sondern enden in dem Bindegewebe, welches die Schleimhaut der oben erwähnten Tasche der 1. Schlundspalte zwischen Unterkiefer- und Hyoidbogen überkleidet. Sie werden von unten her zum grössern Theil durch das orale Ende des *M. genio-hyoideus* überdeckt.

Sämmtliche Fasern befinden sich im embryonalen Zustande und haben nur wenige quergestreifte Fibrillen. Ihre Verkürzung kann in Ermanglung fester Ansatzpunkte kaum irgend welche Wirkung ausüben und ist wohl für das Larvenstadium ohne jede Bedeutung.

Der Muskel empfängt seinen Nerven aus dem gleichen Stamm wie der *M. genio-hyoideus*, aus dem *N. hypobranchialis*. Die Zusammensetzung desselben ist oben erwähnt. Auffallend ist die Grösse des Nerven im Vergleich zu dem geringen Umfang des Muskels. Sie entspricht bereits der spätern Ausbildung. Das gleiche Verhältniss findet sich stets zwischen Nerven und Muskeln, deren Umfang und Bedeutung in spätern Entwicklungsperioden zunimmt. Umgekehrt zeichnen sich Muskeln, welche ihre Bedeutung nach dem Larvenstadium verlieren und während der Metamorphose verschwinden, durch ausserordentlich feine Nerven aus.

3) *M. sterno-hyoideus* (*rectus superficialis hypobranchialis posterior*) (Fig. 9 *Sth*).

Seine Fasern entspringen:

α) Von der aboralen Kante der *Cartilago triangularis* und setzen an einer an der Dorsalseite der *Cartilago sternalis* angehefteten Bindegewebsleiste an, welche sich lateral in eine auch das System des *Rectus profundus* durchsetzende *Inscriptio tendinea* fortsetzt (*Stha* Fig. 9, 14).

β) Seitlich schliessen sich an den *M. sterno-hyoideus* ebenfalls dem *M. rectus superficialis* angehörige Fasern an (*St. hβ* Fig. 9), welche vom *Hypobranchiale 1* ventral von denen des *Rectus profundus* entspringen, diesem dicht anliegen, aber durch geringere Dicke von denen des *Rect. prof.* verschieden und durch ein sehr feines Bindegewebsseptum von ihnen getrennt sind.

Den Muskel zeichnen zwischen *Cartilago triangularis* und *sternalis* zwei mit dem Herzbeutel verwachsene *Inscriptiones tendineae* aus, welche sich in solche des *M. rectus profundus* fortsetzen.

Zwischen dem Innenrand der Muskeln beider Seiten bleibt meist unter dem vordern Theil des Herzbeutels eine Lücke, in deren Bereich der Herzbeutel der äussern Haut anliegt. Nach Entfernung derselben sieht man Conus und Truncus arteriosus durchschimmern (Fig. 9). Von der ersten Inscriptio tendinea, hinter der Cartilago triangularis und der den Muskel deckenden Fascie, entspringt der M. omo-hyoideus (pectori-scapularis, M. FÜRBRINGER), welcher zum System des Rectus superficialis zu rechnen ist (Fig. 14 *O.h.*).

Der Muskel wirkt in der dem M. genio-hyoideus entgegengesetzten Richtung. Seine Verkürzung nähert Sternum und Hyoid. Je nachdem der M. genio-hyoideus gleichzeitig erschlafft oder gespannt ist und der Unterkiefer festgestellt oder beweglich bezüglich geöffnet ist, wird seine Verkürzung sehr verschiedenen Erfolg haben können.

Innervirt von ventralen Aesten des 2.—4. Spinalnerven und dem N. hypobranchialis.

4) M. abdomino-hyoideus (Rectus hypobranchialis profundus, *Ah* Fig. 1, 2, 3) entspringt von der dorsalen Seite der Copula neben der Verbindung mit dem Hypobranchiale 1 bis zu der oben erwähnten Incisur zwischen dem Copulastiel und der dorsalen Spange für die Ansatzflächen des Hypobranchiale 2, ferner von der Verbindung selbst und den anliegenden Theilen des Hypobranchiale 1 und zwar sowohl von seiner dorsalen wie auch von seiner ventralen Fläche (Fig. 1 u. 3 *Ah*).

Der Muskel tritt dann durch die von Hypobranchiale 1 und 2 und Copula gebildete Lücke, deren Form durch die Lage der Ansatzflächen an der Copula und die Gestalt des Hypobranchiale 1 bedingt ist (vgl. o. S. 471), und gelangt so unmittelbar unter den Gefässtämmen der Kiemenarterien an die Seite des Herzbeutels. Der M. rectus superficialis bedeckt ihn von der ventralen Seite her gesehen als eine dünne Schicht. Er setzt sich in den Rectus profundus abdominis fort.

Die Inscriptioes tendineae, welche den M. sterno-hyoideus unterbrechen, sind auch in dem Rectus profundus wiederzufinden.

Der Muskel zieht den ganzen Hyoidapparat an seiner Mitte nach hinten. Seine Wirkung auf den Mundhöhlenboden ist nach FISCHER'S Auseinandersetzungen über die gleichen Verhältnisse bei Perennibranchiaten und Derotremen der Zurückziehung des Kolbens in einem Cylinder vergleichbar. Der dadurch in der Mundhöhle geschaffene negative Druck ist für Athmung und Nahrungsaufnahme gleich wichtig.

Innervirt wird der Muskel von einem oder mehreren kleinen Aesten aus dem N. hypobranchialis und von Aesten der Rr. ventrales der Spinalnerven vom zweiten an.

### 3. Nerven des Hyoidbogens und der Kiemenbogen der Salamanderlarve.

Die beschriebenen Muskeln werden vom *Facialis*, *Glossopharyngeus*, *Vagus* und *N. hypobranchialis* versorgt.

Die nachfolgende Beschreibung der motorischen und sensiblen Aeste dieser drei Nerven kann auf den Ursprung von und in der *Medulla oblongata* nur so weit eingehen, als derselbe mir für die Auffassung der peripheren Nerven von Bedeutung zu sein scheint.

1) Der *N. facialis* (VII) entspringt mit zwei Wurzeln von der *Medulla oblongata*.

Die dorsale sensible und sensorische Wurzel ist dem Ursprung des *N. acusticus* angelagert. Die ventrale liegt unter den hintersten Bündeln der sensiblen Wurzel. Sie besteht aus einem hintern, stärkern und mehreren vordern feinen Nerven, welche mit ventralen Kernen in Verbindung stehen. Sensible und motorische Wurzeln sind etwas oralwärts gerichtet und bilden so einen nach medial und caudal offenen Winkel. In diesem liegt der Ursprung des *Acusticus* an der *Medulla oblongata* und sein Ganglion.

Von der dorsalen Wurzel des VII trennt sich ein in der Schädelhöhle oralwärts verlaufendes starkes Bündel ab, welches über dem V-Ganglion zu dem sogen. Nebenganglion anschwillt, ohne dass indessen eine Vermischung von Elementen des *Trigeminus* mit denen des *Facialis* stattfände. Bei der Präparation lassen sich beide Bestandtheile leicht und glatt trennen, und auch in der Schnittserie kann man sie ohne Mühe von einander scheiden.

Aus dem Ganglion der VII-Wurzel gehen mehrere, 3 oder 4 sensible bzw. sensorische Nervenstämme hervor, welche die Schädelhöhle über dem *Trigeminus* durch das dorsale *Trigeminus*loch verlassen. Zwei von ihnen begeben sich (von diesen einer rückläufig) zur Haut der Parietal- und Frontalgegend. Sie versorgen die hier liegenden knospenförmigen Sinnesorgane.

Der Hauptast, durch besonders starke und bei jungen Larven schon wohl ausgebildete Markscheiden ausgezeichnet, ist der *R. ophthalmicus superficialis*, welcher über dem Augapfel bis zur Schnauzenspitze verläuft und die specifischen Sinnesorgane seiner Verlaufslinie versorgt. Der ventralste Ast bildet mit einem Aestchen des V vereinigt den 2. *Trigeminus*ast, *N. supramaxillaris*.

Die Vereinigung dieser aus dem VII stammenden Nerven mit Bestandtheilen des *Trigeminus* erfolgt erst jenseits des Ganglions. Sie

enthalten keine motorischen Elemente. Im Besondern verlaufen die Fasern des V, welche den R. mandibularis V bilden, völlig getrennt von ihnen und nehmen weder motorische noch sensible Bestandtheile aus dem VII. auf.

Die ventrale und dorsale Wurzel des VII vereinigen sich dann. Die sensible bildet beim Eintritt in den Facialiscanal das mediale Facialisganglion, aus welchem ventral der R. palatinus sich ablöst und den Knorpel durchbohrend zur Decke der Mundhöhle gelangt, an welcher er, die Schleimhaut mit Aesten versorgend, nach vorn verläuft. Ihm und seinen Aesten sind zahlreiche Ganglienzellen eingelagert.

Beim Austritt aus dem Canal bildet der Facialis das laterale Facialisganglion, welches in der durch die dreifache Verbindung des Quadratknorpels mit dem noch knorpeligen Petrosium gebildeten Höhle verborgen liegt. Die Ganglienzellen liegen oral und dorsal vom Nerven, nur zum Theil in seine Bahn eingeschlossen.

Aus diesem Ganglion kommen caudal vom Quadratknorpel, oral von dem der Labyrinthwand eingefügten Operculum (vgl. Fig. 6, 7, 14), gewöhnlich 5 Nerven zum Vorschein.

Der vorderste, R. cutaneus mandibulae lateralis, ein sensibler bzw. sensorischer Nerv, gelangt am Quadratknorpel vor dem Ursprung des M. cephalo-dorso-mandibularis unter die Haut. Er giebt hier mehrere feine, caudalwärts verlaufende Aeste ab (Fig. 6), wendet sich dann ventralwärts auf dem Quadratknorpel zum Kiefergelenk, biegt an der Seite der Mandibula nach vorn um und begleitet den Unterkiefer bis zu seiner vordern Spitze, die Sinneskörper der ihn überkleidenden Haut mit Zweigen versorgend.

Der zweite, der sogen. R. alveolaris, bleibt unter der Facialis- und Trigemini-musculatur verborgen und kommt erst zum Vorschein nach Abtragung des M. cephalo-dorso-mandibularis (Fig. 7 *n. alv*) und M. intermandibularis posterior (Fig. 8, links nach Abtragung des Muskels *Jmp* ist die Endverzweigung des N. alveolaris an der ersten Schlundspalte zu sehen) zum Vorschein.

Er verläuft an der caudalen Seite des Quadratknorpel medial von den sich kreuzenden Lig. hyo-mandibulare und hyoquadratum zur medialen Seite des Unterkiefers, den er nach vorn begleitet. Am Ansatz des M. temporalis tritt er unter den medialen Deckknochen Os angulare, denselben an einer oder mehreren Stellen durchbohrend, um feine Aeste an die Schleimhaut der Kiementasche abzugeben (Fig. 8). Der Hauptstamm tritt im Bereich des vordern Drittels des Unterkiefers

aus dem Canale zwischen Knorpel und Knochen hervor und verzweigt sich an der Schleimhaut der Schlundtasche. Seine Endigungen erstrecken sich bis in die den Genioglossus überkleidende Schleimhaut. An die Zähne giebt er keine Aeste ab, trägt also seinen Namen *N. alveolaris* mit Unrecht.

Besonders zu erwähnen ist, dass der Nerv in seiner Bahn an mehreren Stellen Ganglienzellen enthält. Eine grössere Gruppe von (bei einem Exemplar 12) Ganglienzellen findet sich an der Austrittsstelle des Hauptastes.

Für die Vergleichung von Bedeutung ist die Lage dieses Nerven zu der Kiementasche zwischen Unterkiefer- und Hyoidbogen. Er verläuft lateral und oral von derselben. Dies sowie seine sensible Natur und das Vorkommen von Ganglienzellen in seiner Bahn bringen ihn in Uebereinstimmung mit den *Rr. praetrematici* der Kiemenspalten.

Der sogen. *Nervus alveolaris* stellt also den *R. praetrematicus* des *Facialis* dar.

Der dritte Ast, *R. cutaneus mandibulae medialis*, welcher bisweilen mit dem 4. vereinigt das laterale *Facialisganglion* verlässt, verläuft neben diesem, dem *R. jugularis*, an der Hinterseite des Quadratknorpels nach aussen und gelangt am vordern Rande des *M. cephalo-(dorso-)mandibularis* an die Oberfläche unter die Haut, umläuft darauf im Bogen diesen Muskel, einen oder mehrere feine kurze Zweige caudalwärts absendend und wendet sich ventral- und medialwärts vom Unterkiefergelenk nach vorn, meist in 2 etwa gleich starke Aeste gespalten (Fig. 8). Er ist bis zur vordern Spitze des Unterkiefers zu verfolgen und versorgt die in seiner Verlaufslinie befindlichen Knospen der äussern Haut (Fig. 2 *rcm. med.*).

Der vierte Ast des *Facialis* ist der stärkste: der *R. jugularis*, ein gemischter Nerv mit vorwiegend motorischem Charakter. Er nimmt kurz nach seinem Austritt aus dem lateralen *Facialisganglion* den *R. communicans* des IX. auf, dessen gesammte Fasern seiner Bahn sich beimengen. Dann tritt er dorsal neben dem *R. cutaneus mandibularis medialis* am vordern Rande des *M. cephalo-(dorso-)mandibularis* hervor und umzieht mit den Hautnerven parallel den Muskel. Der Hauptstamm legt sich nun der Unterseite des *M. interhyoideus* an und löst sich nach vorn in seine Endzweige auf (Fig. 6—8, 14, 15 *r.j. VII + IX*).

Von dem Stamm gehen folgende Zweige ab:

a) Mehrere feine, ziemlich lang ausgezogene *Nn. cutanei jugulares* für die Haut der den Kiemendeckel bildenden Hautfalte.

b) Rr. musculares für den M. branchio-mandibularis, welche meist vereinigt mit den

c) Rr. musculares posteriores für den M. cerato-hyoideus externus entspringen.

Ein stärkerer Muskelast für den M. cerato-hyoideus externus (R. muscularis anterior) entspringt vom Stamm des R. jugularis kurz, vor dem er sich an die Ventralseite des M. interhyoideus bezieht. Er schlägt sich um den hintern Rand dieses Muskels (Fig. 6—9) und tritt nach Abgabe einiger oberflächlicher Aeste mit seiner Hauptmasse zwischen die Fasern des Muskels, in dem er weit nach vorn zu verfolgen ist, ohne dass der Abgang von Schleimhautästen gefunden wird (Fig. 7, 8 *rm. a. che*).

Vor und hinter dem Abgange dieses Nerven zweigen sich mehrere

d) Rr. musculares für den M. interbranchialis 1 ab, bei denen die Stärke der Nerven im Gegensatz zu der geringen Ausbildung des Muskels auffällt.

Die Endverzweigungen des R. jugularis VII sind die

e) Rr. musculares für den M. interhyoideus.

Der Facialisantheil des N. jugularis ist als ein Theil des R. posttrematicus des VII zu betrachten. Die Versorgung der grossen, an das Hyoid ansetzenden Muskeln und seine Verlaufsrichtung und Lage zur Tasche der 1. Schlundspalte und 1. Kiemenspalte (2. Schlundspalte) lassen dies annehmen. Das, was ihn in erster Linie aber von den Rr. posttrematici des Glossopharyngeus und des 2. und 3. Kiemenbogenerven unterscheidet, ist das Fehlen eines sensiblen Schleimhautastes, welcher das Ceratohyale begleitet und die dasselbe überdeckende Mundhöhlenschleimhaut sowie die medial und vor demselben gelegenen Theile der Zungengegend versorgt. Diese Theile der Schleimhaut sind von andern Nerven übernommen worden, welche aus dem Glossopharyngeus stammen. Der sensible Schleimhautantheil des R. posttrematicus VII ist rückgebildet.

Als zweite Abweichung von der typischen Form eines R. posttrematicus ist die veränderte Lage zum zugehörigen Schlundbogenknorpel aufzuführen. Die Nerven der folgenden Kiemenbogen haben, wie bei den Haien, ihre bestimmte Lage vor der lateralen Kante des Ceratobranchiale, oral von der Kiemenarterie bzw. -vene. Der R. jugularis ist dagegen durch dicke Muskelschichten vom Knorpel getrennt.

Ein dritter wichtiger Unterschied liegt in der Angliederung der Glossopharyngeus-Anastomose. Es ist durch dieselbe erschwert, zu

entscheiden, welche Theile des vom R. jugularis versorgten Muskelgebiets dem IX, welche dem VII angehören.

Die mikroskopische Untersuchung in Schnittserien versagte mir bei dem Bestreben, diesen Punkt aufzuklären, vollständig.

Erfolgreicher war die Präparation unter dem binocularen Mikroskop mit Nadel und Pincette. Bis zum Abgang der Aeste für den M. branchio-mandibularis vollzog sich die Trennung sehr leicht. Die Bestandtheile des IX liegen hier noch völlig gesondert neben denen des VII. Bei der weitem Trennung ergab sich, dass die Hauptmasse der Nervenfasern den Stamm des R. jugularis weiter begleitete, während feine Fädchen sich den für die Mm. branchio-mandibularis, ceratohyoideus externo und interbranchialis 1 bestimmten Muskelästen des VII-Antheils beimengten.

Bis in die Muskeläste für den M. interhyoideus hinein konnten Elemente des IX verfolgt werden. Ob der R. muscularis anterior pro musculo cerato-hyoideo IX-Fasern erhält, blieb zweifelhaft. Die Hauptmasse dieses Muskelastes besteht jedenfalls aus echten Facialisfasern.

So scheint es, als ob die vom R. jugularis versorgte Musculatur in allen Theilen von Glossopharyngeus-Elementen durchsetzt ist.

Allerdings will ich nach den wenigen (5) Trennungen diese Ergebnisse nicht als nach allen Seiten hin völlig gesicherte ansehen, glaube aber nicht, dass dieselben wesentliche Aenderungen erfahren werden. Als ganz sicher kann ich es hinstellen, dass der M. ceratohyoideus externus seiner Hauptmasse nach nicht dem Glossopharyngeus, sondern dem VII angehört und von einer Beschreibung der Facialismusculatur der Amphibien ebenso wenig ausgeschlossen werden darf wie die Mm. interhyoideus, interbranchialis und ceratomandibularis.

Der fünfte aus dem lateralen Ganglion unmittelbar oder von dem Facialisantheil des R. jugularis abgehende, rein motorische Nerv ist der R. muscularis pro M. cephalo-(dorso-)mandibulari, der einzige motorische Ast des Facialis, welcher von fremden Beimengungen frei ist<sup>1)</sup>.

Bisweilen auch in mehrere, gesondert vom Ganglion oder dem R. jugularis (Facialisantheil) abgehende Aeste getheilt, verläuft er stets ventral von der Glossopharyngeus-Anastomose, um zwischen die Fasern des Muskels einzutreten, den er versorgt. Die tiefe Abtheilung des M. cephalo-(dorso-)mandibularis wird ganz von ihm innervirt. Ob

1) Vgl. FISCHER, Perennibranchiaten und Derotremen, p. 55.

dies auch für die oberflächlichen und im Besondern die von der Rückenfaszie in der spätern Larvenperiode entspringenden Theile zutrifft, war nicht mit Sicherheit auszumachen. Möglich ist, dass diese mit dem *M. cerato-mandibularis* enger zusammengehören und ihre Nerven aus dem *R. jugularis* (nach Beitritt der IX-VII-Anastomose) beziehen.

Für die Versorgung der Haut der die Kiemenspalten und -blättchen deckenden muskulösen Hautfalte kommt ausser den Aesten des *Facialis* noch ein Ast des IX. in Betracht. Derselbe wird an seiner Stelle beim *Glossopharyngeus* näher beschrieben werden.

Eine besondere Beschreibung soll andern Ortes die Betheiligung des *Facialis* am Aufbau des sympathischen Nervensystems erfahren.

## 2) *Nervus glossopharyngeus und Vagus.*

Bekanntlich treten sie bei allen Urodelen mit der einzigen Ausnahme von *Siren* (FISCHER, *Perennibranchiaten und Derotremen*, p. 140) durch ein gemeinsames Loch im Schädel aus und bilden zusammen ein grosses IX-X-Ganglion. So auch bei der Salamanderlarve. Auch hier finden sich 3 Wurzeln, eine vordere (orale), eine mittlere und eine hintere (caudale).

Die vordere nimmt aus dorsalen Kernen der *Medulla oblongata* hinter der *Acustico-Facialis*wurzel ihren Ausgang, verläuft caudalwärts an der Innenseite des Labyrinthknorpels und lässt hier schon deutlich zwei Bestandtheile erkennen, eine dorsale Hälfte, mit sehr gleichmässig dicken Nervenfasern und starken Markscheiden, und eine ventrale aus gemischten Nervelementen mit in *Ueberosmiumsäure* nur wenig oder gar nicht geschwärzten Scheiden. Beim Durchgang durch das *Vagusloch* treten beide in das Ganglion ein; während aber die ventrale Hälfte erst lateral- und dann oralwärts umbiegt und so die Theile des Ganglions bildet, welche dem *Glossopharyngeus* zuzurechnen sind, läuft die dorsale Hälfte der vordern Wurzel, ohne die Richtung zu ändern, weiter, und der grösste Theil ihrer Fasern ist, wie es scheint, ohne Einschaltung von Ganglienzellen, in die *Rr. laterales* der dorsalen und mittlern Seitenlinie zu verfolgen.

Die zweite Wurzel bezieht ihre Fasern zum grössern Theil aus dorsalen Kernen, nur wenige aus intermediären Theilen der *Medulla oblongata*. Sie ist nicht ganz so stark wie die erste. Ihr Verlauf ist fast rein transversal, und sie gelangt so in das Ganglion, in dem sie sich vertheilt, ohne dass ihre Bestandtheile mit Sicherheit in periphere Nerven verfolgt werden konnten.

Auch bei der dritten, schwächsten Wurzel ist dies nicht möglich. Diese setzt sich aus mehreren (4—5) Wurzelfäden zusammen, welche

alle aus den intermediären Theilen des Ganglienzellenlagers der Medulla oblongata entspringen, oralwärts sich zu einem Stamme sammeln und, um den hintern Rand des Foramen N. vagi nach aussen und hinten umbiegend, in das Ganglion gelangen, ohne dass auch hier über ihre Beziehungen zu den aus demselben austretenden Nerven Sichereres festgestellt wurde. Die Art ihres Ursprungs legt es nahe, an einen Zusammenhang mit den den M. trapezius versorgenden Accessoriusfasern zu denken.

Bei einem Exemplar fand ich neben ihr mehrere (6—8) Ganglienzellen innerhalb der Schädelhöhle. Das Glossopharyngeus-Vagusganglion liegt dem hintern Theil des Labyrinthknorpels dicht an. Von der Dorsalseite her bekommt man es zu Gesicht, wenn man die dorsale Längsmusculatur von ihrem Schädelursprung (Fig. 5 *Lc<sup>o</sup>*) abtrennt und abhebt, der mediale Theil wird dann noch von den vom 1. Wirbelbogen zur Occipitalgegend verlaufenden Muskelfasern (Fig. 5 *Rc<sup>o</sup>*) bedeckt. Es liegt der tiefen spinalen Längsmusculatur auf, aus deren lateralen Theilen sich der M. levator scapulae sondert.

Aus dem Ganglion treten gewöhnlich 8 Nerven hervor. Einen Ast des Truncus intestino-accessorius, den ich als 4. Kiemenbogen-nerven auffasse, führe ich ausserdem noch gesondert auf.

1. Der N. glossopharyngeus (1. Kiemenbogennerv), dessen Verlauf innerhalb des Ganglions ziemlich leicht zu verfolgen ist. Theile des Ganglions begleiten seinen Hauptstamm nicht selten bis über den Abgang seiner ersten beiden Aeste, des Ramus praetrematicus und der VII-Anastomose, hinaus. Auch diesen letztern sind nicht selten noch einzelne oder Gruppen von Ganglienzellen, welche zum grossen Ganglion gehören, angelagert.

Der Stamm verläuft caudal von der 1. offenen Kiemenspalte zwischen Hyoid und 1. Kiemenbogen. Nach dem Austritt aus dem Ganglion wendet er sich lateral- und etwas oralwärts zwischen Carotis interna und Vena petrosa lateralis nach dem 1. Kiemenbogen, dessen ventralem Rande er aussen anliegt und so zur Ventralseite gelangt.

Auf dieser Strecke giebt er folgende Aeste ab:

a) R. communicans cum N. faciali.

Er verläuft zwischen der Art. carotis interna und Vena petrosa lateralis am Labyrinthknorpel und gelangt dorsal von dem der Labyrinthwand eingefügten Operculum zum Facialis, mit dessen R. jugularis er sich vereinigt, ihm motorische Fasern zuführend, über deren Verbreitung bereits berichtet wurde.

b) R. praetrematicus (Fig. 7), welcher mit dem vorhergehenden,

dem *R. communicans cum nervo VII*, gleichzeitig den Hauptstamm verlässt. Er verläuft lateral von der *Art. carotis interna* zur Spitze des Ceratohyale, von nun an der den Hyoidbogen überkleidenden Schleimhaut dicht anliegend. Er gelangt so in die von der 1. Schlundtasche (zwischen Kiefer- und Hyoidbogen) und 1. Kiemenpalte begrenzte scharfkantige Hautfalte, von der aus er (Fig. 1 *r.praetr. IX*) nach beiden Seiten, lateral und medial, die den Hyoidbogen bekleidende Schleimhaut mit Zweigen versorgt. Er reicht nicht bis zum Hypohyale, sondern endet an der medialen und oralen Spitze der 1. Kiemenpalte.

Bevor er an den Hyoidbogen herantritt, zweigen sich von ihm mehrere *Rr. pharyngei* ab, welche zum Theil lateral sich wenden, zum Theil die *Carotis interna* umschlingen und der medialen die Parasphenoidgegend bekleidenden Schleimhaut ihre Nerven geben. Sie versorgen so den hinter dem Gebiet des *R. palatinus VII* gelegenen Theil der Gaumen- und Pharynxschleimhaut, welcher sich im Bereich der 1. Kiemenpalte befindet. Sie stehen vielfach mit den *Rr. pharyngei* der andern Kiemenbogennerven in Verbindung, ein Geflecht bildend, von dem man zweifelhaft sein kann, ob es den sensiblen Kiemenbogennerven oder dem *Sympathicus* zuzurechnen ist, zumal da Beziehungen zu sicher sympathischen Nerven auch vorhanden sind.

c) *R. muscularis pro m. cephalo-ceratobranchiali 1* (*Levator arc. branch. 1*).

d) Einen oder mehrere sehr feine sensible Aeste für die Haut vor und medial vom 1. Kiemenbüschel und für dieses selbst. Dieselben haben häufig mit gleichen Aesten des 2. Kiemenbogennerven Verbindungen.

e) Einen oder mehrere *Rr. pharyngei*, welche meist oral, bisweilen aber auch caudal von der *Carotis interna* zur Rachenschleimhaut treten und mit den *Rr. pharyngei* der folgenden Kiemenbogennerven und denen aus dem *R. praetrematicus* ein Geflecht bilden.

Der Stamm tritt nun als *R. posttrematicus* über der 1. Kiemenpalte vor dem Ansatz des *M. cephalo-ceratobranchialis 1* (*Lev. arc. branch. 1*) zwischen die am Ceratobranchiale entspringenden Fasern des *M. ceratohyoideus externus* und das Ceratobranchiale 1, biegt an dem ventralen Rande des Knorpels nach vorn um und gelangt so unter das die 1. Kiemenpalte überkleidende Epithel. Diese liegt ja zwischen *M. ceratohyoideus* und dem Ceratobranchiale 1 (vgl. Fig. 1—3, 8 u. 9). Er verläuft, wie schon oben bemerkt, vor der ventralen Kante des

Knorpels oral- und medialwärts, der Ueberkleidung des Kiemenbogens und dem Kiemenblättchen sensible Aeste sendend.

Besonders ist hervorzuheben, dass im Verlauf unter dem *M. ceratohyoideus externus* an diesen keine Aeste abgegeben werden. Auch die lateral über dem Muskel liegenden Aeste des *Glossopharyngeus* führen ihm keine Fasern zu, sondern sind reine Hautnerven. Dieser Muskel wird also ausschliesslich aus dem *R. jugularis* des *Facialis* (nach Vereinigung mit der *Glossopharyngeus*-Anastomose) versorgt.

f) Der nächste und letzte grössere Ast, den der *N. glossopharyngeus* entsendet, ist der Muskelast für den *M. ceratohyoideus internus*, welchem Fasern beigemischt sind, die nach Durchbohrung dieses Muskels zur Haut des Kiemendeckels gelangen. Ich nenne ihn daher *N. musculocutaneus IX*. Er entspringt vom Stamm, kurz bevor dieser über den *M. ceratohyoideus internus* tritt, gelangt so mit diesem an die Dorsal- seite des Muskels und giebt hier mehrere von der Dorsalseite her in den Muskel eintretende Aeste ab. Der Haupttheil des Nerven durchbohrt diesen schräg, ungefähr in seiner Mitte und kommt an der Ventral- seite als *N. cutaneus retrocurrens IX* zum Vorschein (Fig. 3 u. 9 *r. c. vetr. IX*), um von hier aus nun einen recht eigenthümlichen Verlauf zu nehmen. Er wendet sich zunächst mehr oral- als ventralwärts, biegt dann an der vordern Umschlagstelle des innern Blattes der den Kiemendeckel bildenden Hautfalte um diese caudalwärts herum (Fig. 9 rechts) und gelangt so über den *M. interhyoideus*. Er ist hier in Begleitung einer grössern Arterie, eines Astes der *Carotis interna*. Hier gehen auch einige feine sensible Aeste an die Haut ab.

Etwa in der Verbindungslinie der Spitzen beider *Ceratohyalia* tritt er nun zwischen den Fasern des *M. interhyoideus* hindurch zur Ventralseite des Muskels (Fig. 8), wo er, etwas mehr lateralwärts sich richtend, zu einer Reihe von knospenförmigen Sinnesorganen sich begiebt, deren Lage seiner Verlaufsrichtung entspricht.

Anfangs schien es mir so, als wenn er auch Muskeläste abgäbe. Im Laufe der genauern Untersuchung, welche sowohl bei der Darstellung mit der Hand unter dem Präparirmikroskop als auch in der Schnittserie nicht ganz ohne Schwierigkeiten ist, bin ich aber mehr und mehr davon abgekommen und neige jetzt dazu, es als sicher anzusehen, dass der Nerv rein sensibler bezw. sensorischer Natur ist. Aber auch hier ist vielleicht noch eine vollständigere Darstellung mit den von mir angewandten einfachen Mitteln möglich. Die Betheiligung des *N. glossopharyngeus* an der Versorgung des zum Constrictor- system gehörigen *M. interhyoideus* durch einen ventral bezw. medial

von der Kiemenspalte entspringenden Ast wäre jedenfalls noch interessanter als die Versorgung der äussern Haut allein.

g) Den Endast des *R. posttrematicus IX* stellt der *R. lingualis* dar, welcher von der Seite des *Ceratobranchiale 1* an die des *Hypobranchiale 1* gelangt und unter Abgabe vieler kleiner Aeste, zwischen *Hypobranchiale 1* und *Hypohyale* durchtretend, dorsal von letzterm in den später die Zunge bildenden Schleimhauttheilen endigt. Ein auf dieser Strecke sich abzweigender, jedoch nicht immer vorhandener Verbindungsast mit dem 2. Kiemenbognerven, welcher an der ventralen Seite des *Hypobranchiale 1* caudalwärts zieht, verdient besondere Erwähnung (Fig. 3). Seine sensiblen Fasern gelangen zum Theil rückläufig in die Bahn des 2. Kiemenbognerven, zum Theil mit aus diesem stammenden Elementen zwischen *Hypobranchiale 2* und *3* zur spätern Zungenschleimhaut. Der Ast ist nicht immer vorhanden und steht in vicariirendem Verhältniss zur Ausbildung der zu diesen Theilen gehörigen Schleimhautäste des 2. Kiemenbognerven.

Ein ähnliches Verhältniss findet man zwischen der Ausbildung des *R. praetrematicus IX* und den sensiblen Schleimhautästen des *R. lingualis IX*. Ist der erstere schwach, so werden die vordersten Theile der den *Hyoidbogen* bekleidenden Kiemenspaltenhaut durch rückläufige Aeste des *R. lingualis IX* versorgt. So kennzeichnet sich der *R. lingualis* als von besonders lebenskräftiger Natur und fähig, fehlende Theile anderer Nerven zu ersetzen und sich dadurch neue Gebiete zu erwerben, während der *IX.* in andern Theilen im Rückgang sich befindet. In der Bahn des *R. lingualis IX* findet man stets einzelne Ganglienzellen und kleinere Anhäufungen von solchen.

2. Der 2. Kiemenbognerv (*R. branchialis 2 n. vagi*) entspringt entweder allein oder mit dem 3. Kiemenbognerven gemeinsam vom *Vagusganglion* (Fig. 5 rechts und links). Er verläuft neben dem *Aortenbogen* bzw. der 2. Kiemenvene lateral- und caudalwärts unter dem Schädelursprung des *M. trapezius* und den *Mm. cephalo-ceratobranchiales 3* und *4* und kommt an deren lateralem Rande zum Vorschein (Fig. 4), um über der Spitze des 2. Kiemenbogens mehrere Aeste abzugeben. Dies sind:

a) *Rr. cutanei* für die Haut vor dem 1. und 2. Kiemenbüschel und für das letztere selbst.

b) Wenn ein *M. cephalo-ceratobranchialis 2* (*Levator arc. 2*) vorhanden ist, ein *R. muscularis* für diesen.

c) Ein gemischter Ast (Fig. 5 rechts bei *kl*) für die Haut und

Muskeln des 1. Kiemenbüschels und -blättchens, aus dem die Rr. musculares für die Mm. levator und depressor branchiae 1 abgegeben werden, und dessen sensible Aeste in ihrer Stärke mit solchen des IX. vicariiren.

d) Ein R. muscularis für die Mm. lev. branch. 2 und depressor branch. 2.

e) Ein feiner R. praetrematicus, welcher vor der 2. Kiemenpalte an die caudale und innere Seite des Ceratobranchiale 1 gelangt. Er hat ein nur geringes Verbreitungsgebiet an der das Ceratobranchiale 1 bekleidenden Haut der 2. Kiemenpalte.

f) Schon während des Verlaufs neben dem Aortenbogen geht zwischen ihm und der Carotis interna ein (oder mehrere) R. pharyngeus zu dem dorsalen Schleimhautgeflecht (Fig. 5 rechts).

g) Der Rest, welcher kleiner ist als die meisten abgegebenen Aeste, aber viele feine, sensible Schleimhautfasern enthält (Fig. 5 zwischen  $II_3$  und  $III_4$  schwarz bezeichnet), tritt als R. posttrematicus vor die laterale und ventrale Kante des Ceratobranchiale 2 und gelangt so, an die Haut des letztern und an das 2. Kiemenblättchen Aeste abgebend, zu der Ventralseite, wo er (in Fig. 1—3) hinter der 2. Kiemenpalte, zwischen ihr und dem Knorpel von der 2. Kiemenbogenarterie durch den Muskelvorsprung geschieden (Fig. 2, 3) wiedergefunden wird.

An diesem theilt er sich in einen sensiblen Schleimhautast und einen motorischen Ast, welcher in den Plexus subceratobranchialis übergeht. In diesem Geflecht sind seine Fasern zum M. ceratohyoideus internus zu verfolgen, und zwar gelangen sie dorthin ventral von dem 1. Kiemenarterienbogen.

Der Schleimhautast ist in seinem Verlauf sehr unbeständig.

Er begiebt sich entweder über die Ventralseite des Köpfchens des Ceratobranchiale 2 zur medialen Seite des Hypobranchiale 2 und von da zur Schleimhaut der Zungengegend, oder er bleibt an der lateralen Seite des Ceratobranchiale 2 und gelangt durch den Zwischenraum zwischen Ceratobranchiale 1 und 2 zur Schleimhaut. Den Zwischenraum zwischen Hypobranchiale 1 und 2 vermeidet der Endast des 2. Kiemenbogenerven stets. Bisweilen findet sich hier ein mit dem motorischen Aste communicirendes sensibles Aestchen des R. lingualis des Glossopharyngeus (Fig. 3). Es liegt darin eine durch die Umwandlung des Kiemen skelets bedingte Abweichung vom ursprünglichen Verhalten.

Wichtig für den Vergleich mit dem ausgebildeten Thier ist die Lage des sensiblen Endastes zu dem 1. Kiemenarterienbogen, den er

stets an seiner dorsalen Seite kreuzt, während der motorische Ast ventral von dem Arterienbogen (*Carotis communis*) liegt.

3. Der 3. Kiemenbogennerv (*R. branchialis 2 n. vagi*) entspringt, wie schon gesagt, entweder gesondert oder gemeinsam mit dem 2. Kiemenbogennerven vom Vagusganglion und verläuft neben dem 2. Kiemenbogennerven bis zum lateralen Rande des *M. cephalo-cerato-branchialis 3*, um hier fast rechtwinklig caudalwärts umzubiegen (Fig. 4). Auf dieser Strecke giebt er

- a) einen oder mehrere *Rr. pharyngei* für den Schleimhautplexus,
- b) einen *R. muscularis* für den *M. cephalo-cerato-branchialis 3*,
- c) einen sehr feinen *R. praetrematicus* für die vordere Wand der

3. Kiemenspalte ab (Fig. 5).

Der caudalwärts sich wendende Hauptstamm, welcher seltner zwischen den Muskelfasern des *M. cephalo-cerato-branchialis 3* hindurchtritt (Fig. 7), giebt nun

d) einen *R. muscularis* für den *M. levator branchiae 2* ab, den er gemeinsam mit dem 2. Kiemenbogennerven versorgt (Fig. 4 u. 5);

e) *Rr. musculares* für die *Mm. levator* und *depressor branchiae 3*. Ein kräftiges Aestchen verläuft lateral neben dem *Levator branch. 3* caudalwärts und enthält auch sensible Elemente für die Haut des 3. Kiemenbüschels;

f) mehrere feine *Rr. cutanei* für die Haut über dem 3. Kiemenbüschel.

Der Stamm schlingt sich um den caudalen Rand des *M. levator branchiae 2* (Fig. 7) oder tritt zwischen den Fasern dieses Muskels hindurch (Fig. 6) oder verläuft endlich vor (oral von) dem Ursprung dieses Muskels von dem *Cerato-branchiale 3* und gelangt so als *R. post-trematicus* an die Vorderseite der äussern Kante dieses Kiemenbogenknorpels, den er zur Ventralseite in derselben Lage wie am 2. Kiemenbogen der zugehörige Nerv begleitet. Auch er theilt sich am ventralen Muskelfortsatz

g) in einen feinen motorischen Ast, welcher in die *Mm. sub-cerato-branchiales* eintritt, und

h) einen sensiblen Schleimhautast, den eigentlichen Endast, *R. lingualis nervi branchialis 3*, welcher an der Ventralseite des *Cerato-branchiale 3* den 3. Kiemenarterienbogen dorsal kreuzt und medial vom Köpfchen dieses Knorpels zur Zungenschleimhaut gelangt (Fig. 1—3 *N.br.3*).

Der 2. und 3. Kiemenbogennerv haben das gemeinsame vom Schema eines Kiemenbogennerven abweichende, dass sie dorsal sowohl wie ventral in das Gebiet des vorhergehenden mit motorischen (*Leva-*

tores und Depressores branchiarum und in die ventrale Muskelgruppe durch den Plexus subceratobranchialis) und sensiblen Fasern übergreifen und das eigene Gebiet nur unvollständig versorgen. Wie diese Beziehungen auf die verwickeltern Verhältnisse zwischen Facialis und Glosso-pharyngeus Anwendung finden, ist auf S. 445—450 besprochen worden.

4. Der 4. Kiemenbogennerv, welcher bei *Siredon* dem 2. und 3. in der Vollständigkeit seiner Ausbildung kaum nachsteht, ist bei der Salamanderlarve in seinem wichtigsten ventralen Theil, dem R. posttrematicus, rückgebildet. Der dorsale Theil wird durch einen vom Truncus intestino-accessorius sich abzweigenden Nerven dargestellt und hat also auch hierin seine Selbständigkeit aufgegeben. Die Beziehungen zur 4. Kiemenpalte sind aber so deutlich ausgeprägt, dass über seine Natur kein Zweifel sein kann (Fig. 5).

a) Das kleine Stämmchen betheiltigt sich zunächst an dem Schleimhautgeflecht des Pharynx durch einen R. pharyngeus, giebt dann

b) einen feinen R. cutaneus und

c) einen sehr kräftigen Muskelast ab, der sich in die Cranial- und Dorsalportion des M. levator arcus branchialis 4 (Cephalo-dorso-ceratobranchialis 4) vertheilt.

d) Der Rest besteht aus einem sensiblen Schleimhautnerven, welcher sich vor (R. praetrematicus) und hinter dem obern Theil der 4. Kiemenpalte, medial vom 4. Kiemenbogenknorpel verzweigt. Die letztern hinter der 4. Kiemenpalte gelegenen Zweige etwa als R. posttrematicus oder Theile eines solchen anzusehen, ist wegen der abweichenden Lage zum Kiemenbogen nicht angängig. Ich fasse sie als Theile des R. praetrematicus auf, welche in das Gebiet des verloren gegangenen R. posttrematicus eingewandert sind. Das übrige Gebiet des R. posttrematicus wird von Aesten des N. recurrens intestinalis X innervirt.

Bei einer grossen Zahl von Salamanderlarven habe ich einen R. posttrematicus nie gefunden.

5. und 6. Nn. cutanei occipitales anterior und posterior (Fig. 4, 6, 7 *n. c. oa* u. *n. c. o. p*).

Es sind 2 ziemlich grosse Nerven, welche neben einander von der Dorsalseite des Ganglions entspringen. Der vordere nimmt seinen Weg meist durch die Ursprungsbündel des M. trapezius vom Labyrinthknorpel oder dicht an demselben vorbei, dann zwischen spinaler Längsmusculatur und M. cephalo-ceratobranchialis 4. Er hat ein ziemlich weites Ausbreitungsgebiet an der Haut über den Schädelursprüngen der spinalen Längsmusculatur, sowie des Cephalo-(dorso-)

mandibularis VII, des M. masseter und temporalis und führt sensible und sensorische Fasern für die Sinnesknospen.

Dies gilt auch für den hintern der beiden Hautnerven, welcher zwischen spinalen Längsmuskeln und Schädeltheil des M. trapezius und am oralen Rande des M. dorso-ceratobranchialis 4 zur Haut strebt und bald in eine grosse Zahl kurzer, kräftiger Aeste zerfällt, während der vordere mit meist 2 langen Zweigen entferntere Theile der Haut erreicht.

In Betreff der Beziehungen zu den Wurzeln des Vagusganglions ist zu erwähnen, dass der vordere seinen Hauptantheil aus der Glosso-pharyngeuswurzel erhält und wahrscheinlich als ein Ast desselben anzusehen ist. Eine Beziehung des hintern Nerven zu einem der Kiemenbognerven liess sich nicht ermitteln.

Weder der eine noch der andere führt dem M. trapezius motorische Fasern zu. Einen motorischen Ast, welcher in dieser Gegend aus dem Ganglion entspringt, giebt es nicht.

#### 7. N. lateralis superior.

Er entspringt in der Nähe des caudalen Poles vom Ganglion dorsal vom N. lat. medius (Fig. 5 *L.s.*), verläuft dann zwischen spinaler Längsmusculatur und M. trapezius dorsal- und caudalwärts und tritt durch die Ursprungsbündel des letztern an der Dorsalfascie meist zwischen M. dorso-ceratobranchialis 4 und dorso-laryngeus unter die Haut (Fig. 4, 6, 7), um von da an in der dorsalen Seitenlinie weiter zu verlaufen. Seltner gelangt er zwischen den Fasern des letzt erwähnten Muskels zum Austritt (Fig. 14). Dann findet man oral von diesem Muskel einen kleinen Ast des Nerven. Er führt ebenso wie der mittlere und untere Seitennerv nur sensorische, um diese Zeit mit dicken Markscheiden versehene Fasern.

Er leitet seine Elemente aus der dorsalen Hälfte der vordern Wurzel her.

#### 8. N. lateralis medius (Fig. 14 *Lm.*).

Er entspringt medial und caudal von dem vorhergehenden Nerven. Seine Fasern stammen zum grossen Theil unmittelbar und ohne Unterbrechung aus der dorsalen Hälfte der vordern Wurzel. Er liegt in seinem caudalen Verlauf Anfangs zwischen Seitenrumpfmuskeln und M. trapezius dorsal vom Truncus intestino-accessorius X, tritt dann aber an die mediale Seite des M. levator scapulae (während der Truncus intestino-accessorius lateral von diesem Muskel weiter verläuft) und gelangt so unter die Scapula, an deren caudalstem Rande er in der mittlern Seitenlinie zum Vorschein kommt. Er ist hier bis zum Schwanz zu verfolgen.

9. Der *Truncus intestino-accessorius*, welcher auch die Fasern des *N. lateralis inferior* führt, entspringt aus dem hintern Pole des Ganglions. Er liegt Anfangs zwischen spinaler Längsmusculatur und *M. trapezius*, weiter nach dem Schwanz zu dann zwischen letzterm und dem *M. levator scapulae*, der caudal und dorsal sich zwischen *N. lateralis med.* und *Truncus accessorius intestinalis* einschiebt. Der Nervenstamm biegt nun mehr und mehr nach dem ventralen Rande des *M. trapezius* um und erreicht diesen in der Höhe des Austritts des 1. Spinalnerven (vgl. Fig. 11 u. 14) aus der hypaxonischen Musculatur. Auf dieser Strecke gehen von ihm ab:

a) Ein oder mehrere *Rr. musculares* für den *M. trapezius*, welche dem XI. Gehirnnerven der höhern Wirbelthiere entsprechen. Sie sind es ausschliesslich, welche diesen Muskel versorgen. Unmittelbar vom Ganglion abgehende Muskeläste für den *Trapezius* existiren nicht. Verbindungen mit einem sensiblen Aste des 2. Spinalnerven, wie sie bei umgewandelten Thieren sich finden, konnten bei der Larve nicht festgestellt werden.

b) Ein oder mehrere sehr feine *Rr. musculares* für den *M. dorso-laryngeus*. Sie verlaufen an der medialen Seite des *M. trapezius* ventralwärts, schlagen sich um seinen ventralen Rand und erreichen so die mediale Seite des *M. dorso-laryngeus*.

Der Stamm, welcher am ventralen Rande des *M. trapezius* nun zum Vorschein kommt, bildet den *N. intestinalis X*. Er kreuzt die laterale Seite der *Vena jugularis interna* und theilt sich hier in seine beiden Hauptstämme, in den

c) *N. intestinalis X* im engern Sinne, welcher sich an Herz, Trachea, Oesophagus, Leber und Magen verzweigt (Fig. 14 *N. i. X*), und

d) den *N. recurrens intestinalis X* (Fig. 14 *r. rec. int. X*). Dieser kommt für die vorliegende Untersuchung allein in Betracht. Die Beschreibung des eigentlichen *N. intestinalis X* ist von der des sympathischen Nervensystems nicht zu trennen und wird seiner Zeit andern Orts mit diesem zusammen erfolgen. Der *N. intestinalis* kreuzt an der medialen Seite den grossen Stamm der *Vena jugul. interna* und den *Ductus Cuvieri*. Kurz vorher geht von ihm der *N. recurrens intestinalis X* ab, welcher immer lateral von der *Art. pulmonalis* verläuft und dann ventral- und oralwärts umbiegt und so zur Dorsalseite des Herzbeutels gelangt. Hier löst er sich in eine grössere Zahl von sensiblen und motorischen Aesten auf, von denen 1 oder 2 in den gleich näher zu beschreibenden *Plexus subceratobranchialis* eingehen.

α) An der Kreuzung mit der *Art. pulmonalis* verlässt ihn der

N. lateralis inferior, dessen Fasern im Truncus intestinalis X von seinem Ursprung an durch ihre starken Markscheiden hervortreten und im lateralen Theil des Truncus bis zum Abgang des untern Seitennerven kenntlich sind. Wahrscheinlich leiten auch diese sich aus dem dorsalen Theil der vordern Wurzel des Vagusganglions her. Der Nerv verläuft nun (Fig. 11 u. 14) zwischen M. rectus profundus und M. pectori-scapularis oder durchsetzt die Fasern des letztern, dann zwischen M. rectus profundus und M. subcoraco-humeralis ventral- und caudalwärts, um den N. supracoracoideus an seinem Eintritt in das gleichnamige Foramen medial zu kreuzen. Dann verschwindet er an der Seite oder über dem Rande des Sternalknorpels unter den Fasern des M. pectoralis, den er durchbohrt, und gelangt so weiter caudalwärts unter der Haut zum Vorschein. Er verläuft dann in der ventralen Seitenlinie caudalwärts und versorgt die dort befindlichen Sinneskörper.

Weiterhin sind folgende Aeste zu unterscheiden:

β) Rr. musculares für den M. dorso-laryngeus, kleine Nerven, welche medial oder lateral von der Art. pulmonalis aus dem N. recurrens entspringen.

γ) N. laryngeus. Er entspringt meist an der Stelle, wo der N. recurrens, oralwärts umbiegend, die Art. pulmonalis aussen kreuzt. Seltner wird er durch einen selbständigen Ast des N. intestinalis X vertreten.

Er verläuft, dem M. dorso-laryngeus Zweige abgebend, an ihm bis zur Inscriptio tendinea, giebt hier bisweilen einen feinen, ventral verlaufenden Muskelast ab für den M. interlateralis (ventralis) und den Sphincter aditus laryngis (Fig. 11). Der grössere Theil des Nerven gelangt, zwischen der 3. Portion des M. interbranchialis 4 und dem Dorso-laryngeus (Fig. 10 u. 11 links) oder zwischen den Bündeln des letztern durchtretend (Fig. 11 rechts), an die Dorsalseite desselben und theilt sich hier in Aeste für die Mm. sphincter aditus lar. und interlateralis. Auch der Kehlkopfschleimhaut führen diese Nerven sensible Fasern zu.

δ) Rr. musculares für die 3 Portionen des M. interbranchialis 4. Dieselben vertheilen sich medial und lateral vom Hauptstamm in die Muskeln, zum Theil vereinigt mit

ε) Rr. sensibles für die Pharynxschleimhaut, welche zwischen den Fasern des M. interbranchialis 4 hindurch zu der den Muskel dorsal überkleidenden Schleimhaut zur Seite und oral vom Kehlkopfeingang treten. Sie dringen an der ventralen Pharynxwand bis zwischen das Gebiet des R. lingualis des 2. Kiemenbogennerven vor, welches dorsal und oral vom Truncus arteriosus liegt. Ferner versorgen sie das

sensible Gebiet des fehlenden (oder doch rudimentären) *R. posttrematicus* 4, hier wie dort fehlende Theile von Kiemenbogennerven ersetzend und jenes Bereich für sich erobernd.

ζ) *Rr. musculares* für den *M. subceratobranchialis* und den gleichnamigen Plexus. Es ist gewöhnlich nur ein bedeutenderer Ast, welcher in das eigentliche Geflecht eingeht. Ein oder mehrere kleinere Zweige, welche schon früher den Stamm des *N. recurrens intestinalis* X verlassen, verlaufen gesondert zu den *Mm. subceratobranchiales* 1—3, von der Ventralseite her an sie herantretend (Fig. 2 u. 3). Der oder die Aeste für das subceratobranchiale Geflecht theilen sich nun. Ein oder mehrere Nerven, welche stets ausschliesslich aus dem *N. recurrens intestinalis* X stammen, begeben sich zu den *Mm. cerato-hypobranchiales* (1) 2 und 3. Andere gehen Verbindungen mit motorischen Aesten des 2. und 3. Kiemenbogennerven ein und schicken ihre Nerven dem *M. cerato-hyoideus internus*. Das so entstehende Geflecht zeigt ziemlich beträchtliche Verschiedenheiten bei verschiedenen Thieren und an beiden Seiten. Bald zweigen sich die *Rr. musculares* für die *Mm. cerato-hypobranchiales* früh ab und sind daher an dem eigentlichen Geflecht nicht betheiligt (Fig. 3). In andern Fällen bleibt der Haupttheil der für den *M. cerato-hyoideus int.* bestimmten Fasern mit den eben genannten Muskelästen vereinigt und gelangt dorsal von diesen Muskeln zu seinem Endigungsgebiet, nachdem er sich mit einem Aste des 2. Kiemenbogennerven kurz zuvor vereinigt hat (Fig. 2).

In wieder andern Fällen tritt ein Nervenfädchen, welches sich dorsal von den kleinen ventralen Kiemenbogenmuskeln aus mehreren (2 in Fig. 3) Aesten des *R. recurrens* und einem des 3. Kiemenbogennerven zusammensetzt, zwischen den Bäuchen der *Mm. cerato-hypobranchiales* 2 und 3 ventralwärts hervor (Fig. 3 rechts), vereinigt sich mit einem Aestchen des 2. Kiemenbogennerven und tritt dann zum *M. cerato-hyoideus internus*. Kurz, die Form und Lage des Plexus subceratobranchialis zeigt namentlich in Bezug auf die Lage seiner Theile zu den genannten Muskeln viele Verschiedenheiten. Als besonders bemerkenswerthe und constante Beziehungen sind hervorzuheben:

Der *M. cerato-hyoideus internus* erhält aus 4 ganz verschiedenen Nerven Fasern und zwar vom *N. glossopharyngeus* (1. Kiemenbogennerven), vom 2. und 3. Kiemenbogennerven und dem *N. recurrens intestinalis* X. Die *Mm. subceratobranchiales* 1 und 2 erhalten ihre Nerven zum grössten Theil aus dem *R. recurrens int. X*. Variabel, aber stets vorhanden ist die Betheiligung des 2. Kiemenbogennerven an ihrer Innervation.

Der *M. subceratobranchialis* 3 wird ebenso wie die *Mm. cerato-hypobranchiales* ausschliesslich vom *N. recurrens int. X* versorgt.

Der aus der Vereinigung von Aesten (*Plexus subceratobranchialis*) des 2. und 3. Kiemenbognennerven und des *Rr. recurrens* gebildete Nerv für den *M. ceratohyoideus int.* kreuzt die 1. Kiemenbogenarterie (*Carotis communis*) an ihrer ventralen Seite, die aus dem 3. Kiemenbognennerven stammenden Fasern ausserdem die 2. Kiemenbogenarterie, ebenfalls an der ventralen Seite. Der aus dem *N. recurrens intestinalis X* entspringende Antheil kreuzt die ventrale Seite sämmtlicher 4 Kiemenbogenarterien.

Der Antheil des 3. Kiemenbognennerven ist sehr verschieden stark und kann ganz fehlen.

Vom 4. Kiemenbognennerven gelangen niemals motorische Fasern an die Ventralseite.

Der 1. Kiemenbognennerv (*Glossopharyngeus*) versorgt einen medial von der 1. Kiemenspalte gelegenen Muskel (*Ceratohyoideus internus*) zum Theil.

Der 2. Kiemenbognennerv versorgt zum 2. und 1. Kiemenbogen gehörige Muskeln, *Mm. subceratobranchiales* 1 und 2 theilweise und nimmt auch an der Innervation des *M. ceratohyoideus internus* Theil. Der Antheil an beiden, namentlich der an der Versorgung des *Subceratobranchialis* 1 und 2, ist sehr gering.

Der 3. Kiemenbognennerv betheiligt sich meist nur an der Innervation des *M. ceratohyoideus internus* und reicht damit in das motorische Gebiet des 1. Kiemenbognennerven, während ihm sein eigenes verloren gegangen ist. Fasern für den *Subceratobranchialis* sind selten nachweisbar. Bald fehlt der eine, bald der andere Theil. Seltner fehlen motorische Fasern des ventralen hintern Astes, *Ramus posttrematicus* 3, ganz, ein Schicksal, welches den *R. branchialis* 4 bereits ereilt hat.

Der *N. recurrens int. X* hat sein motorisches Gebiet bis in das des *Glossopharyngeus* ausgedehnt, letzterer hat aber die Oberhand behalten.

Im Bereich des 2. und 3. Kiemenbognennerven hat ersterer die Vorrherrschaft erlangt und diese Nerven zum Theil in andere Gebiete verdrängt. Der ventrale motorische Theil des 4. Kiemenbognennerven ist ganz ausgefallen und vom *N. recurrens int. X* ersetzt worden.

Aus dem Ueberwiegen dieses letztern ist eine *Dysmetamerie* hervorgegangen.

Die Beziehungen des *Glossopharyngeus* und *Vagus* zum sympathischen Nervensystem werde ich an andern Orten mit der Beschrei-

bung des R. intestinalis X vereinigen. Es wird dort an vielen Stellen an die vorliegenden Untersuchungen anzuknüpfen sein.

### 3) N. hypobranchialis.

Dieser die hypobranchiale spinale Musculatur versorgende Nerv setzt sich bei der Larve von *Salamandra maculosa* aus drei Bestandtheilen zusammen: aus Theilen des 1. Spinalnerven, dem sich feine, den Vaguswurzeln angegliederte Nerven beigesellen, welche wahrscheinlich als Reste spino-occipitaler Nerven aufzufassen sind, und aus Theilen des 2. Spinalnerven.

A. Der 1. Spinalnerv hat gewöhnlich nur eine ventrale Wurzel; ein Spinalganglion fehlt. Der Nerv verlässt zwischen Schädel und dem knorpiligen obern Wirbelbogen den Wirbelcanal. Bei eben zur Welt gekommenen Larven hat die Verknöcherung bereits begonnen, und die Austrittsöffnung wird an der caudalen Seite schon durch Knochen-substanz gebildet; sie ist aber an der oralen Seite noch nicht geschlossen.

An der Seite des Wirbelcanals theilt sich der Nerv in 2 fast gleich starke Aeste, einen dorsalen und einen ventralen. Der dorsale theilt sich wieder in einen lateralen und medialen Ast, von denen der laterale unmittelbar zu den seitlichen Theilen der Längsmuskeln des Rückens sich begiebt. Der mediale tritt zwischen den vom 1. Wirbelbogen zur Occipitalspange ziehenden (M. spino-occipitalis, Rectus capitis [minor]) und den epaxonischen Längsmuskel (M. longissimus capitis) und verzweigt sich in beiden. Der ventrale Ast tritt in die hypaxonische Musculatur ein, der er Aeste abgiebt. An ihrer ventralen Seite, ungefähr in der Mitte zwischen Wirbelsäule und Seitenkante der Musculatur, kommt der Nerv in schräg caudalwärts und nach aussen gerichtetem Verlauf wieder zum Vorschein.

Etwa in dem Querschnitt des lateralen Endes der 1. Inscriptio tendinea der hypaxonischen Musculatur (Fig. 14) biegt er dann oral- und ventralwärts um. Er lässt dann der Reihe nach den N. intestinalis X, die Vena jugularis interna, die Art. pulmonalis an seiner medialen, den N. lateralis inferior und das Ligamentum branchio-pericardiacum an seiner lateralen Seite (Fig. 14) und gelangt so an den Vorderrand des M. omohyoideus. Hier vereinigt sich mit ihm ein kräftiger Ast des 2. Spinalnerven und bildet mit ihm so den N. hypobranchialis (N. hybr. Fig. 14).

Nicht selten findet man aber auch Reste eines Spinalganglions am 1. Spinalnerven. Es wird meist durch einen Haufen embryonaler Ganglienzellen dargestellt, welche er in dem Winkel zwischen dem dorsalen und dem ventralen Aste der motorischen Wurzel, lateral von

der Austrittsöffnung aus dem Wirbelcanal, liegt. Der grösste Theil dieser Zellen erscheint in Degeneration begriffen. Nur einige wenige haben die eigenthümliche Structur fortgeschrittener Entwicklung entfaltet: einen grossen runden, excentrisch gelegenen Kern mit grossen Kernkörperchen und einen grossen Protoplasmaleib mit NISSL'Schen Körperchen an der Peripherie. Der geringen Zahl entspricht auch die geringe Grösse der dorsalen Wurzel, deren Ausbildung und Verlauf zudem manchem Wechsel unterworfen zu sein scheint.

Bei einer Larve, bei welcher in der Schnittserie ein 1. Spinalganglion beiderseits gefunden wurde, entsprang rechts die sensible Wurzel nur etwa 0,1 mm weiter oralwärts von der motorischen Wurzel. Sie verlief schräg nach aussen und caudalwärts und gelangte, ebenso wie die der folgenden Spinalnerven, caudal vom dorsalen Aste der motorischen Wurzel in das Ganglion, aus dem sich Nervenfasern sowohl dem dorsalen als auch dem ventralen Aste zugesellten. Anders verhielt sich die linke Seite. Hier war das Ganglion etwas, die sensible Wurzel erheblich kleiner als rechts. Die sensible Wurzel entsprang viel weiter oral, etwa 0,3 mm, dicht neben dem hintersten Wurzelfaden des Vagusursprungs. Sie verlief dann eine Strecke rein caudalwärts im Wirbelcanal und trat vor, oral von dem dorsalen Aste der motorischen Wurzel zum Ganglion.

Von etwa 30—40 auf das Vorhandensein eines 1. Spinalganglions hin untersuchten Larven wurde ein solches bei dreien gefunden. Nur bei einer konnte die genaue Untersuchung in der Schnittserie vorgenommen werden. Die beiden andern Male wurde das Ganglion unter dem Präparirmikroskop dargestellt, die Auffindung einer dorsalen Wurzel misslang dabei.

B. Dem 1. Wirbelkörper liegt seitlich, gewöhnlich ventral vom 1. Spinalnerven, die Arteria vertebralis an, welche am Occipitaltheil des Schädels von dem Aortenbogen beiderseits entspringt und da, wo dieser den innern Rand der am Schädel entspringenden hypaxonischen Musculatur schneidet, zwischen dieser und dem Schädel dorsalwärts verläuft und so in den von Bindegewebe ausgefüllten Raum zur Seite des 1. Wirbels, zwischen hypaxonischer und epaxonischer Musculatur gelangt. In diesem Raum liegt das Vagusganglion mit den Anfängen der aus ihm entspringenden Nerven und, wenn vorhanden, auch das 1. Spinalganglion.

Die Arteria vertebralis collateralis entsendet hier ausser mehreren Muskelästen eine feine Arterie, deren Capillaren das Vagusganglion versorgen und welche dann durch das Foramen N. X in den Schädel

gelangt, und eine erheblich grössere in den Wirbelcanal neben dem 1. Spinalnerven (Art. basilaris). Sie verschwindet dann zwischen 1. Wirbel und dem von diesem entspringenden hypaxonischen Muskel.

Die das Vagusganglion versorgende kleine Arterie wurde nun bei 2 in Schnittserien daraufhin untersuchten Larven von einem feinen, markhaltigen Nerven begleitet gefunden, welcher aus dem Vagusganglion an seiner ventralen Seite zu entspringen schien. Er zog neben der Arterie caudalwärts und vereinigte sich mit dem 1. Spinalnerven.

Ueber seinen weitem Verlauf liess sich bei der Larve nur ermitteln, dass er mit seinen sympathischen Nerven, welche die Art. vertebralis collateralis begleiten und mit dem Vagusganglion sowohl wie auch mit dem 1. Spinalnerven in Zusammenhang standen, Verbindungen besass.

Nach den weiter unten aufzuführenden Untersuchungen beim Erwachsenen ist es mir wahrscheinlich geworden, dass es sich um Reste von spino-occipitalen Nerven handelt, deren Fasern in den N. hypobranchialis gelangen.

Die sympathischen Nerven werden andern Orts beschrieben werden.

In der Frontalschnittserie einer Larve, deren Metamorphose fast vollendet war, ist links ein feiner, nur aus wenigen (3 oder 4) ziemlich dicken Fasern mit starker Markscheide bestehender Nerv vorhanden, welcher etwas caudal vom IX-X-Loch ungefähr in der durch die Mitte der occipitalen Knorpelstange hinter dem X-Loch gelegten Transversalebene an der ventralen Seite der Medulla oblongata entspringt, sich nach oral und lateral wendet und die ventral vom IX-X-Loch gelegene Knochenlamelle dicht am Knorpel der Occipitalspange, an der Stelle, wo diese in den basalen Knorpel übergeht, durchsetzt. Der Nerv gelangt so an die mediale Seite des Vagusganglions und zwar ventral von den Glossopharyngeus-Vaguswurzeln.

Seinen weitem Verlauf liess die Untersuchung der Serie leider im Dunkeln. Der Vergleich mit dem in einer Frontalschnittserie einer *Triton*-Larve gefundenen Nerven lässt aber keinen Zweifel darüber, dass es sich um einen echten occipitalen Nerven handelt (vgl. Anl. II).

C. Der 2. Spinalnerv tritt durch das Foramen intervertebrale zwischen 1. und 2. Wirbel. Seine Zusammensetzung aus motorischer und sensibler Wurzel ist typisch. Auch das Spinalganglion bietet nichts besonders Erwähnenswerthes. Seine Lage zu den beiden Wirbeln unterscheidet sich bei der Larve auch noch in nichts Wesentlichem von der der nachfolgenden Spinalnerven. Die beiden Wurzeln treten etwa in der Mitte des Foramen intervertebrale, die sensible etwas weiter

caudalwärts als die motorische, zwischen den beiden Wirbeln hindurch.

Die motorische Wurzel zerfällt dann auch hier in einen dorsalen und einen ventralen Ast. Beiden schliessen sich sensible Aeste an. Der dorsale Ast ist schräg nach dorsal- und oralwärts gerichtet. Der ventrale Ast durchbohrt, ventral- und caudalwärts verlaufend, die hypaxonische Musculatur und kommt an deren ventraler Seite am vordern Rande der Knorpelplatte der 2. Rippe zum Vorschein, um, wie der 1. Spinalnerv, nach Abgabe mehrerer feiner Aeste für die genannte Musculatur und den *M. levator scapulae* nach ventral und oral umzubiegen. An seiner Innenseite liegen dann der *Ductus Cuvieri*, und an der Seite des aus der Vereinigung von diesem mit der *Vena jugularis externa, interna* und *thyreoidea* entstandenen venösen Sinus theilt er sich in seine Aeste für die ventrale Längsmusculatur, den *M. omohyoideus* u. s. w. (Fig. 14)<sup>1)</sup>. Der in den *N. hypobranchialis* übergehende Ast kreuzt das *Lig. branchio-pericardiacum lateral*, den *N. lateralis inf. X* medial und vereinigt sich an dem Seitenrande des *M. omohyoideus* mit dem zugehörigen Aste des 1. Spinalnerven zum *N. hypobranchialis*. Im Winkel, den die Antheile des 1. und 2. Spinalnerven am *N. hypobranchialis* bilden, tritt die *Vena brachialis externa (cephalica)* vom Humerus nach innen.

Der *N. hypobranchialis* legt sich dann ungefähr im Querschnitt der *Cartilago triangularis* an die Seite des *M. geniohyoideus medialis*, tritt etwas weiter nach vorn zwischen die Fasern des eben genannten Muskels und giebt ihm zahlreiche feine Aeste ab. Nicht weit vom Ursprung des *M. geniohyoideus* am Unterkiefer verlässt der Nerv diesen Muskel an seiner Dorsalseite und wendet sich der Anlage des *M. genioglossus* zu, in der er seine Endverbreitung findet. Der *N. hypobranchialis* ist ein rein motorischer Nerv, dessen Aeste sich nach den Muskelgruppen.

Ein sehr kräftiger Muskelast für den *Rectus profundus hypobranchialis* geht kurz nach seiner Bildung meist noch an der Seite des *M. omohyoideus* ab (Fig. 14) und ist zwischen den Fasern des Muskels nach vorn zu verfolgen. Bisweilen durchbohrt ein kräftiger Muskelast für den tiefen *Rectus* auch den lateralen Theil des oberflächlichen, welcher an dem *Hypobranchiale 1* und der *Copula* sich anheftet. Dann folgen Muskeläste für den letzt genannten Theil des *M. rectus superficialis*, für den *M. geniohyoideus* und endlich die End-

1) Vgl. M. FÜRBRINGER, Vergl. Anat. der Schultermuskeln, in: *Morph. Jahrb.*, V. 7, 1873.

verzweigung an der Anlage des M. genioglossus. Der M. sternohyoideus erhält Nerven aus dem 2. und 3. Spinalnerven unmittelbar, welche zwischen Herzbeutel und Muskel verlaufen und von der dorsalen Seite her in den Muskel eintreten.

## II. *Salamandra maculosa* nach der Metamorphose.

### 1. Das Zungenbeinskelet und die Kehlkopf- und Luftröhrenknorpel.

#### a) Zungenbeinskelet.

Es besteht bekanntlich <sup>1)</sup> aus 1) dem Hyoidbogen, vordern Zungenbeinhorn, Cornu anterius; 2) dem hintern Zungenbeinhorn, Cornu posterius; 3) dem Rest des 2. Kiemenbogens, Hypobranchiale 2; 4) den 2 Paar Radien, welche dorsal von der vordern Verbreiterung des Ceratohyale an die Copula angegliedert sind; 5) der Copula; 6) dem Os triquetrum.

1) Das Cornu anterius stellt eine ziemlich dünne, längliche Knorpelplatte dar, welche sich dorsal in einen gebogenen Fortsatz auszieht. Die Form zeigen die Figg. 18 (von der dorsalen) und 19 (von der ventralen Seite aus). Es liegt mit dem vordern Theil seiner breiten Platte, von der Ventralseite gesehen, auf den Radien der Copula. Bisweilen decken sich die Ränder beider Seiten unter der Copula, der linke dorsal, der rechte ventral.

Der dorsale, runde Fortsatz ragt bis hinter das Os quadratum nach hinten. Seine Spitze verbindet ein kräftiges Band, Ligamentum hyo-quadratum, mit diesem Schädeltheil.

2) Das hintere Zungenbeinhorn, Cornu posterius, stellt einen gebogenen Knorpelstab mit ovalem Querschnitt dar, welcher an seiner oralen und medialen Hälfte plattenförmig verbreitert ist. Die Verbreiterung reicht aber nicht ganz bis zur Verbindung mit der Copula, sondern fällt an der oralen Kante steil, an der caudalen Kante allmählich zur Copula hin ab. Das hintere Ende ist hakenförmig dorsal- und caudalwärts gekrümmt und endet, sich verjüngend, in einer Spitze.

An der Grenze des mittlern und hintern Drittels hat der Knorpel, etwas dorsal von der caudalen Kante, eine breite Verbindung mit dem Hypobranchiale 2. Die Verbindung ist bald eine Syndesmose, bald verwachsen beide Theile knorplig. Das eine fand ich ebenso häufig wie das andere, ohne dass Beziehungen zum Alter des Thieres bestanden hätten.

3) Das Hypobranchiale 2 ist ein fast drehrunder, gebogener

1) WIEDERSHEIM, Sal. perspicillata; RUSCONI, Salamandre terrestre.

Knorpelstab, welcher nur an seinem lateralen Ende, an der Verbindung mit dem Ceratobranchiale, etwas verbreitert ist.

4) Die Radien der Copula, ein vorderes und ein hinteres Paar, haben die Form kleiner, zugespitzter, etwas gebogener Stäbchen, deren verbreiterte Basis der Copula aufsitzt und durch Bindegewebe mit ihr verbunden ist. Das hintere Paar ist länger und kräftiger. Sie liegen nicht in einer Ebene, sondern stehen nach dorsal- und oralwärts in die Substanz der Zunge vor. Die Verbindung der Radien mit der Copula zeigt manche Verschiedenheiten in Bezug auf die Entfernung der Ansatzstellen von einander. Seltner sitzt der vordere Radius dem hintern auf und hat keine Verbindung mit der Copula (Fig. 25).

5) Die Copula zeigt in ihrer Form auf den ersten Blick völlige Uebereinstimmung mit der der Larve, wenn man von dem Schwinden des Copulastiels absieht.

Die dorsale Spange, welche die Verbindung mit dem Hypobranchiale 2 trägt, ist gegen den rhombischen Körper (Fig. 16) deutlich abgesetzt. Dieser trägt aber an jeder Seite 3 Verbindungsflächen, im Gegensatz zu dem der Larve, welcher nur 2 auf jeder Seite aufwies. Die caudalste ist die für das Cornu posterius und scheint der Lage nach der Verbindung mit dem Hypobranchiale 1 der Larve zu entsprechen.

Die Verbindung des vordern Radius mit der Copula stimmt mit der des Hypohyale bei der Larve überein. Zwischen beiden scheint die mit dem hintern Radius dazu gekommen zu sein.

6) Die *Cartilago triangularis* ist durch den Schwund des Copulastiels selbständig geworden und verknöchert, *Os triquetrum*. Sie zeigt, abgesehen von der Grösse, sonst völlige Uebereinstimmung mit der der Larve.

Die Verbindungen der Theile unter einander sind durchweg Syndesmosen. Gelenkhöhlen sind nicht vorhanden. Das in der Larvenperiode bestehende kleine Gelenk zwischen Copula und Hypohyale ist geschwunden.

Von den beiden Bändern, welche bei der Larve das Hyoid mit dem Quadratknorpel und dem Unterkiefer verbanden, ist nur eins, das *Lig. hyo-quadratum*, übrig geblieben. Zwischen hinterm Zungenbeinhorn und Hypobranchiale 2 spannt sich eine *Membrana intercartilaginea* aus, welche den Zwischenraum zwischen beiden bis auf eine mediale Lücke verschliesst. Durch diese tritt der Bauch des *M. rectus profundus* hindurch. Die Verbindung des hintern Zungenbeinhorns mit der Copula ist durch ein von der oralen Kante des erstern ausgehendes kräftiges Band verstärkt.

Es fragt sich, in welcher Weise die einzelnen Theile des erwachsenen Thieres von denen der Larve abzuleiten sind. Der erste, welcher diese Frage aufgeworfen hat, ist RUSCONI, dessen glänzende Untersuchungen bleibenden Werth in der vergleichenden Anatomie behalten werden. Er sagt<sup>1)</sup>:

„La pièce impaire antérieure<sup>2)</sup> . . . acquiert quatre filets ou quatre rayons, deux de chaque côté; la partie antérieure des deux pièces suspensoires<sup>3)</sup> . . . s'élargit notablement, les arcs branchiaux deuxième, troisième et quatrième<sup>4)</sup> disparaissent entièrement, et c'est en conséquence de leur disparition que la tête devient plus petite; du premier arc il ne reste plus qu'une très petite portion qui se soude avec l'extrémité postérieure de la pièce<sup>5)</sup>, ibid., laquelle se trouve ainsi transformée en corne postérieure de l'os hyoïde.“

WALTER<sup>6)</sup>, welcher RUSCONI's Untersuchungen augenscheinlich nicht kannte, bezeichnete die Radien des ausgebildeten Thieres als 2 Paare Hypohyalia. Im Uebrigen sind seine Bezeichnungen nicht erwähnenswerth. Neue Thatsachen hat er nicht entdeckt.

Spätere Untersuchungen sind mir nicht bekannt geworden.

Folgende Punkte sind bei der Ableitung von der Larve zu berücksichtigen:

1) Hyoidbogen. Dass in dem Cornu anterius des ausgebildeten Thieres das Ceratohyale zu suchen ist, bleibt keinem Zweifel unterworfen. Larven in vorgeschrittenen Stadien der Metamorphose<sup>7)</sup> zeigen die Lösung der Verbindung des Ceratohyale mit dem Hypohyale (Fig. 20 u. 21). Ersteres legt sich meist unter das letztere, doch sieht man bisweilen auch das Umgekehrte (Fig. 21 links). Gleichzeitig kommt die allmähliche Umbildung der Form zur Beobachtung.

An dem dorsalen Ende des Ceratohyale der Larve vollzieht sich auch in so fern eine Veränderung, als der dorsale Theil des Knorpels mit dem Lig. hyo-mandibulare bis zum Ansatz des Lig. hyo-quadrum degenerirt. Dieser bildet beim ausgebildeten Thier die Spitze des vordern Zungenbeinhorns. Der ganze Knorpel verlängert sich auch im Verhältniss mehr, wie sich das Schädel skelet vergrößert. Die Folge davon ist, dass der Ansatz des Lig. hyo-quadrum caudal- und dorsal-

1) Histoire naturelle de la salamandre terrestre, Pavo.

2) Copula. 3) Hypobranchiale 1 u. 2. 4) Ceratobranchiale 2, 3, 4. 5) Hypobranchiale 1.

6) Das Visceralskelet und seine Musculatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 21, 1887.

7) Ich verdanke dieselben der Güte des Herrn Geheimraths FLEMING in Kiel.

wärts hinter das Quadratum rückt und das Lig. hyo-quadratum eine wagrechte oder gar nach vorn (oral) absteigende Richtung erhält.

Das Hypohyale verändert mit der beginnenden Lösung des Ceratohyale seine Lage: es geht aus der spitzwinkligen Stellung zur Copula bei der Larve (Fig. 1—3) allmählich in eine rechtwinklige und sogar stumpfwinklige über, welche der des vordern Radienpaares nach der Metamorphose entspricht (Fig. 17). Die Uebereinstimmung auch in der Lage des *R. lingualis* N. glossopharyngei (Fig. 22 u. 23 u. 1) lässt wohl kaum einen Zweifel übrig, dass das vordere Radienpaar sich aus den Hypohyalia der Larve bildet.

2) 1. Kiemenbogen. Es besteht eine doppelte Möglichkeit der Ableitung. Das hintere Zungenbeinhorn besteht nur aus einem Stück, welches auch bei mikroskopischer Untersuchung keine Verwachsungslinie erkennen lässt. Es liegt daher nahe, an einen ähnlichen Umbildungsprocess zu denken wie beim Hyoidbogen, an eine Lösung der Verbindung zwischen Ceratobranchiale und Hypobranchiale der Larve, an eine Umbildung der Hypobranchialia 1 in das hintere Paar der Radien und der Ceratobranchialia in die hintern Zungenbeinhörner. Hierfür liesse sich die Lage des *R. lingualis* N. glossopharyngei geltend machen. Er tritt, wie oben beschrieben, bei der Larve von der ventralen Seite her durch die Lücke zwischen Hypohyale und Hypobranchiale 1. Beim Erwachsenen benutzt sein Hauptast die Lücke zwischen beiden Radien, um in die Zunge zu gelangen.

Die Untersuchung der in Umwandlung begriffenen Larven und junger Thiere nach eben beendeter Metamorphose zeigt indessen die fortschreitende Verwachsung zwischen Hypo- und Ceratobranchiale 1; auch bei jungen Thieren ist die Grenze bisweilen noch deutlich nachzuweisen.

Dicht vor (oral von) der Verbindung des so gebildeten hintern Zungenbeinhorns mit der Copula bemerkt man schon bei ältern Larven eine Wachsthumzone an dem letzt genannten Knorpel. Aus ihr bildet sich der hintere Radius hervor, der also eine Neubildung darstellt, welche von keiner tiefern morphologischen Bedeutung ist.

RUSCONI'S Darstellung stimmte also nur in dem einen Punkt nicht mit der meinigen, dass er beide Radien als Neubildungen ansieht, während ich das vordere Radienpaar aus den Hypohyalia der Larve ableitete.

3) Vom 2. Kiemenbogen bleibt das Hypobranchiale 2 bestehen, das in seinen Beziehungen zum 1. Kiemenbogen der Copula und auch der Musculatur ohne weiteres wiederzuerkennen ist.

4) Bei grossen Exemplaren von *Salamandra maculosa* findet man ausserdem nicht selten kleine Knorpelkugeln von etwa  $\frac{1}{2}$ —1 mm Durchmesser an der caudalen Seite des Hypobranchiale 2 und caudal davon an der Schlundwand, welche als Reste der untergegangenen Ceratobranchialia 2—4 aufzufassen sind.

#### b) Kehlkopf- und Luftröhrenknorpel.

Die Cartilago lateralis des Erwachsenen hat eine dachziegelähnliche Gestalt mit einer hohlen, dem Kehlkopflumen zugekehrten und einer äussern gewölbten Seite. Am oralen Ende setzt die Sehne des M. dorso-laryngeus an dem schon bei der Larve ausgebildeten Fortsatz an (Fig. 31 u. 32). Nach hinten folgen meist mehrere schalenförmig gewölbte und an den Rändern unregelmässig gezackte Knorpel, welche der weiten Trachea und den Anfängen der Bronchien seitlich anliegen (Fig. 31 u. 33). Sie sind als Abschnürungen von der Cartilago lateralis aufzufassen. Nicht selten findet man auch unvollständig von der Cartilago lat. getrennte Theile. Während der Ontogenie vollzieht sich der Vorgang so, dass das hintere Ende der Cartilago lateralis sich in ein indifferentes, zellenreiches embryonales Gewebe fortsetzt, welches die Anlage der Trachealknorpel bildet<sup>1)</sup> (siehe Fussnote 1 auf S. 471).

### 2. Muskeln.

Der Kopf des Salamanders nach der Metamorphose bietet nach Entfernung der Haut auf den ersten Blick ein von dem der Larve völlig verschiedenes Bild dar. Er erscheint nach dem Schwunde der Kiemenbogen verhältnissmässig viel kürzer.

Muskeln, welche bei der Larve sehr kräftig hervortreten, scheinen ganz verschwunden oder in der Tiefe verborgen zu sein. Andere haben Form und Umfang so verändert, dass man sich von der Gleichartigkeit mit solchen der Larve erst durch genauere Berücksichtigung aller Verhältnisse überzeugt. Endlich treten neue Muskeln auf, deren Ableitung nur durch den Vergleich der verschiedenen Stadien der Metamorphose und ein genaues Studium der Innervation möglich ist. Während das Gebiet des Trigemini von den Umwälzungen der Metamorphose fast unberührt bleibt, gewinnt das des Facialis und Glosso-

1) Vgl. auch H. H. WILDER, Studies in the phylogenesis of the larynx, preliminary communication, in: Anat. Anz., V. 7, No. 18, und The Amphibian larynx, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat., 1896, sowie C. GEGENBAUR, Die Epiglottis, Leipzig 1892.

pharyngeus ganz andere Gestalt. Das Gebiet des Vagus ist nur in so fern betheilig, als ein Theil seiner Muskeln dem Untergang verfällt; der grössere Theil erhält sich aber in der schon bei der Larve angelegten Form.

Was die hypobranchiale, spinale Musculatur anbetrifft, so sind nur im Bereich der Zunge wesentliche Umgestaltungen und Neubildungen eingetreten.

A. Die von VII, IX, X versorgten Muskeln des Unterkiefers und Zungenbeins.

Die bei der Larve naturgemässe Eintheilung in eine dorsale und ventrale Gruppe ist beim ausgebildeten Thier nicht durchführbar, da getrennte Muskeln beider Gebiete sich vereinigt haben und die trennenden Kiemenspalten nicht mehr vorhanden sind. So greifen beide Gebiete in einander über und können nur ihrer Herkunft nach auf die frühern Gruppen zurückgeführt werden.

1) *M. cephalo-dorso-mandibularis* (*Depressor mandibulae*, *C<sub>2</sub>md* RUGE, Fig. 26, 37 *C. d. n.*), ein überaus kräftiger Muskel, welcher seit dem Larvenstadium durch seine mächtige Entfaltung ganz andere Formen angenommen hat. Er stammt von der oberflächlichen Abtheilung des Muskels der Larve ab. Die tiefe Abtheilung geht während der Metamorphose zu Grunde oder erhält sich nur in spärlichen Resten.

Er entspringt 1) von der dorsalen Hälfte des *Os squamosum* und von der Aussenseite der zum Theil von diesem, zum Theil vom *Os petrosum* gebildeten hufeisenförmigen *Crista muscularis* über dem äussern Bogengang (Fig. 37 *Cdm* links); 2) von der oberflächlichen, mit der Haut fest verwachsenen Rückenfaszie, *Fascia cephalodorsalis*, welche sich oralwärts bis in die Parietalgegend fortsetzt, und zwar aussen von den Ursprüngen des *M. trapezius* und *M. cephalo-dorso-pharyngeus*, diese deckend (Fig. 37 *Cdm* rechts).

Beide Portionen sind fest mit einander verbunden und nur künstlich zu trennen. Ihre Fasern convergiren nach der hintern Spitze des Unterkiefers und setzen an derselben mittelst einer dicken, kräftigen Sehne an.

Der Muskel erhält seine Nerven aus dem *Facialis*, zum Theil ohne Beimengung von *Glossopharyngeus*-Bestandtheilen, durch Aeste, welche von innen her in den Muskel eintreten und ventral von der IX-Anastomose liegen. Ein Theil der Aeste geht nach Angliederung der IX-VII-Anastomose vom *N. jugularis* ab oder scheint sogar von der Anastomose selbst zu entspringen. Von diesen liess sich die Betheiligung des IX. nicht sicher ausschliessen.

Die Function ist seit dem Larvenstadium ebenfalls die gleiche geblieben. Er zieht den hintern Muskelfortsatz nach dorsalwärts und senkt dadurch den Unterkiefer. Er ist also ein Antagonist der vom Trigeminus versorgten Kaumusculatur.

Die Innervation beweist die Identität mit dem gleich genannten Muskel der Larve. Er unterscheidet sich nur durch die Ausdehnung des Ursprungs auf die oberflächliche Rückenfaszie, welcher bei Larven in vorgerücktem Entwicklungsstadium bereits ihren Anfang nimmt; der Schädelursprung, unter dem sich das Squamosum als Deckknochen entwickelt, wird von hinten her allmählich ganz von diesem neuen Theil des Muskels zugedeckt.

Der Verlauf des R. jugularis n. VII ist der gleiche wie bei der Larve, nur dass der Bogen, mit dem er den Muskel umschlingt, ventralwärts nach dem Unterkiefer zu verschoben erscheint (Fig. 26 *r.j. VII+IX*). Die Art. mandibulo-jugularis verläuft neben (caudal) dem Nerven (Fig. 26 *A.m.j.*).

2) *M. genio-hyoideus lateralis* WALTER (interhyoideus im engeren Sinne; *C<sub>2</sub>hv* RUGE, Fig. 22—24, 27 *Jh<sup>z</sup>*).

Er stellt nur einen Theil des *M. interhyoideus* der Larve dar und zwar den vordersten.

Er ist ein schlanker Muskel, dessen vorderer Theil unter dem *M. intermandibularis* V, dessen hinterer unter den dahinter gelegenen, vom R. jug. VII versorgten Muskeln verborgen liegt, welche aussen und innen am Quadratbein ansetzen.

Er entspringt von der dorsalen Spitze des Cornu anterius hyoidei, nur den Ansatz des Lig. hyo-quadratum frei lassend. (Der Ursprung ist in Fig. 18 und 19 mit einer orangeröthen Linie umzogen.) Er bildet so um die Spitze des vordern Zungenbeinhorns eine Muskelkuppe, welche nach Entfernung des ihu — von der Seite gesehen — deckenden Lymphsinus (Fig. 27, 28, 34 *S.l*) am hintern Rande des *M. cephalo-dorso-mandibularis* sichtbar wird (Fig. 26 *Jh<sup>z</sup>*). Seine Fasern verlaufen ziemlich parallel an der ventralen und lateralen Seite des vordern Horns medial vom Unterkiefer nach vorn. Sie setzen an die Linea alba an, welche zwischen beiden Seiten des *M. intermandibularis* von einer ziemlich breiten, am Unterkiefer angehefteten Aponeurose gebildet wird (Fig. 27 *Jh<sup>z</sup>*).

Der Muskel wird fast immer ausschliesslich durch den R. jugularis IX versorgt, aus dem er mehrere feine Aeste empfängt. Indessen man findet auch, zwar selten, ein Uebergreifen des Trigeminus in dieses Gebiet. Es tritt dann ein feines Aestchen vom R. mandibularis V

hinter dem caudalen Rande des *M. intermandibularis* zu dem *M. interhyoideus* (Fig. 28). Sehr selten gehen zugleich auch einige Fädchen für den dahinter liegenden *M. inter ossa quadrata* von dem Nerven des V ab.

Wenn man alle übrigen in diesem Gebiete stets vorhandenen Anastomosen zwischen *Facialis* und *Trigeminus*ästen, welche hauptsächlich durch Anlagerung sensibler Aeste des *Trigeminus* an motorische und sensible des *Facialis* hervorgerufen werden, entwirrt hat, tritt dieses Aestchen des V., welches in das Gebiet des VII. übergreift, hier und da zu Tage. Viel seltner kommt das Umgekehrte zur Beobachtung, dass nämlich Aeste des *Facialis* sich an der Innervation des *M. intermandibularis* betheiligen (Fig. 27).

Diese (immerhin seltene) Vermischung der Nerven der beiden ursprünglich durch die 1. Schlundspalte getrennten Gebiete scheint bei der Larve noch nicht zu bestehen. Wenigstens fand ich hier stets eine strenge Scheidung der Nerven nach den Muskelgrenzen.

Durch seine Verkürzung zieht der Muskel die dorsale Spitze des vordern Zungenbeinhorns oralwärts. Der Muskel *streckt* sich dabei ventral von dem gebogenen elastischen Knorpel desselben. Das vordere Ende des Knorpels wird dem entsprechend sich elastisch dorsal- und oralwärts biegen. Der Muskel hat mithin auf das vordere Zungenbeinhorn die gleiche Wirkung wie der entsprechende Theil des *M. interhyoideus* der Larve. Er trägt zur Hebung der Zungengegend bei. Nur wird dies in etwas anderer Weise erreicht als im Larvenstadium. Denn die Wirkung des vordern Theils des *Cornu anterius* auf die Zunge ist nach Lösung der Verbindung zwischen *Ceratohyale* und *Hypohyale* der Larve keine unmittelbare. Er stellt vielmehr das *Punctum fixum* für den *M. ceratohyoideus* dar, welcher bei gleichzeitiger Verkürzung die Wirkung auf die Zunge verdoppelt.

3) *M. inter ossa quadrata* (Cranialportion von *C<sub>2</sub>hw* RUGE's) geht aus dem zweiten Theil des *M. interhyoideus* der Larve hervor. Er entspringt mit einer kurzen, breiten, aber dünnen Sehne von der caudalen Kante der medialen Seite des *Os quadratum* (Fig. 29 *M. i. q*) lateral und ventral vom Ansatz des *Lig. hyo-quadratum*. Bisweilen findet man auch Fasern, welche an dieses Ligament selbst ansetzen und so den Uebergang zu den Verhältnissen bei der Larve bilden. Ob die Fasern des mittlern Theils des *M. interhyoideus* bei der Larve unverändert durch Verschiebung ihres Ursprungs in den des ausgebildeten Thieres übergehen, ist zweifelhaft. Jedenfalls sind es hauptsächlich von dem erstgenannten Theil des Muskels abstammende, durch Wachsthum neugebildete Fasern, welche zunächst als einzelne ab-

errirende Bündel ihren Ursprung (häufig schon bei ältern Larven zu beobachten) von dem Quadratbein nehmen. Die vom Ceratohyale entspringenden Muskelfasern des hintern Theils des *M. interhyoideus* verschwinden während der Metamorphose vollständig; wahrscheinlich degeneriren sie und werden resorbirt, während an ihrer Aussenseite sich der neue Muskel mit dem Ursprung vom *Os quadratum* bildet.

Gleichzeitig verschiebt sich der Ursprung des *M. genio-hyoideus lateralis*, der Gestaltveränderung des Ceratohyale entsprechend, medial von dem *M. inter ossa quadrata* nach dorsal- und caudalwärts und verliert dadurch den bei der Larve bestehenden Zusammenhang gänzlich.

Der Verlauf ist dem der Muskelfasern der Larve, von welchen der *M. inter ossa quadrata* abstammt, ganz gleich. Der caudale Theil verläuft rein transversal oder nur wenig caudal gerichtet, der orale divergent nach vorn zur Aponeurose der *Linea alba*, und wird so, wie auch bei der Larve, vom *M. intermandibularis* gedeckt (von der Ventralseite gesehen). Nach hinten schliessen sich die Fasern des *M. quadrato-pectoralis* (*Sphincter colli*) an.

Innervirt wird der *M. inter ossa quadrata* vom *R. jugularis VII*, dessen Aeste sich an der Ventralseite ausbreiten und von hier in den Muskel eintreten. Er wirkt als Constrictor der Zungenbeingegend. Die gleichzeitige drehende und hebende Wirkung auf das Ceratohyale, wie sie bei der Larve bestand, ist dem Muskel verloren gegangen. Beide Functionen, bei der Larve vereinigt, sind beim ausgebildeten Thier auf zwei Muskeln streng geschieden vertheilt. Der Constrictor hat durch unmittelbaren Ansatz an das *Os quadratum* ohne Vermittlung des *Lig. hyo-quadratum* ein sichereres *Punctum fixum* erhalten und dient der Bewegung des *Cornu anterius* durch den *M. genio-hyoideus lateralis* nur noch als Widerlager. Die höhere Entwicklung der Function des *M. genio-hyoideus lateralis* trifft und gehört mit der des *M. ceratohyoideus internus* zusammen und wird dort Erwähnung finden.

4) *M. quadrato-pectoralis* (*Sphincter colli*, Fig. 26—28, 34 *Sph. c*) entspringt mit einer kurzen, breiten, sehr kräftigen Sehne von dem untern Theil der lateralen Seite des *Os quadratum* und dem lateralen Ende des *Os squamosum*. Die Sehne ist mit der Kapsel des Kiefergelenks verwachsen und nimmt auch Faserzüge von dem *Lig. jugale*, welches sich zwischen dem *Proc. jugalis* des *Os quadratum* und der hintern Spitze des Oberkiefers ausspannt, in sich auf.

Von der Sehne entspringen die fächerförmig divergirenden Muskelfasern (Fig. 28), welche zum kleinern Theil in transversalem Verlauf

zur Linea alba, zum grössern an die mit einer Hautfalte, dem Reste des Kiemendeckels, verwachsene Fascia pectoralis gelangen. Diese Fascie stellt ein Sehnenblatt dar, auf welches man nach Entfernung der Haut hinter der eben genannten Hautfalte stösst. Sie überdeckt seitlich die Mm. procoraco-humerales und supracoracoidei, mit ihnen durch loses Bindegewebe verbunden, und geht caudalwärts in die Fascie des M. pectoralis und seine meist ziemlich breite Linea alba über. Aus diesem breiten, transversalen Bande hebt sich ein mittleres Dreieck heraus, in welchem stärkere Faserzüge hervortreten und welches so als die eigentliche Endsehne des M. quadrato-pectoralis anzusehen ist. Seine Basis liegt an der Kiemendeckelfalte im Bereich des Ansatzes des Muskels, seine Spitze am Sternum, zu dem es sich in der zwischen den Mm. pectorales beider Seiten eingeschobenen Linea alba fortsetzt (Fig. 27 *F. p.*).

Er stellt auf den ersten Blick einen völlig neuen Muskel dar, dessen Ursprung und Faserverlauf nicht ohne weiteres auf einen Muskel der Larve zu beziehen ist. Auch der Ansatz an der nach der Verwachsung des Kiemendeckels mit der Haut der Brustgegend übrig bleibenden Falte und der mit ihr fest verbundenen Fascia pectoralis ist etwas vollkommen Neues seit der Metamorphose.

Nur die oralen Bündel des Muskels haben einen mehr transversalen Verlauf und bieten durch ihren Ansatz an der Mittellinie einen Vergleichspunkt mit dem M. interbranchialis 1 der Larve und insbesondere mit den oralsten Bündeln desselben, welche nicht an das Ceratobranchiale oder die Fascie des Ceratohyoideus externus ansetzen, sondern an das straffe Bindegewebe zwischen hinterm Ende des Ceratobranchiale 1 und Quadratum. Diese Fasern vermehren sich bei beginnender Metamorphose schnell und gewinnen lateral vom R. jugularis VII, diesen überwuchernd und zudeckend, an dem untern Ende des Quadratum Anheftungspunkte, unter Vermittlung des sich in straffe Faserzüge umwandelnden Bindegewebes.

Ob auch die an dem Ceratobranchiale 1 ansetzenden Bündel des M. interbranchialis 1 der Larve in den M. quadrato-pectoralis (Sphincter colli) übergehen, ist zweifelhaft. Bisweilen findet man Muskelbündel, welche von der Hautfalte am meisten lateral entspringen und die Sehne am Os quadratum nicht erreichen (Fig. 28), sondern an der den hier gelegenen Lymphsinus überkleidenden Bindegewebskapsel endigen, da, wo der dorsale Theil des 1. Kiemenbogenknorpels der Larve der Degeneration anheim gefallen ist. Möglich, dass sie sich von da herleiten.

Der Entwicklung des Muskels während der Metamorphose entspricht auch die Innervation durch den R. jugularis VII. Seine Aeste umschlingen den oralen Rand des Muskels und treten von der ventralen Seite in den Muskel ein (Fig. 26—28), ein Verhalten, welches sich unmittelbar von dem bei der Larve herleitet. Die feineren Verzweigungen sind nur mit dem Dickenwachstum in das Innere zu liegen gekommen (vgl. Fig. 8).

Durch die Verkürzung des vordern, an der Linea alba vor der Kiemendeckelfalte ansetzenden Theils wird eine kräftige Zusammenschnürung der hintern Zungenbein- und Schlundgegend bewerkstelligt. Dies ist sowohl für den Schluckact wie auch für die Athmung von Bedeutung.

Anders muss die Wirkung der hintern, an der Kiemendeckelfalte und der Fascia pectoralis endigenden Muskelbündel ausfallen.

Sie ziehen bei gleichzeitiger Anspannung den ventralen Theil des Schultergürtels und die ganze Brustgegend am Sternum nach vorn, bei einseitiger nach vorn links oder rechts. Dies ist wohl sicher die Hauptbedeutung, neben der die vom vordern Theil bewirkte Zusammenschnürung nebensächlich erscheint. Voraussetzung für das Zustandekommen einer Zugwirkung auf den Schultergürtel ist die Feststellung des Schädels durch die Längsmusculatur der Wirbelsäule und des Occiput. Bei Feststellung des Schultergürtels wird der Schädel nach rechts oder links, oder bei gleichzeitiger Verkürzung beider Seiten nach ventral gebeugt.

5) *M. ceratohyoideus* (internus) (*C. h. i* Fig. 22—27, 33).

Auch dieser Muskel hat seit dem Larvenleben sein Aussehen sehr wesentlich geändert (vgl. Fig. 2 u. 3, 20, 23, 27 *C. h. i*). Er entspringt von der dorsalen Spitze des Cornu posterius hyoidei (im Bereich der in Fig. 16 und 17 orangeroth umzogenen Linie), auch die Spitze selbst mit einer muskulösen Kuppe überziehend (Fig. 22 *C. h. i*). Der Muskel umhüllt das dorsale Drittel des hintern Zungenbeinhorns, an dessen lateraler und medialer Fläche seine Fasern, den Ursprungslinien entsprechend, eine gefiederte Nahtlinie bilden (Fig. 22, 33, 16, 17), und legt sich dann oralwärts, immer flacher werdend, an die ventrale Seite des vordern Zungenbeinhorns, an dessen ventraler Fläche er und zwar am medialen Rande ansetzt (Fig. 19 *C. h. i*). Seine Versorgung mit Nerven entspricht durchaus der bei der Larve. Sie stammen aus drei, sehr selten sogar aus vier verschiedenen Gebieten und zwar:

a) aus dem IX., welcher den bei weitem grössten Muskelast abgiebt und den grössten Theil des Muskels versorgt; b) aus dem 2. Kiemenbogenerven; c) sehr selten auch aus dem 3. Kiemenbogen-

nerven; d) aus dem R. *recurrens intestinalis* X. Von den mit b und d bezeichneten Nerven ist nur äusserst selten der eine oder der andere nicht vorhanden.

Der Verlauf der Nerven wird weiter unten genauer beschrieben werden.

Der Muskel stammt also zweifellos ausschliesslich vom M. *ceratohyoideus internus* der Larve ab. Der R. *jugularis* VII ist niemals an seiner Innervation betheiligt, ein Beweis, dass Theile des M. *ceratohyoideus externus* sich nicht mit ihm vereinigen. Nach dem anatomischen Befunde beim ausgebildeten Thier muss man annehmen, dass dieser Muskel während der Metamorphose vollständig zu Grunde geht. Damit stimmen die Beobachtungen an in der Metamorphose begriffenen Larven überein (Fig. 20). Während der M. *ceratohyoideus internus* stetig an Grösse zunimmt und seine Anheftungspunkte ausdehnt, vom ventralen Muskelvorsprung des Ceratobranchiale 1 seinen Ursprung über die ganze mediale Hälfte dieses Knorpels, ihn umhüllend, schiebt (Fig. 20) und seinen Ansatz an der ventralen Seite der oralen Verbreiterung des Ceratohyale unter Aufgabe der kleinen Sehne der Larve gewinnt, bleibt der *Ceratohyoideus externus* in seiner Entwicklung stehen, wird bald überholt und verfällt in dem Maasse dem Untergang wie der dorsale Theil des Ceratobranchiale 1, an dem er entspringt. Die Angabe *RUSCONI*'s<sup>1)</sup>, dass diese Muskeln [les *adducteurs des arcs branchiaux*] „se raccourcissent et deviennent les muscles des cornes antérieures“, ist nicht ganz verständlich und jeden Falls nicht richtig.

Nach dem anatomischen Befund beim ausgebildeten Salamander wäre wohl annehmbar die Verschmelzung der kleinen Muskeln, Mm. *subceratobranchiales* und *cerato-hypobranchiales*, mit dem M. *ceratohyoideus internus*. Indessen die Besichtigung der Uebergangsstadien lehrt, dass auch sie mit dem 2.—4. Ceratobranchiale der Degeneration anheim fallen.

*RUSCONI* war der Erste, welcher die Umwandlung des Kiemenapparats der Salamanderlarve einer Untersuchung unterzogen hat, und die Vielseitigkeit und Genauigkeit seiner Beschreibung wird unter Berücksichtigung der technischen Hilfsmittel jener Zeit immer aufs Neue die ungetheilteste Bewunderung derer erwecken, welche seine Werke studiren. Er ist auch der Erste und Einzige, welcher die Anatomie der von Kopfnerven versorgten Muskeln bei der Larve und dem ausgebildeten Thier in Zusammenhang genau beschrieben hat, viel richtiger

1) *Histoire naturelle de la salamandre terrestre.*

und vollständiger als mancher spätere Untersucher. Leider scheinen seine Werke nur wenigen von ihnen bekannt gewesen zu sein.

Mit seiner Ansicht über die Function des letzt genannten Muskels kann ich freilich nicht übereinstimmen. Er sagt: „les grands protracteurs<sup>1)</sup> s'allongent et s'étendent au dessous de toute la corne postérieure à laquelle ils adhèrent; ils servent maintenant à abaisser l'extrémité postérieure de cette même corne et par conséquent à dilater l'arrière-bouche.“

Das dorsale Ende des hintern Zungenbeinhorns liegt in einem weiten Lymphsinus (Fig. 27, 28 *S.I.*). Die hintern zwei Drittel sind mit der Schlundwand, soweit sie nicht in diesem Lymphsinus frei liegen, durch lockeres Bindegewebe nur lose verbunden, und eine Erweiterung der Mundhöhle ist daher durch die Wirkung dieses Muskels auf das hintere Ende des Knorpels kaum möglich, wenigstens nicht durch diesen Muskel allein.

Die freie Lage in der Lymphhöhle, welche sich nicht selten sehr weit ventral und medial, ja bis zur Seite des *M. rectus* erstreckt, lässt vielmehr annehmen, dass sie dem Zweck einer möglichst schnellen freien Bewegung ohne Wirkung auf die Umgebung dient. Aus dieser Annahme wird auch die Länge und Schlängelung der den *M. ceratohyoideus* (*internus*) versorgenden Nerven verständlich.

Die Berücksichtigung dieser Verhältnisse und der Ansatzpunkte des *M. genio-hyoideus lateralis* und *ceratohyoideus* muss über ihre Wirkungsweise zu folgender Vorstellung führen (Fig. 34 nach einem mit vorgestreckter Zunge fixirten Präparat).

Wie bereits oben bei der Beschreibung des *M. genio-hyoideus lateralis* (*Jh*) berücksichtigt, veranlasst die Contraction desselben eine ventrale, orale und etwas mediale Verschiebung des dorsalen Endes des vordern Zungenbeinhorns, welche durch die Anheftung an dem *Os quadratum* ihre Grenze findet. Vermöge der gebogenen Form und Elasticität des Knorpels wird die vordere verbreiterte Knorpelplatte sich oral und dorsal verschieben, also bei geöffnetem Unterkiefer genau nach oralwärts in der Richtung der Axe der Wirbelsäule.

Sie wird so, wenn sie keinen Widerstand findet, etwas bis über die vordere Spitze des Mauls vorgeschoben werden können (vgl. Fig. 34 *co. a*). Ihr Rand dient aber als *Punctum fixum* für den *M. ceratohyoideus* (*internus*, *C.h. i* Fig. 34).

Die Wirkung des *M. geniohyoideus lateralis* (*Jh*) kann also niemals auf das vordere Zungenbeinhorn beschränkt bleiben, sondern muss sich

1) *Ceratohyoideus internus*.

durch den *M. ceratohyoideus* auf das hintere Zungenbeinhorn übertragen, dessen hinteres Ende in der gleichen Richtung wie das des vordern Horns, nach ventral, medial und vor allem oral verschoben werden muss. Dem entsprechend würden die vordern Enden der hintern Zungenbeinhörner und damit auch die an ihnen befestigte Copula mit den Radien ganz in der gleichen Weise wie das vordere Zungenbeinhorn nach oralwärts, bei geöffnetem Maule also aus diesem heraus gestreckt werden. Bei gleichzeitiger und gleich schneller Wirkung der gleich starken Muskeln, *Mm. geniohyoideus lateralis* und *ceratohyoideus (internus)*, wird also die die Radien umgebende Masse der Zunge doppelt so schnell und weit aus dem geöffneten Maule nach vorn geschleudert werden, wie die Geschwindigkeit und Verkürzung jedes einzelnen der beiden Muskeln beträgt. Es kommt so eine ausgiebige und schnelle, aber wenig nachdrückliche Bewegung zu Stande.

Mit der Vorwärtsstreckung verbindet sich aber auch noch eine Axendrehung des hintern Horns und eine Beugung in dem Gelenk mit der Copula. Während der von den beiden hintern Hörnern eingeschlossene Winkel in der Ruhelage ein stumpfer (Fig. 16, 17), ja bisweilen fast gestreckter ist (Fig. 25), werden bei Vorstreckung der Zunge ihre dorsalen Enden einander genähert, und der Winkel wird ein spitzer. Gleichzeitig kehrt sich die in der Ruhe lateral gelegene, gefiederte Nahtlinie der Ursprünge des *M. ceratohyoideus internus* (Fig. 23) ventralwärts. Beides wirkt durch das Hypobranchiale 2 auf die Copula derart zusammen, dass das von der Verbindung der Copula mit dem hintern Zungenbeinhorn caudal gelegene Ende, an welches das Hypobranchiale 2 ansetzt, dorsal, das vordere ventral gebeugt wird. So kehrt sich die dorsale Fläche der Zunge nach vorn (Fig. 34).

Beim Schnappen nach der Beute öffnet sich vermuthlich das Maul sehr weit, und das zu verschluckende Thier kommt sofort mit der von klebrigem Saft bedeckten dorsalen Zungenfläche in Berührung und wird so festgehalten. Bei dem nun folgenden Zurückziehen der Zunge wird die dorsale Fläche derselben durch einen weiter unten zu besprechenden Mechanismus in entgegengesetzter Richtung wie beim Vorstrecken, nämlich nach dorsal und caudal gekehrt und schiebt nun den Bissen an den Zahnleisten der *Vomero-palatina* nach hinten.

Gelingt es der Zunge auf einmal nicht, den Bissen nach hinten zu bringen, so wird er von den Zähnen der Kiefer festgehalten, und unter öfterm Zuschnappen wiederholt die Zunge ihre Bewegung. Ist die Beute so endlich in die hintere Rachenhöhle befördert, so drängt sie eine peristaltische Zusammenziehung des *M. inter ossa quadrata* und

des *M. quadrato-pectoralis* in den Oesophagus, dessen glatte Muscularität dann die Weiterbeförderung übernimmt.

Die Bewegungen der Zunge in dem vorstehenden Sinne kann man auch am lebenden Thier beobachten. Oeffnet man einem Salamander mit der Pincette das Maul, so bekommt man die Zunge zu Gesicht, welche nun bestrebt ist, die eingeführte Pincette oder den Finger aus dem Munde hinauszuschieben, und man kann so den von der Zunge ausgeübten Druck an dem Finger unmittelbar fühlen. Das Gleiche geschieht bei Einführung von andern Fremdkörpern, welche dem Thier nicht zusagen. Sie werden mit Hülfe der Zunge aus dem Munde hinausgestossen. Diese wird dabei bis zum Vorderrand der Kiefer vorgestreckt.

Ein weiteres spontanes Hinausstrecken habe ich nie gesehen, da die freiwillige Aufnahme von Nahrung nur selten und unter günstigern äussern Bedingungen, als ich sie meinen Salamandern bieten konnte, in der Gefangenschaft zu beobachten ist. Die anatomischen Verhältnisse zwingen aber zu der Annahme, dass es vorkommt.

Durch elektrische Reizung mit schwachen Inductionsströmen war an enthirnten Thieren leicht festzustellen, dass die *Mm. geniohyoideus lateralis* und *ceratohyoideus internus* die Bewegung hervorrufen.

Die Vorstreckung der Zunge aus dem Maule kann natürlich nur bei gleichzeitiger Erschlaffung des an den hintern Hörnern und der Copula ansetzenden *M. rectus* eintreten<sup>1)</sup>.

6) *M. cephalo-dorso-pharyngeus* (*C. d. p* Fig. 29). Es ist ein zweiköpfiger Muskel, dessen vorderer Kopf lateral vom *M. trapezius* von der Muskelleiste entspringt, welche vom *Os squamosum* und *petrosum* über dem äussern Bogengang gebildet wird (Fig. 37 *C. d. p*). Der Anheftungspunkt wechselt etwas. Der zweite Kopf nimmt von der Dorsalfascie, aussen vom *M. trapezius* seinen Ursprung. Beide Köpfe liegen unter dem *M. cephalo-dorso-mandibularis* verborgen. Beide Bäuche vereinigen sich in der Höhe der Rippen und gelangen zwischen 2. und 4. Kiemenarterienbogen an die ventrale Seite der Schlundwand. Hier ist der Muskel von einer mit der Schlundwand verwachsenen *Inscriptio tendinea* (*dt* Fig. 29) unterbrochen. Die beiden Köpfe dorsal von der *Inscriptio tenoinea* können als *Partes dorsales* (3 u. 4) von der *Pars ventralis* (*subpharyngea*) unterschieden werden. Diese nimmt ihren An-

1) Sehr interessant ist der Vergleich mit den Verhältnissen von *Spelelerpes* (R. WIEDERSHEIM, *Salamandrina perspicillata* und *Geotriton fuscus*, Genua 1875, p. 174), die weitgehende Uebereinstimmung zu zeigen scheinen. Die Fähigkeit, die Zunge aus dem Maule hervorzuschleudern, ist dort noch weiter ausgebildet.

satz in der Mittellinie an einer kräftigen Zwischensehne zwischen Schlundwand und Herzbeutel (Fig. 30 *L. a. 1*), welche mit dem Herzbeutel und Truncus arteriosus (Fig. 30 *Tr. art*) sehr fest verwachsen und auch mit der Schlundwand verbunden ist.

Je nach der Ausbildung des 3. Kiemenarterienbogens sind seine Beziehungen zu dem Muskel verschiedene.

Gewöhnlich tritt der 3. Kiemenarterienbogen gegen die andern an Grösse zurück; er besteht nur aus einem unscheinbaren, zwischen 2. und 4. Arterienbogen versteckt liegenden und schwer zu isolirenden Gefässe (Fig. 26). Der vom Cranium entspringende Kopf des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* (Pars dorsalis 3+4<sup>2</sup>) theilt sich dann und lässt die Arterie durch die so entstehende Spalte durchtreten (Fig. 26). Seltner wird der 3. Kiemenarterienbogen als Gefäss rückgebildet und durch einen pigmentirten Bindegewebsstreifen dargestellt. Aber auch dann fehlt die Spalte in der Schädelportion des Muskels meist nicht. Sie wird von einem arteriellen Gefäss durchzogen, welches sich auch durch seine Beziehungen zum Epithelialkörper (Fig. 29 *E*) leicht als ein Rest des 3. Kiemenarterienbogens zu erkennen giebt. [Der anzunehmende Verlauf des 3. Arterienbogens ist in Fig. 29 durch eine rothe punktirte Linie angedeutet. Im Präparat liegt dort der oben erwähnte, pigmentirte Bindegewebsstreifen<sup>1)</sup>. Der Verlauf der dieses (übrigens bei *Salamandra maculosa* meist nur in der Einzahl vorhandene) Körperchen versorgenden Arterie durch den Schlitz des Muskels ist leicht und ungezwungen verständlich, wenn man berücksichtigt, dass das oder eins der beiden Epithelkörperchen bei *Triton* und auch bei *Salamandra* nicht selten seine Arterie aus dem 3. Kiemenarterienbogen bezieht. Der Muskel zeigte hier in einem Fall (Fig. 29) auch noch die Besonderheit, dass an seiner oralen Seite einige Muskelbündel nicht an die *Inscriptio tendinea*, sondern an die Schlundwand ansetzten.

Noch seltner endlich bildet der 3. Kiemenarterienbogen ein dem 2. und 4. gleich grosses oder annähernd gleich grosses Gefäss. Ich fand in einem solchen Fall, dass alle vom Cranium entspringenden Muskelbündel caudal an dem 3. Arterienbogen vorbeizogen, eine Theilung des Muskels unterblieb und er somit ganz zwischen 3. und 4. Kiemenbogen hindurch zu der *Inscriptio tendinea* trat. Dies ist indessen eine seltene Ausnahme. Sie erklärt sich aus einem Fortfall der Pars dorsalis 3 des *M. cephalo-dorso-pharyngeus*.

1) Vgl. MAURER, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, in: *Morph. Jahrb.*, V. 13, 1888.

Die Verbindung mit den Verhältnissen der Larve ist sehr leicht herzustellen. Man braucht nur an die Stelle der untergegangenen Ceratobranchialia 3 und 4 der Larve die Inscriptio tendinea zu setzen, um in dem *M. cephalo-dorso-pharyngeus* die *Mm. cephalo-ceratobranchialis* 3 (*Levator arc. br. 3*), *cephalo-dorso-ceratobranchialis* 4 (*Levator arc. br. 4*) und *interbranchialis* 4 wiederzufinden. Der Anfang der Inscriptio tendinea zwischen dem dorsalen und dem ventralen Muskel war ja schon in der Larvenperiode vorhanden. Maassgebend für einen Vergleich ist die Lage des 3. Kiemenarterienbogens und zwar des Theils, welcher aus der Kiemenvene der Larve hervorging. Die 3. Kiemenvene (Fig. 15 *V. br. 3*) tritt unter der dorsalen Knorpelverbindung der Ceratobranchialia 3 und 4 zwischen den *Mm. cephalo-ceratobranchialis* 3 (*L. a. b. 3* Fig. 15 u. 4) und *cephalo-dorso-ceratobranchialis* 4 (*L. a. b. 4* ebenda) oralwärts hindurch. Von dem Schädelursprung des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* stammt also der oral von dem 3. Kiemenarterienbogen des ausgebildeten Salamanders liegende, zwischen 2. und 3. Kiemenarterienbogen durchtretende Theil vom *M. cephalo-ceratobranchialis* 3, der zwischen dem 3. und 4. Kiemenarterienbogen durchtretende Theil mit dem von der Dorsalfascie entspringenden zusammen von dem *M. cephalo-dorso-ceratobranchialis* 4 der Larve ab.

Der Vergleich des medialen Theils des Muskels mit dem *M. interbranchialis* 4 der Larve ist selbstverständlich.

Reste eines *Cephalo-ceratobranchialis* 1 und 2 habe ich beim ausgebildeten Thier nie gefunden.

Die Verfolgung der Metamorphose an verschiedenen Stadien bestätigt die vorstehenden Ausführungen durchaus. Nach Rückbildung der 4. Kiemenspalte, deren dorsaler Winkel zwischen die Ansätze der *Mm. cephalo-ceratobranchialis* 3 und *cephalo-dorso-ceratobranchialis* 4 hineinragt, und Degeneration der Ceratobranchialia 3 und 4 legen sich die Ansatzpunkte beider Muskeln an einander und bilden so mit dem *M. interbranchialis* 4 in der Fortsetzung der schon angelegten Inscriptio tendinea die des ausgebildeten Landthiers.

Der verwickelten Herkunft aus 3 verschiedenen Muskeln der Larve entspricht auch die Innervation. Die Pars dorsalis 3 wird durch einen Ast des 3. Kiemenbogensnerven versorgt. Dieser Ast entspricht dann dem Muskelast des 3. Kiemenbogensnerven der Larve, welcher seine Selbständigkeit meist aufgibt. Der zweite Theil der vom Schädel entspringenden Abtheilung (Pars dorsalis 4<sup>x</sup>) erhält Aeste aus dem *Truncus intestino-accessorius*, welche auf die des 4. Kiemenbogen-

nervens der Larve zu beziehen sind. Gleiches gilt für die von der Rückenfaszie entspringende Portion des *M. cephalo-dorso-pharyngeus*. Der ventral und medial von der Inscriptio gelegene Theil empfängt dagegen seine Nerven aus dem *N. recurrens intestinalis* X.

Ueber die Function kann die bloss anatomische Untersuchung kein vollständiges Bild gewinnen. Zweifellos ist eine örtlich beschränkte Zusammenschnürung des Schlundes dicht vor dem Kehlkopf die Wirkung der Verkürzung dieses Muskels. Ob damit aber seine wesentlichste Bedeutung getroffen ist, bleibt fraglich. Seine feste Verbindung mit dem *Truncus arteriosus* beweist, dass er auch diesen bewegt. Dass mit der Zusammenschnürung des Schlundes zugleich eine Unterdrückung der Verbindung zwischen *Art. pulmonalis* und Aortenbogen stattfinden muss, erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass ihm auch durch die Wirkung auf den *Truncus arteriosus* wichtiger Einfluss auf die Blutvertheilung, im Besondern auf den Blutzufuss zu den Lungen zukommt.

Nur physiologische Versuche werden hier Klarheit schaffen können.

7) *M. dorso-laryngeus* ist seit dem Larvenleben von allen vorher beschriebenen Muskeln am wenigsten verändert worden. Ursprung, Verlauf und Ansatz an der aus einer Inscriptio tendinea hervorgegangenen Sehne sind ganz die gleichen geblieben. Das ventrale Ende ist nur etwas schmaler geworden und hat sich gegen die flache, breite Form im Larvenleben (Fig. 10, 11 *Dl*) abgerundet (Fig. 30 *Dl*). Der Uebergang in die Sehne lässt die Beziehungen zu der frühern Inscriptio tendinea nicht mehr erkennen. Die Sehne (*L. d. l* Fig. 10) bildet jetzt die unmittelbare Fortsetzung des Muskels, durch welche er seinen Ansatz am *Processus muscularis* der *Cartilago lateralis* gewinnt (Fig. 31 u. 32 *p. m*). Seine Innervirung ist natürlich ebenfalls die gleiche wie im Larvenstadium geblieben.

Seine Function als Erweiterer des Kehlkopfeingangs ist seit HENLE, der den Muskel danach *Dilatator aditus laryngis* nannte, wohl bekannt. Gleichzeitig wirkt er als contractiler Gürtel für die Grenze zwischen *Pharynx* und *Oesophagus*. Die Beziehungen dieser Wirkung zu der anderer Muskeln kann aber erst seine Bedeutung voll aufklären. Auch hier fehlen mir noch die auf Versuche und Beobachtungen am Lebenden gestützten Grundlagen, die allein sichern Aufschluss versprechen.

8) Die Kehlkopfmuskeln (Fig. 30 u. 31) sind beim ausgebildeten Thier auf einen reducirt. Wenigstens ist in der Regel nur der *M. constrictor aditus laryngis* vorhanden, dessen Lage und Form ganz denen der Larve entspricht. Der hier aus embryonalen, wahr-

scheinlich noch nicht functionsfähigen Fasern bestehende kleine Muskel ist nach der Metamorphose aber zu einem dicken, sehr kräftigen, auf dem Querschnitt fast runden Ring geworden, welcher in dem durch die Gestalt der Cartilago lateralis gebildeten Hohlring liegt (Fig. 31 u. 32). Ventral und dorsal vom Kehlkopf heften sich die Muskelfasern an die breite, durch straffes Bindegewebe gebildete Linea alba an; nur wenige nehmen von der Cartilago lateralis selbst Ursprung bezw. Ansatz an ihr. Beide Zwischensehnen der Mittellinie, namentlich aber die dorsale, caudal vom Kehlkopfeingang gelegene, sind mit der Cartilago lateralis durch straffes Bindegewebe fest verbunden. Die Richtung der Muskelfasern ist nicht bei allen Thieren die gleiche. Bald sind sie mehr transversal gestellt (Fig. 31), bald schräg von ventral-oral nach dorsal-caudal (Fig. 30). Die Gestalt des Muskels kann so, auch je nach der Breite, eine wesentlich verschiedene sein.

Die zu dem Muskel tretenden Nerven haben durch den Fortfall des *M. interlateralis* eine andere Lage erhalten. Während sie bei der Larve zwischen dem letzt genannten Muskel und dem *Lig. dorso-laryngeum* verliefen (Fig. 10), liegen sie jetzt ventral von dieser Sehne unbedeckt zu Tage, nachdem das parietale Pericard abpräparirt worden ist.

Der *M. constrictor aditus laryngis* ist der einzige stets wohl ausgebildete Muskel des erwachsenen Salamanders. Sehr wechselnd in der Anordnung sind Fasern, welche von dem *Lig. dorso-laryngeum* entspringen und an der ventralen Mittellinie bald mehr oral, bald mehr caudal ansetzen. Sie sind wohl als Reste des *M. interlateralis* aufzufassen (Fig. 30 *F. i. d.*). Auch ganz aus dieser Richtung abirrende, an die Trachealknorpel ansetzende Muskelfasern kommen vor (Fig. 30 *F. a. b.*).

Bisweilen ordnen sich in grösserer Zahl Fasern, welche von der Sehne des *M. dorso-laryngeus* entspringen, die Richtung derer des *M. constrictor aditus laryngis* kreuzen und an dem caudalen Ende der ventralen Mittellinie im Bereich des Kehlkopfs ansetzen, und bilden so einen gesonderten Muskel (*Fibrae cruciatae*, Fig. 33 *F. cr.*).

#### B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

Sie hat alle wesentlichen Beziehungen seit dem Larvenleben festgehalten. Nur im Bereich der Zunge haben sich eingreifendere Veränderungen vollzogen.

1) *M. genio-hyoideus medialis* (*Rectus superficialis hypobranchialis anterior*, Fig. 24, 27, 34, 35 *gh*). Der Ursprung am Kiefer ist derselbe geblieben. Die *Cartilago triangularis*, an welche der Muskel der Larve ansetzt, ist beim Erwachsenen verknöchert und hat seine Verbindung mit der *Copula* verloren. Es findet

sich hier ein kleiner, dreieckiger Knochen, dessen Form der dreieckigen Knorpelplatte der Larve entspricht, *Os triangulare* (*o. t* Fig. 27, 35). An denselben schliesst sich seitlich eine *Inscriptio tendinea* an. Die lateralsten Bündel des Muskels setzen an der die *Glandula thyroidea* (Fig. 27 *G. th*) überziehenden sehnigen Kapsel an. Die Ausbildung dieser aberrirenden Muskelbündel ist sehr verschieden und steht mit solchen im Verhältniss, welche von der andern Seite an der Kapsel der *Glandula thyroidea* endigen und dem *Omo-hyoideus* (*pectori-scapularis*) bzw. *Sterno-hyoideus* angehören.

Dies ist der gewöhnliche Befund. Abweichungen von demselben sind auffallend häufig zu beobachten. Nicht selten kommen Fasern vor, welche vom *Os triangulare* oder von der an dasselbe anschliessenden *Inscriptio tendinea* quer zur Kapsel der *Thyroidea* ziehen (Fig. 27). Auch Muskelbündel, welche von der rechten Hälfte des Unterkiefers entspringen, die Mittellinie spitzwinklig kreuzen und links ansetzen, und umgekehrt, sind keine besondere Seltenheit (Fig. 24 *F. a*), und sie sind bisweilen in so grosser Zahl vertreten, dass sie fast ein Drittel des ganzen Muskels einer Seite ausmachen.

Einmal fand ich als erheblichere und interessantere Abweichung einen völlig gesonderten kräftigen Muskel, welcher von dem Unterkieferwinkel lateral neben dem rechten *M. genio-hyoideus* entsprang und an der dorsalen Spitze des hintern Zungenbeinhorns ansetzte. Er überdeckte so einen Theil des nur schwach entwickelten *M. cerato-hyoideus* (*internus*, Fig. 24 *g. h. t*), von dem er leicht abzuheben war. Die genaue Feststellung der Innervation sicherte die Zugehörigkeit zum *M. genio-hyoideus*. Seine Wirkung auf das hintere Zungenbeinhorn kann nur der des *M. cerato-hyoideus* (*internus*) parallel sein.

Alle diese Abweichungen beweisen, dass dieses Muskelgebiet einen grossen Ueberschuss von entwicklungsfähigen Fasern hat und in seiner Nähe auch da als Ersatz einzutreten vermag, wo andere Muskeln zu schwach entwickelt sind, wie in dem letzt beschriebenen Falle. Hier war der *M. cerato-hyoideus* (*internus*) der rechten Seite bedeutend dünner als der der linken (Fig. 24, 25).

Die Innervation ist die gleiche wie bei der Larve.

Die Function des Muskels hat durch den Schwund des *Copula-stiels* eine wesentliche Aenderung erfahren. Der unmittelbare Einfluss auf die *Copula* und die Zunge ist ihm dadurch verloren gegangen.

Seine Verkürzung wird je nach der Lage und Beweglichkeit seiner Anheftungspunkte in gemeinsamer oder Wechselwirkung mit dem *M. sterno-hyoideus* und *Rectus abdominis superficialis* verschiedenen

Erfolg haben. Entweder wird er die am Os triangulare befestigte Schlundwand, den Truncus arteriosus und das gesammte Herz nach vorn ziehen oder den Unterkiefer senken oder endlich zur Spannung des Mundhöhlenbodens beitragen.

2) *M. genio-glossus* (Fig. 24, 25, 27, 34, 35 *g.gl.*). Er ist zu einem sehr kräftigen, breiten Muskel geworden, dessen Fasern nicht allein in die Zunge selbst, sondern auch in die Falte ausstrahlen, welche die Schleimhaut des Mundhöhlenbodens mit der der Zunge bildet. Es scheidet sich so ein lateraler Theil für den Mundhöhlenboden von einem mittlern für die Zunge bestimmten (Fig. 35).

Der Ursprung des Muskels am Unterkieferwinkel liegt zwischen den Ursprungsstellen des *M. genio-hyoides* (medialis). Die Fasern des lateralen Theils divergiren fächerförmig, die seitlichsten sind lateral und caudal gerichtet, die medialsten laufen parallel der Mittellinie caudalwärts unter der Kante der sublingualen Falte, an der sie dorsal vom hintern Zungenbeinhorn endigen. Hin und wieder setzen sich auch einige Fasern an dieses an (Fig. 18 *g.gli.*). Bisweilen lassen die beiden Ränder der Falte nur eine schmale Spalte zwischen sich, durch welche die Copula mit den in das Zungenparenchym eingebetteten Radien hindurchtritt. Es wird so ein in sagittaler Richtung breiter, von einer Seite zur andern aber sehr schmaler Zungenstiel gebildet (Fig. 35).

Nur der mittlere Theil des Muskels verdient eigentlich den Namen *genio-glossus*, weil er allein in die Zunge gelangt. Die Fasern beider Seiten durchkreuzen sich vielfach (Fig. 25, 27, 35) und strahlen in die Substanz der Zunge aus. Zwischen den Drüsenschläuchen gelangen die Muskelfasern zum Theil bis zur Oberfläche der Zunge und enden an der Schleimhaut. Ein Theil der Muskelbündel endigt an einer breiten Sehne, welche an der vordern Spitze der Copula angeheftet ist und an welcher an der andern Seite der *M. rectus profundus* und ein Theil des *M. rectus superficialis* entspringen (Fig. 36 *Ap.l.*).

Auch bei diesem Muskel, dem *Genio-glossus*, trifft man sehr häufig auf Abweichungen von dem eben beschriebenen typischen Verhalten. So setzen bisweilen Muskelbündel dorsal an der vordern Kante des vordern Zungenbeinhorns an (Fig. 18 *g.gl.*). In andern Fällen befestigen sich Fasern des mittlern Theils an der Zungenbeincopula (Fig. 25). Auch hier weisen die häufigen Variationen auf noch nicht ganz gefestigte Verhältnisse hin.

Der Muskel wird durch die Rr. linguales des *N. hypobranchialis* versorgt.

Seine Verkürzung wird eine doppelte Wirkung haben müssen. Einmal wird durch die Zusammenziehung der die Drüsentubuli umspinnenden Fasern ein Druck ausgeübt und das Secret auf die Oberfläche der Zunge gepresst. Gleichzeitig zieht der Muskel die Zunge nach dem Kieferwinkel zu und wirkt so bei dem Vorschleudern derselben sehr wesentlich mit und zwar in der ersten Phase. Für das weitere Vorstrecken muss dann eine Wiedererschaffung als Bedingung angenommen werden.

Auch können, je nachdem der ganze Muskel oder ein Theil desselben sich contrahirt, sehr verschiedene Bewegungen der Zunge zu Stande kommen.

3) *M. basi-radialis* und *hyoglossus* (Fig. 36 *br., hgl*). Sie bilden zusammen einen kleinen, von der vordern Spitze und der dorsalen Seite der Copula entspringenden Muskel, welcher an dem vordern Radius dorsal vorüberzieht und sich zum Theil an dem hintern Radius befestigt, zum Theil dorsal und caudal in die Substanz der Zunge ausstrahlt.

Innervirt von feinen Aesten des *N. lingualis hypobranchialis* (Fig. 35).

Die Verkürzung wird die Stellung des grössern hintern Radius beeinflussen. Ueber den Erfolg für die Bewegungen der Zunge kann man sich ohne Versuche kaum eine sichere Vorstellung machen.

Der Muskel ist bei der Larve noch nicht vorhanden. Durch die sicher ermittelte Innervation giebt er sich als ein Abkömmling des *M. genio-glossus* zu erkennen. Im Einzelnen sind mir die Entwicklungsvorgänge desselben, ebenso wie die der Radien, unbekannt geblieben.

4) *M. sterno-hyoideus* (*rectus superficialis hypobranchialis posterior*). Er zeigt im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie bei der Larve.

Er entspringt mit 3 Köpfen:

*α*) mit dem *Rectus profundus* vereint von der vordern Spitze der Copula, bezw. der an derselben befestigten Sehne, an welcher von vorn her Theile des *M. genio-glossus* ansetzen (Fig. 35 *st. h. α*);

*β*) von dem medialsten Theil der caudalen Kante des *Cornu posterius hyoidei* und dem angrenzenden Theil der Copula (*st. h. β* Fig. 35);

*γ*) von dem *Os triangulare* und der anschliessenden *Inscriptio tendinea* (Fig. 27 *st. h. γ*).

Daran schliessen sich:

*δ*) nicht ganz constante Bündel, welche von der Kapsel der *Gl. thyreoidea* entspringen (Fig. 27 *st. h. δ*).

Die Theile  $\alpha$  und  $\beta$  bilden zusammen einen aus der Tiefe hervorkommenden Bauch (Fig. 27);  $\gamma$  ist die Fortsetzung des M. genio-hyoideus;  $\delta$  stellt aberrirende Fasern dar, deren Ausbildung mit solchen des Genio-hyoideus, wie oben beschrieben, im Verhältniss steht.

Den Muskel durchsetzen zwischen Hyoid und Sternum 2 Inscriptiones tendineae. Von der oralen zweigt sich der M. omohyoideus (pectori-scapularis) zum Schultergürtel ab.

Innervirt aus dem N. hypobranchialis und vom 2. und 3. Spinalnerven. Ueber die Function des Theiles  $\gamma$  ist bereits oben beim M. genio-hyoideus gesprochen worden. Die Theile  $\alpha$  und  $\beta$  bewirken gemeinsam mit dem Rectus profundus eine Zurückziehung der Copula und sind Antagonisten des M. genio-glossus und der Mm. genio-hyoideus lateralis und ceratohyoideus internus.

5) M. abdomino-hyoideus (rectus hypobranchialis profundus, Fig. 24, 25, 27, 34—36 *A. h.*) entspringt von der Spitze der Copula und einem an derselben befestigten Sehnenblatt. Von der Dorsalseite der Copula ist er durch eine dünne Lage losen Bindegewebes geschieden, welches ihm freien Spielraum lässt. Seltner finden sich ausserdem noch aberrirende Bündel, welche aus den seitlichen Theilen der Zungensubstanz entspringen (Fig. 36 *f. a.*). In grösserer Zahl sind dieselben nie vorhanden, und von einem Ausstrahlen in die Zunge kann keine Rede sein. Der Muskel zieht nun durch die Lücke zwischen dem hintern Zungenbeinhorn und dem Hypobranchiale 2 in den Canal, welcher durch die diese Lücke verschliessende Membran gebildet wird (Fig. 23—25, 35), und gelangt so an die Ventralseite der grossen Gefässstämme der Kiemenbogenarterien und an die Seite des Herzbeutels. Hier findet sich auch die erste Inscriptio tendinea. An der Ventralseite der grossen Gefässe liegt der Muskelbauch in einer Furche, welche aussen von der Gl. thyroidea und dem dieselbe umgebenden, mit den Kiemenbogenarterien fest verwachsenen, straffen Bindegewebe innen von einem fibrösen Ring, einer Verstärkung des Herzbeutels an der Umschlagstelle des visceralen in das parietale Pericard, gebildet wird (Fig. 34, 35). Hier gesellen sich ihm nicht selten noch Fasern zu, welche dorsal und oral vom Os triquetrum (*ot* Fig. 35) und von dem eben beschriebenen fibrösen Ringe entspringen. Das vom Os triquetrum ausgehende Bündel ist ziemlich constant. Caudalwärts geht der Muskel dann in den Rectus profundus abdominis über, welcher durch MAURER (l. c.) auch in seiner ontogenetischen Entwicklung genau beschrieben worden ist. Der vorderste Theil des Muskels erhält einige feine Aeste aus dem N. hypobranchialis. Im Uebrigen versorgen ihn ventrale Aeste der Spinalnerven vom 2. an.

In Betreff seiner Function ist bereits bei der Larve auf die Ausführungen FISCHER's bei Perennibranchiaten und Derotremen hingewiesen worden.

Beim erwachsenen Salamander scheint seine Hauptaufgabe darin zu bestehen, dass er den Hyoidapparat an seiner Mitte nach dem Hervorschleudern der Zunge in seine frühere Lage zurückbringt. Er wirkt hier mit der tiefen Portion des *M. rectus superficialis hypobranchialis* zusammen.

Ein Zug nach hinten über die Ruhestellung hinaus wird eine Erweiterung der Mundhöhle hervorrufen.

### 3. *Facialis*, *Glossopharyngeus*, *Vagus* und *N. hypobranchialis* beim erwachsenen Salamander.

#### 1. *N. facialis*.

Der Ursprung des *N. facialis* beim Erwachsenen unterscheidet sich von dem der Larve nicht wesentlich. Auch hier findet man eine dorsale sensible bzw. sensorische und eine ventrale motorische Wurzel, deren Zusammensetzung aus mehreren Bestandtheilen unter dem Präparirmikroskop nicht zu erkennen ist. Die Verbindung beider Wurzeln mit dem zwischen ihnen liegenden *Acusticus* und seinem Ganglion ist eine innigere geworden (Fig. 38 u. 39).

Das zum Trigemini verlaufende *Facialis*bündel zeigt in so fern eine Verschiedenheit gegen früher, als es verhältnissmässig viel kleiner ist. Während es bei der Larve stets bis zur *Medulla oblongata* leicht zu isoliren ist, im mikroskopischen Schnitte durch dicke, schon mit Markscheide versehene Fasern auffällt und in Folge dessen in Ursprung und Verlauf leicht zu verfolgen und von andern Nerven des VII. und V. zu unterscheiden ist, stellt es bei dem ausgebildeten Thier einen unscheinbaren Faden dar, welcher bisweilen aus dem *Acusticus*-ganglion zu entspringen scheint (Fig. 38 rechts), seltner selbständig aus der *Medulla oblongata* hervortritt. Im peripherischen Verlauf sind von den Elementen des V. die des VII-Bündels nicht ohne weiteres zu scheiden. Vom Eintritt des Nerven in das Trigemini-ganglion an gab die Präparation keinen sichern Aufschluss hierüber. Die glatte Abtrennung eines Theils des V-Ganglions gelingt beim ausgebildeten Thier nach der Metamorphose nicht. In Schnittserien kann man sich aber davon überzeugen, dass die Fasern des *Facialis*bündels in sensible Nerven übergehen, welche die dorsalen Theile der den *M. temporalis* und *masseter* und den Augapfel deckenden Haut versorgen. Diese Nerven stellen den Rest des *N. ophthalmicus superficialis* der Larve

dar, dessen Hauptbestandtheil mit dem Untergang der knospenförmigen Organe geschwunden ist.

Ob bezw. wie viele und welche Ganglienzellen des V-Ganglions diesem Theil des VII. angehören, habe ich beim erwachsenen Thier nicht sicher feststellen können.

Dass der grösste Theil der Ganglienzellen des Nebenganglions des Trigeminus der Larve zu Grunde geht, ist mir wahrscheinlich, da das Nebenganglion der frei lebenden Larve keine Ersatzzellen enthält und in diesem Punkte mit dem äussern Facialisganglion (Gl. buccale) übereinstimmt. Die Zellen des letztern gehen nämlich auch während der Metamorphose oder in der ersten Zeit des Landlebens unter und legen dadurch ihre Zugehörigkeit zu den sensorischen Rr. cutanei mandibulae lateralis und medialis und den sensorischen Nerven des R. jugularis an den Tag. Auch beim erwachsenen Thier lässt sich mit Sicherheit ausmachen, dass motorische Verbindungen zwischen Facialis und Trigeminus nicht existiren und dass der R. intermandibularis V keine Fasern enthält, welche aus dem Facialisbündel stammen können.

Aus dem medialen Facialisganglion, welches mit einem Theil des Acusticusganglions in einer Bucht des Os petrosum liegt, tritt der R. palatinus durch ein gesondertes Loch des Felsenbeins ventralwärts über die Mundhöhlenschleimhaut. Der weitere Verlauf dieses Nerven ist hinlänglich bekannt. Ueber einige neu aufgedeckte Beziehungen zum sympathischen Nervensystem wird andern Orts berichtet werden.

Der aus der Vereinigung der dorsalen und ventralen Wurzel hervorgegangene Stamm des Facialis verläuft nun, nach Abgabe des R. palatinus, durch den Facialiscanal des Os petroso-occipitale und gelangt so in die medial von diesem, lateral vom Quadratknorpel gebildete Höhle, Antrum petrosum laterale, welche 3 oder 4 Ausgänge hat, je nachdem ausser den 3 stets vorhandenen Verbindungen des Quadratknorpels mit dem Os petroso-occipitale noch eine 4. mit dem Operculum bezw. dessen knorpeligem Limbus besteht oder nicht.

Deckt man das Os squamosum und pterygoideum ab und entfernt dann das Os quadratum und den Quadratknorpel nebst dem Pterygoidfortsatz nach Durchschneidung der die Verbindung mit dem knorpeligen Trabekelrest herstellenden Knorpelspange zwischen R. ophthalmicus profundus V und den dorsalen 3 Trigeminiästen<sup>1)</sup>, so liegt der In-

1) Vgl. H. H. WILDER, Die Nasengegend von *Menopoma alleghaniense* und *Amphiuma tridactylum*, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., 1892.

halt der Höhle am Petroso-occipitale, des Antrum petrosum laterale, frei zu Tage (Fig. 40, 41). Sie wird von den Vorsprüngen umrahmt, welche das Petrosum denen des Quadratknorpels entgegen sendet. Der dorsale Vorsprung, Processus lateralis dorsalis (Fig. 41 *S.d*), hat meist keinen Knorpelüberzug und ist mit dem Quadratknorpel durch Bindegewebe verbunden. Dorsal von ihm findet sich das Widerlager des Köpfchens des Os squamosum an der Vförmigen Crista des Petroso-occipitale (Fig. 41 *R.sq*; vgl. Fig. 37). Der ventrale Vorsprung, Processus lateralis ventralis (*S.v* Fig. 41) trägt einen glatten Knorpelüberzug, zwischen ihm und dem zugehörigen des Quadratknorpels findet sich bei erwachsenen Thieren eine Gelenkspalte.

Die dritte Verbindung des Quadratknorpels mit dem Cranium wird durch die (in Fig. 41 durchschnitene) Knorpelspange dargestellt, welche das knöcherne Trigemino-Loch in eine dorsale und ventrale Hälfte theilt (*Sp* Fig. 41), durch die Trabecularspange. Unmittelbar dorsal von ihr trägt das Os petroso-occipitale einen weitem knöchernen Vorsprung, Processus pterygoideus, mit einer abgerundet dreiseitigen, etwas gewölbten, lateral und oral gekehrten Fläche, auf welcher eine gleich geformte Fläche des knöchernen Pterygoids ruht. Es besteht hier zwischen beiden Knochen eine Syndesmose<sup>1)</sup>.

Auf diese Weise entstehen 2 vordere Ausgänge aus dem Antrum petrosum laterale, ein dorsaler über dem Processus pterygoideus ossis petrosi, zwischen diesem und dem Processus lateralis dorsalis, und ein ventraler zwischen dem Processus lateralis ventralis und der Trabecularspange des Quadratknorpels.

Der caudale Ausgang des Antrum petrosum laterale wird durch die caudale Kante des Os squamosum überdacht. Ihm ist das Operculum mit dem stark vorspringenden knöchernen Rande des Foramen ovale und dem knorpeligen Limbus vorgelagert, und er wird so ebenfalls partiell in einen dorsalen und ventralen Zugang getheilt. Vollständig wird diese Theilung, wenn eine Knorpelspange das Quadratum mit dem Limbus und dem Operculum verbindet. Dies ist bei ausgewachsenen Thieren fast immer der Fall.

Der Inhalt dieses Antrums besteht aus lockerem Bindegewebe, welches durch eine grosse Vene und Arterie und den N. facialis durchzogen wird<sup>2)</sup>.

Die äussere Oeffnung des Facialiscanals liegt dicht hinter dem Fusse des Processus lateralis ventralis. Den aus derselben austretenden

1) Diese Verbindung fehlt bei Larven noch.

2) Vgl. DRÜNER, Ueber Mikrostereoskopie, in: Zeitschr. wiss. Mikrosk., V. 17, 1900, fig. 1 u. 2.

Nerven kreuzt dorsal die aus der Carotis interna (*C. i*) entspringende Arteria petrosa lateralis (Fig. 41 *A. p. l*), in deren Begleitung eine oder mehrere feine sympathische Nerven sich befinden. Dieselben treten hier mit dem Facialisstamm an einer oder mehreren Stellen in Verbindung. Eine genauere Darstellung ihres Verlaufs werde ich andern Orts geben.

An dieser Stelle findet man auch nicht selten einzelne wenige Ganglienzellen zwischen den Nervenfasern des Facialisstammes, von denen es zweifelhaft ist, ob sie den eben genannten sympathischen Aesten zuzurechnen sind oder dem *R. alveolaris* angehören, in dessen Verlauf immer eine grössere Zahl von Ganglienzellen nachzuweisen ist. Sie als einen Rest des Ganglion laterale nervi VII anzusehen, scheint mir unberechtigt, da man den Untergang dieses Ganglions während der Metamorphose und der ersten Zeit des Landlebens feststellen kann. Beim erwachsenen geschlechtsreifen Landsalamander fehlt das Ganglion.

Der Facialisstamm tritt aus dem caudalen ventralen Ausgang des Antrum petrosus laterale hervor.

Von den 5 Nerven, in welche der Facialisstamm der Larve an dieser Stelle zerfällt, sind nur 3 übrig geblieben.

1) Der *R. alveolaris* (Fig. 24, 25, 27, 34, 35, 40, 41 *R. a.* oder *n. alv. VII*) ist der erste Ast, welcher den Stamm verlässt. Er verläuft Anfangs dem Quadratum, dann dem Pterygoid anliegend ventralwärts und gelangt so an die mediale Seite des Unterkiefers. Hinter dem Ansatz der Sehne des *M. temporalis* an den Proc. coronoides des Angulare tritt er in einen zwischen diesem und dem Unterkieferknorpel verlaufenden Canal, aus dem mehrere kleinere und ein grösserer Ast durch feine Löcher im Angulare oder durch den Spalt zwischen Angulare und Dentale nach innen hervortreten und die Schleimhaut des Mundhöhlenbodens zwischen Zunge und Unterkiefer und die vordern Theile der Zungenschleimhaut versorgen.

Auch beim Erwachsenen findet man sowohl im Verlauf des Nerven im Canal des Unterkiefers wie auch an den peripheren Aesten vereinzelte Ganglienzellen an einer oder mehreren Stellen Anhäufungen derselben bis zu 10.

Anastomosen mit dem *R. mandibularis V* sind meist nachzuweisen.

2) Die *Rr. musculares pro M. cephalo-dorso-mandibulari* zeigen beim Erwachsenen meist nicht mehr die Selbständigkeit wie bei der Larve. Sie entspringen bald aus der IX-Anastomose, bald vom *R. jugularis* oder endlich auch wohl dem Facialisstamm vor Angliederung des IX-Astes. Die genauere Auflösung lässt aber hier meist

erkennen, dass sie nur echte Facialisbestandtheile, keine IX-Beimischungen enthalten. Da der Muskel des erwachsenen Salamanders im Wesentlichen aus der äussern Schicht der Larve hervorgeht, so ist auch für diese anzunehmen, dass sie zum mindesten hauptsächlich vom VII. versorgt wird.

Es sind kurze, im Verhältniss zur Grösse des Muskels auffallend feine Nerven, fast immer in der Mehrzahl vorhanden, deren Darstellung unter dem Präparirmikroskop manchmal erhebliche Schwierigkeiten bietet. Seltner findet sich ein kräftigerer Stamm, der bald vom VII-Stamm, bald von der IX-Anastomose sich abzweigt. Die Nerven treten von der medialen Seite her in den Muskel ein. Oberflächliche, unter der Haut verlaufende Aeste erhält der *M. cephalo-dorso-mandibularis* aus dem *R. jugularis* nicht.

3) Der *R. jugularis*, ein gemischter Nerv mit motorischen und sensiblen Fasern, nimmt bei seinem Austritt aus dem caudalen, ventralen Ausgang des Antrum petrosus laterale die IX-Anastomose auf, verläuft dann mit 1 oder 2 kräftigen Arterien über die hintere Kante des Os squamosum lateralwärts und gelangt über dem Kiefergelenk am oralen Rande des *M. cephalo-dorso-mandibularis* unter die Haut, um sehr bald wieder unter dem hintern Rande des *M. quadrato-pectoralis* zu verschwinden (Fig. 26 *r. j. VII+IX*). An der vordern Kante des Muskels kommt der Nerv zum zweiten Mal zum Vorschein und bildet hier, in seine motorischen Endäste zerfallend, einen *Pes anserinus*. Ueber die Entwicklung der Ueberdeckung des mittlern Theils der Nerven durch den *M. quadrato-pectoralis* ist oben bei letzterm (S. 522) gesprochen worden.

Der *R. jugularis* giebt folgende Aeste ab:

a) *Rr. cutanei jugulares* (*VII. c. j* Fig. 26 u. 27), feine, lang ausgezogene Nerven, welche von der oberflächlichen Strecke des Stammes hinter dem Kiefergelenk entspringen und neben der *Vena jugularis externa* und der äussern Wand des grossen Lymphsinus (Fig. 27 *S. l*) sich an der Haut bis zur Thymus verzweigen.

b) *Rr. musculares* für den *M. quadrato-pectoralis*. Sie gehen am vordern Rande des Muskels aus dem *Pes anserinus* hervor und ziehen caudalwärts über der ventralen Fläche des Muskels aus einander.

c) *Rr. musculares* für den *M. inter ossa quadrata*, den vordern Theil des *Pes anserinus* bildend.

d) *Rr. musculares* für den *M. genio-hyoideus lateralis*, meist mehrere feine Aeste, welche von verschiedenen Zweigen des *Pes an-*

serinus für den *M. inter ossa quadrata* entspringen. Die enge Zusammengehörigkeit der beiden letzt genannten Muskeln zeigt sich in diesem Verhalten.

e) Bisweilen findet sich ein feiner *R. muscularis*, welcher die hintersten Fasern des *M. intermandibularis* (posterior) versorgt (Fig. 27).

Seltner kommt ein äusserst feiner Ast des *R. intermandibularis trigemini* vor, welcher einzelne Fasern des *M. genio-hyoideus lateralis* und des *M. inter ossa quadrata* versorgt (Fig. 28).

f) *Rr. cutanei intermandibulares*. Aus dem *Pes anserinus* entspringt eine grössere Zahl sensibler Aeste, welche die das ventrale Facialisgebiet deckende Haut versorgen. Sie gehen häufig mit sensiblen und motorischen Aesten des *R. intermandibularis V* Verbindungen ein.

Ein Vergleich des Facialisgebiets der Larve und des ausgebildeten Thiers zeigt bei den Muskeln höhere Ausbildung und Differenzirung auf der einen, Rückbildung auf der andern Seite. Aus dem einheitlichen *M. interhyoideus* der Larve sind beim erwachsenen Thier 2 gesonderte Muskeln hervorgegangen, welche den höhern Anforderungen der grössern Form und des Landlebens gerecht zu werden im Stande sind, der *M. genio-hyoideus lateralis* und der *M. inter ossa quadrata*. Der im Larvenleben als einer der kräftigsten und wichtigsten Muskeln des Visceralskelets hervortretende *M. ceratohyoideus externus* ist während der Metamorphose zu Grunde gegangen.

Auch aus dieser Thatsache geht hervor, dass die IX-Anastomose nicht ihre Fasern diesem Muskel ausschliesslich sendet.

FISCHER (l. c., p. 71) nimmt an, dass der *Ceratohyoideus externus* zum Gebiet des IX. gehöre und dass dieser Muskel entweder unmittelbar oder durch die IX-VII-Anastomose seine Nerven aus dem IX. beziehe. Von *Siredon* (l. c., p. 134) beschreibt er Zweige des *R. jugularis*, welche dorsalwärts durch den *M. mylohyoideus posterior* hindurchtreten, um sich im *Ceratohyoideus externus* zu verbreiten.

RUGE rechnet den *M. ceratohyoideus externus* ebenfalls zum IX-Gebiet (l. c., p. 287) und erklärt sich die Einlenkung von Glosso-pharyngeusästen in die Facialisbahn einfach dadurch, dass weiter distal dieselben wieder zum *Ceratohyoideus externus* sich abzweigen, wie dies bei *Siredon* stattfinden soll. Er stützt sich dabei auf FISCHER's angeführte Angabe (p. 134, l. c.).

Dass diese Annahme eine irrthümliche ist, habe ich durch die Untersuchung der Salamanderlarve (vgl. oben S. 492 ff.) bereits bewiesen. Die Thatsache, dass bei erwachsenen Salamandern die IX-VII-Ana-

stomose ebenso wie bei den Larven besteht, bekräftigt die bei der Larve gefundenen Resultate. Ueber die Uebereinstimmung mit den andern Urodelen vgl. die Anlagen II—V des I. Theils und VI—IX des II. Theils.

## 2. Nervi glossopharyngeus und vagus.

Die wesentlichste Veränderung, welche seit dem Larvenleben eingetreten ist, besteht auch hier in dem Schwunde der zu den Sinnesorganen der Seitenlinien gehörigen Nerven, der *Nn. laterales dorsalis, medius und ventralis*. Schon das Grössenverhältniss der Wurzeln lässt die Spuren dieser Veränderung deutlich erkennen.

Während bei der Larve die vordere Wurzel die kräftigste ist, tritt sie bei dem erwachsenen Thier gegen die zweite zurück. Die vordere Wurzel führte ja die Ursprungsbündel der Seitennerven, durch deren Fortfall die relative Abnahme der Dicke bedingt ist. Im Uebrigen hat sich nur die Form der 3 Wurzeln etwas geändert, wie ein Vergleich der Figg. 12 und 13 mit 38 und 39 lehrt. Der Ursprungsbereich ist relativ ausgedehnter von vorn nach hinten. Besonders die hintere Wurzel ist weiter caudalwärts gerückt, und der letzte, aus der Medulla hervortretende Faden reicht äusserlich bis dicht an den Querschnitt heran, in welchem die ventrale (einzige) Wurzel des 1. Spinalnerven entspringt. In der Medulla sind die aufsteigenden Ursprungsfasern noch weiter caudalwärts zu verfolgen.

Sämmtliche Wurzeln erscheinen länger als bei der Larve. Dies steht mit der Verlängerung des X-Canals während der Verknöcherung des Schädels in Verbindung.

Die Lage des Ganglions ist gegen früher nur in so fern etwas verändert, als sie durch die Verknöcherung des Schädels eine verstecktere geworden ist.

Durch den Fortfall der Seitenlinienorgane ist die Zahl der von dem Ganglion abgehenden Nerven reducirt. Ferner sind die *Mm. cutanei occipitales anterior und posterior* und die *Nn. branchiales 2 und 3* meist verschmolzen, so dass aus dem Ganglion beim erwachsenen Salamander gewöhnlich nur 4 Stämme hervorgehen, zu welchen noch kleine, an der ventralen Seite des Ganglions austretende Aeste kommen, welche zum Theil dem sympathischen Nervensystem angehören, zum Theil Verbindungen zwischen X. und 1. Spinalnerven darstellen. Sie werden bei letzterm beschrieben werden.

I. N. glossopharyngeus (IX in Fig. 22—26, 29, 34, 37—40).

Aus dem Ganglion hervortretend, verläuft er dorsal über den Ursprung des M. lev. scapulae (basi-scapularis M. FÜRBRINGER) an dem Operculum nach vorn und theilt sich dann in seine drei Haupttheile, den R. posttrematicus, praetrematicus und die IX-VII-Anastomose.

Die Art, wie diese drei Theile aus dem Hauptstamm hervorgehen, ist eine verschiedene. Bald trennt sich zuerst die IX-VII-Anastomose ab und zwar schon unmittelbar beim Austritt des IX-Stammes aus dem Ganglion, so dass sie in der Seitenansicht schon beim Hervortreten über dem dorsalen Rande des M. lev. scapulae selbständig erscheint. (Fig. 40 *IX-VII-Anast.*). Der R. praetrematicus IX (*IX.pr* Fig. 40) geht dann weiter ventralwärts, gewöhnlich mit starken Rr. pharyngei zusammen, ab. Bei andern Exemplaren entspringen IX-VII-Anastomose und R. praetrematicus ungefähr gleichzeitig. Seltner kommt es zur Vereinigung der IX-VII-Anastomose mit dem R. praetrematicus für eine Strecke, ein Verhalten, welches bei Larven die Regel ist (Fig. 7, 14). Die Lagebeziehungen zur Art. mandibulo-jugularis sind die gleichen geblieben. Ihr Ursprung von der Wurzel des Aortenbogens liegt unmittelbar caudal vom Glossopharyngeus (Fig. 37 *A.m.j.*).

a) IX-VII-Anastomose (R. communicans cum n. facialis). Meist wird sie durch einen einzigen kräftigen Nerven dargestellt, welcher medial von der Vena petrosa lateralis über das Operculum, nahe seinem obern Rande zum Ramus jugularis gelangt. Seltner findet man die Anastomose in mehrere kleinere Aeste zertheilt, welche dann auch wohl Schlingen um die eben genannte Vene bilden (Fig. 37 *Vpl.*). Ueber den weiteren Verlauf der Glossopharyngeusfasern in der Bahn des R. jugularis VII ist bereits oben gehandelt worden (S. 542).

b) R. praetrematicus. Er hat seit dem Larvenleben in Folge der Umgestaltungen der Metamorphose seine Lage und Richtung wesentlich verändert (vgl. Fig. 7 und Fig. 29 u. 40). Durch die relative Verkürzung der Entfernung des Vaguslochs von dem Quadratbein ist der Verlauf aus dem oralen ein mehr ventralwärts gewandter geworden. Der Nerv kreuzt die äussere Seite der Art. carotis interna und Vena jugularis interna (Fig. 40) und gelangt so in Begleitung einer kleinen Vene und einer eben solchen Arterie an die mediale Seite des Unterkiefergelenks. Von hier aus ist der Nerv, der dorsalen Seite des Ceratohyale dicht anliegend, zwischen diesem und Schleimhaut des Mundhöhlenbodens nach vorn bis zwischen die Ausstrahlungen des M. genio-glossus zu verfolgen (Fig. 25 *r.praetr.IX.*). Auf diesen

Wege giebt er zahlreiche feine Aeste an die Schleimhaut ab. Hier und da findet man auch beim Erwachsenen Ganglienzellen, einzeln oder zu kleinen Gruppen vereinigt, in seiner Bahn.

Verwickelter sind die Verschiebungen, welche der Verlauf der R. pharyngei des Praetrematicus IX erfährt.

Sie werden durch das Vordringen des Aortenbogens nach vorn bedingt. Während dieser bei der Larve dem hintersten Ende des Labyrinthknorpels anliegt und der Carotiscanal sich um eine beträchtliche Strecke weiter vorn öffnet, deckt der Aortenbogen beim Erwachsenen den ventralen-caudalen Ausgang des Antrum petrosus laterale und die Carotisfurche mit der äussern Mündung des Canals von unten her. Bei dieser Wanderung nach vorn schiebt der Aortenbogen die Schleimhautäste zwischen Ursprung und Endigung vor sich her und zieht sie zu weiten Bogen aus. Während die Nerven bei der Larve unmittelbar in geradem Verlauf von ihrem Ursprung aus dem R. praetrematicus zu ihren Endigungsgebieten an der Schleimhaut gelangten, ohne mit dem Aortenbogen überhaupt in Berührung zu kommen, sind sie jetzt oralwärts gerichtet und legen sich der oralen Seite des Aortenbogens an. So gelangen sie, seinem Bogen folgend, erst zu ihrem Schleimhautgebiet (Fig. 40 IX. *ph*); präparirt man von der ventralen Seite her die Schleimhaut des Mundhöhlendachs und des Pharynx ab, so findet man ein von den medialen Theilen der Aortenbogen in caudaler Richtung weit ausgezogenes Geflecht, dessen Nerven von der oralen Seite unter diesen hervorkommen. Es sind die R. pharyngei des N. glossopharyngeus. Aus dem Plexus (Plexus pharyngeus dorsalis), welchem sich Pharynxäste aus dem R. posttrematicus IX und den folgenden Kiemenbogennerven beigesellen, treten auch feinste Nerven zu dem die grossen Gefässstämme umspinnenden sympathischen Geflecht. Diese werden andern Orts genauer beschrieben werden.

Ganglienzellen, einzeln und in kleinen Gruppen, finden sich im Schleimhautplexus hier und da. Im Gefässplexus finden sich an einigen bestimmten Stellen constant Ganglienzellen.

c) R. posttrematicus. Auch der Verlauf dieses Nerven hat durch die Umgestaltung des Kiemenbogenskelets erhebliche Veränderungen erfahren. Durch den Schwund des dorsalen Theils des Ceratobranchiale 1, das dadurch bedingte Freiwerden des hintern Endes desselben und die Bildung des Sinus lymphaticus jugularis bekommt der Nerv eine lange Strecke, in welcher er frei durch das dorsal von dem Lymphsinus gelegene Bindegewebe verläuft oder in diesen, wie der

Darm in sein Peritoneum, eingestülpt ist. Ja, es kann zur Bildung eines Aufhängebandes, eines Mesoneuriums, kommen. Der Nerv durchzieht dann, nur an ihm befestigt, in mehreren Windungen<sup>1)</sup> den Lymphsinus und tritt von der medialen Seite her an das hintere Zungenbeinhorn heran, um in dem von diesem und dem *M. ceratohyoideus* (*internus*) gebildeten Winkel nach vorn zu verlaufen. Zwischen dem vordern und hintern Radius hindurch gelangt er dann zu seiner Endausbreitung an der Zungenschleimhaut (Fig. 22—25).

Auf diesem Wege sind folgende Aeste zu unterscheiden:

α) *Rr. cutanei jugulares*, 2 oder mehrere feine sensible Nerven, welche aus dem IX. an der Stelle entspringen, wo er die mediale Wand des *Sinus lymphaticus jugularis* erreicht. In der dorsalen Wand desselben streben sie der Haut der Jugulargegend zu. Einer pflegt selbständiger zu sein; der oder die andern bilden mit den entsprechenden Aesten des 2. und 3. Kiemenbogennerven ein die *Vena jugularis* und die *Thymus* umspinnendes Geflecht. Es sind in ihnen die oben (S. 499 unter d) beschriebenen Hautnerven der Larve wieder zu erkennen, deren Lagebeziehungen zu der *Vena suprabranchialis* die gleichen sind wie die der entsprechenden Nerven des erwachsenen Salamanders zu der *Vena jugularis*.

Bei einem Exemplar fand sich ein sehr feines Aestchen, welches von einem dieser Hautnerven abging und in die sogenannte Carotisdrüse (Fig. 26 *Cd*) zu verfolgen war. Ob es in derselben seine Endigung fand, war freilich nicht sicher festzustellen, aber wahrscheinlich.

β) *Rr. pharyngei dorsales*, welche zu beiden Seiten der *Carotis interna*, diese umspinnend, zur dorsalen Pharynxschleimhaut gelangen und über deren Verlauf das Gleiche gilt wie über den der *Rr. pharyngei des R. praetrematicus IX*. Auch feine Aeste zu dem die *Carotis interna* umspinnenden sympathischen Gefäßplexus sind stets festzustellen.

γ) *Rr. musculares* für den *M. ceratohyoideus (internus)*, mehrere kräftige Aeste, welche den Stamm in der Furche zwischen *Ceratobranchiale 1* und dem genannten Muskel verlassen (Fig. 22) und, in Uebereinstimmung mit der Larve, oral vom *Ceratobranchiale 1* in den Muskel eintreten.

Diese Nerven stellen den Rest des *N. musculo-cutaneus IX* der Larve dar. Der sensible bzw. sensorische Theil desselben geht während der Metamorphose zu Grunde.

1) Ueber die Bedeutung dieser Windungen für die Bewegungen des Zungenbeinapparats ist oben (S. 526) gehandelt worden.

δ) *R. lingualis IX*. Er verläuft unter Abgabe einer grössern Zahl von sensiblen bezw. sensorischen Aesten für die seitliche und ventrale Wand des Pharynx (*Rr. pharyngei laterales et ventrales*), welche zum Theil sich zwischen den Fasern des *M. hyoglossus* verlieren (Fig. 36 *IX.po*), an der Dorsalseite des aus der Verwachsung des Ceratobranchiale 1 mit dem Hypobranchiale 1 entstandenen hintern Zungenbeinhorns nach vorn, tritt neben der Copula von der ventralen Seite her jederseits zwischen den beiden Radien hindurch in die Substanz der Zunge ein und verzweigt sich, mit seinen Hauptästen einen Bogen nach hinten beschreibend, in der Substanz der Zunge. Der Nerv führt nur sensorische bezw. sensible Elemente.

In seiner Bahn und an den Endästen findet man auch beim Erwachsenen zahlreiche Ganglienzellen. Ein kleines Ganglion, aus mehreren Zellen bestehend, liegt zwischen den Radien neben der Copula jederseits (*Ganglion copulare*).

## II. Der 2. und 3. Kiemenbogennerv.

Sie wurden beim Erwachsenen immer auf eine mehr oder weniger lange Strecke verschmolzen gefunden. Die Scheidung erfolgt meist erst da, wo sich der Nerv den grossen Gefässstämmen nähert, und es kommt daher vor, dass Aeste, deren Verlauf und Endigung sie als dem 2. oder 3. angehörig kennzeichnet, von dem gemeinsamen Stamm entspringen.

### a) Der 2. Kiemenbogennerv.

Die Unterscheidung eines *R. praetrematicus* ist beim Erwachsenen nicht möglich. Schon bei der Larve war dieser sehr unscheinbar und wechselnd in Grösse und Verlauf, und das Verbreitungsgebiet an der vordern Wand der 2. Kiemenpalte war das ausschlaggebende Zeichen für seine Erkennung. Nach dem Schwunde der Kiemenpalte fehlt daher jeder Anhalt für die Auffindung eines *R. praetrematicus*.

Der *R. posttrematicus* kreuzt die Wurzel des Aortenbogens und verläuft nun Anfangs zwischen *Carotis interna* und 2. Kiemenbogenarterie, später zwischen *Carotis communis* und 2. Kiemenbogenarterie ventral- und medialwärts, biegt dann in der Nähe der Thyreoidea nach vorn (oral) um und zieht, innen (medial) von der *Carotis communis*, an der ventralen Pharynxschleimhaut zu beiden Seiten der Mittellinie nach der Zungengegend (Fig. 34). Zwischen dem Nerven und der *Carotis interna* bezw. *communis* lag bei der Larve die 2. Kiemenpalte.

An dem 2. Kiemenbogennerven sind folgende Aeste zu unterscheiden:

α) Rr. cutanei jugulares (*r. c. j. n. br. 2* Fig. 26 u. 37, vgl. auch Fig. 29 u. 40), welche mit denen des IX. in allem Wesentlichen übereinstimmen. Auch sie laufen in der dorsalen und caudalen Wand des Lymphsinus zur Vena jugularis externa, an der sie mit denen des IX. und des 3. Kiemenbogennerven ein loses Geflecht bilden, und sie endigen dann an der die Thymusgegend deckenden Haut.

β) Rr. pharyngei (dorsales laterales und ventrales), feine Aeste, welche die Wurzel des Aortenbogens und das Ende der 2. Kiemenarterie umspinnen, vorwiegend aber zwischen 2. Arterienbogen bzw. Aortenwurzel und Carotis interna zur Pharynxwand gelangen. Einige feine Nervenfäden gehen in den eigentlichen sympathischen Gefäßplexus über (Fig. 37). Vgl. oben S. 545.

γ) R. muscularis für den M. ceratohyoideus internus (*r. m. ch. i. X* Fig. 22—27, 34, 35), ein feiner Nerv, welcher zwischen Carotis communis und 2. Arterienbogen, nahe ihrer Wurzel, an der Ventralseite hervortritt und sich mit einem aus dem N. recurrens intestinalis X stammenden, ventral von den Arterienbogen verlaufenden Nerven vereinigt. Nicht selten vorkommende Schlingenbildungen (Fig. 34 rechts) erinnern daran, dass diese Nerven Reste des Plexus subceratobranchialis der Larve sind. Unter zahllosen feinen und grössern Windungen und Knickungen zieht der Nerv, an der ventralen Seite die Carotis communis und externa kreuzend (Fig. 27, 34), nach vorn durch das lose Bindegewebe, welches diese Gefässe von dem hintern Zungenbeinhorn trennt, und endigt in dem hintersten Theil des M. ceratohyoideus internus. Häufig theilt er sich vorher in mehrere Aeste. Seltner fehlt ein Zweig des R. recurrens intestinalis X, und der 2. Kiemenbogennerv bildet allein den Muskelast. Noch seltner fehlt die Betheiligung des 2. Kiemenbogennerven ganz, und der Muskelast für den Ceratohyoideus wird nur von einem Zweige des R. recurrens intestinalis X gebildet (Fig. 34 links).

Nach Abgabe des eben beschriebenen R. muscularis wendet sich der 2. Kiemenbogennerv zwischen Pharynxschleimhaut und Carotis communis, wie schon oben beschrieben, nach vorn. Er ist von hier an als

δ) R. recurrens des 2. Kiemenbogennerven zu bezeichnen.

Er wird von der ventralen Seite her zugänglich, wenn man die unter dem Zungenbein liegenden Muskeln entfernt und dieses selbst mit seinen Muskeln an der Zunge nach vorn gezogen oder abgehoben

hat. Das Stämmchen, ein reiner Schleimhautnerv sensibler Natur, erscheint dann dorsal von der Thyreoidea und der Art. carotis externa neben venösen und arteriellen Schleimhautgefässen, welche unter (von der ventralen Seite her gesehen) den Arterienbogen hervorkommen und den caudal von diesen gelegenen Gefässen angehören; die Arterien stammen aus der Art. pulmonalis, die kleinen Venen ergiessen ihr Blut in die Vena jugularis externa oder in den aus der Vereinigung von Vena jug. ext. und interna und Ductus Cuvieri entstandenen Venensinus ausserhalb des Herzbeutels.

Der feine Nerv zieht unter Abgabe zahlreicher Schleimhautäste nach vorn. Sein Anfangs sich auf die ganze Breite der ventralen Pharynxwand erstreckendes Verbreitungsgebiet wird immer schmäler, eingengt durch die sensiblen Schleimhautäste des R. lingualis IX, welche während seines Verlaufs am hintern Zungenbeinhorn abgegeben werden. Mit diesen geht er nicht selten Verbindungen ein. Die Endverzweigungen des Nerven an der Schleimhaut erreichen die Zunge, sie enden dorsal vom hintern Radius neben der Copula in den hintersten Theilen der Zungenschleimhaut.

Auch an diesem Schleimhautnerven sind hier und da Ganglienzellen zu finden.

#### b) Der 3. Kiemenbogennerv.

Er zeigt viele Uebereinstimmung mit dem 2. Ein R. praetrematicus ist auch bei ihm nicht festzustellen. Er begiebt sich gewöhnlich oral von dem aus dem Levator arc. 3 hervorgegangenen Theil des M. cephalo-dorso-pharyngeus zu der Spalte zwischen 2. und 3. Arterienbogen und zieht in ihr ventral- und medialwärts. Nicht selten findet man ihn zwischen den Muskelfasern des eben genannten Muskelbauchs, nur ausnahmsweise neben dem 3. Arterienbogen durch den von diesem gebildeten Muskelspalt hindurchtretend. Dann biegt er, an der ventralen Seite des Pharynx angelangt, wie der 2. Kiemenbogennerv nach vorn um und endigt als sensibler Schleimhautnerv. Zwischen ihm und dem 2. Arterienbogen lag bei der Larve die 3. Kiemenspalte. An Aesten sind zu unterscheiden:

α) R. muscularis für den M. cephalo-dorso-pharyngeus. Der Nerv geht nicht selten von dem gemeinsamen Stamme des 2. und 3. Kiemenbogennerven ab.

Er tritt von der oralen Seite in den vom Lev. arc. branch. 3 abstammenden Theil des M. cephalo-dorso-pharyngeus.

β) Rr. cutanei jugulares (*r. c. j. n. br. III* Fig. 26 u. 37), deren Uebereinstimmung mit denen des 2. Kiemenbogennerven eine vollständige ist.

γ) Rr. pharyngei dorsales, laterales und ventrales.

Die dorsalen betheiligen sich an dem die Wurzel des Aortenbogens und die dorsalen Verbindungen zwischen den Arterienbogen umspinnenden Geflecht, die lateralen und ventralen treten durch den Spalt zwischen 2. und 3. Arterienbogen zur Pharynxschleimhaut. Sympathische Aeste sind ebenfalls vorhanden.

δ) Der Endast biegt wie der des 2. Kiemenbogennerven nach vorn um und bildet so einen Ramus recurrens des 3. Kiemenbogennerven. Er hat zwischen dem R. recurrens (lingualis) des 2. Kiemenbogennerven und den Schleimhautästen des R. recurrens u. intestinalis X nur ein sehr beschränktes Verbreitungsgebiet.

ε) Nur ausnahmsweise betheiligt sich der 3. Kiemenbogennerv durch einen äusserst feinen R. muscularis an der Versorgung des M. ceratohyoideus (internus). Der feine Nerv zweigt sich kurz vor der Umbiegungsstelle des R. recurrens ab und zieht zwischen 2. und 3. Arterienbogen ventralwärts, um sich mit dem Muskelast des R. recurrens intestinalis X zu vereinigen.

III. Truncus intestino-accessorius (*Tr. i. a* Fig. 37 u. 40).

Derselbe hat seit dem Larvenleben am wenigsten sich verändert. In Bezug auf seinen Verlauf im Allgemeinen und seine Lage zu dem M. trapezius, dem M. levator scapulae und dem 1. Spinalnerven gilt alles früher bei der Beschreibung der Larve Gesagte.

Von seinen Aesten ist Folgendes erwähnenswerth:

a) Der erste Zweig, welcher den Truncus intestino-accessorius (in Fig. 37 bei *Tr. i. a*) verlässt, ist ein sehr feiner Nerv, welcher zwischen M. trapezius und Lev. scapulae ventralwärts verläuft und sich am untern Rande des erstern theilt, in

α) Rr. musculares für die beiden aus dem Levator arc. 4 hervorgegangenen Muskelbäuche des M. cephalo-dorso-pharyngeus. Sie schlagen sich bisweilen etwas um den ventralen Rand des M. trapezius herum und treten von innen her in die beiden Muskelbäuche ein, von denen der eine am Petrosus bzw. Squamosus (s. o. S. 528), der andere von der Fascia dorsalis entspringt (Fig. 37).

β) Rr. pharyngei dorsales, sehr feine Nerven, welche die Verbindung zwischen Art. pulmonalis und 3. Arterienbogen umspinnen und sich an dem Geflecht des IX. und des 2. und 3. Kiemenbogennerven (Plexus pharyngeus dorsalis) mit Schleimhaut- und Gefässnerven betheiligen.

Wie bereits oben (S. 545) gesagt, enthält das Geflecht Ganglienzellen.

Danach kann kein Zweifel darüber sein, dass dieser Nerv den bei der Larve als 4. Kiemenbogennerven beschriebenen Vagusast darstellt. Reste der die 4. Kiemenspalte zum Theil versorgenden Nerven waren natürlich nicht aufzufinden.

b) Rr. accessorii. Sie entsprechen in allem dem oben bei der Larve (S. 506) Gesagten.

Bisweilen werden sie von einem sensiblen Ast des 2. Spinalnerven gekreuzt, welcher am obern Rande des M. levator scapulae aus der spinalen Längsmusculatur hervortritt und durch die Bündel des M. trapezius zu dem dorsalen Bereich der diesen deckenden Haut gelangt.

Nicht selten geht der Nerv auch Verbindungen mit den Rr. accessorii ein und erweckt so den Anschein, als ob sich der 2. Spinalnerv an der Innervation des Trapezius betheiligte. Eine genauere Auflösung ergab mir stets, dass motorische Nerven in dem Aste des 2. Spinalnerven fehlten.

c) Rr. musculares für den M. dorso-laryngeus. Unter ihnen nimmt einer eine besondere Stelle ein. Er entspringt dorsal, meist etwas früher als die Rr. accessorii, vom Truncus intestino-accessorius, bisweilen mit dem 4. Kiemenbogennerven gemeinsam. Sein Verlauf stimmt mit dem bei der Larve vollständig überein. Seltner findet man hier mehrere in verschiedenen Abständen sich vom Truncus intestino-accessorius trennende feine Nerven für den M. dorso-laryngeus.

Ausser diesem oder diesen dorsalen Aesten sind stets noch weiter ventralwärts vom Stamm oder vom R. recurrens intestinalis abgehende Muskeläste für den Dorso-laryngeus vorhanden. Es ist anzunehmen, dass sie sich secundär dem N. intestinalis bzw. R. recurrens angeschlossen haben.

d) R. recurrens intestinalis X. Auch hier ist der Hauptunterschied durch den Ausfall solcher Nerven bedingt, welche zu den mit der Metamorphose verschwindenden Theilen gehören. Beim erwachsenen Salamander fehlt ein R. lateralis inferior.

Die Lagebeziehungen zu den grossen Gefässtämmen sind die gleichen geblieben wie vor der Metamorphose. Auch in Bezug auf die

α) Rr. musculares für den M. dorso-laryngeus gilt das oben bei der Larve Gesagte.

β) Der R. laryngeus, dessen Ursprung und Verlauf sich nicht verändert haben, führt auch beim Erwachsenen eine Anzahl von Aesten dem M. dorso-laryngeus zu. Während nun aber bei der Larve seine Verzweigung an dem Sphincter laryngis durch den M. interlateralis (Laryngeus ventr. u. dorsalis) verdeckt wird (Fig. 10 u. 11), liegt sie

hier nach dem Schwunde dieser Muskeln offen zu Tage (von der ventralen Seite her gesehen, Fig. 30 *r. l. X*).

γ) Rr. musculares für die ventralen, aus den Portionen des M. interbranchialis 4 herzleitenden Theilen des M. cephalo-dorso-pharyngeus sind stets in grosser Zahl vorhanden und neben den Muskel- und Schleimhautästen der Art. pulmonalis leicht darzustellen. Auch die zwischen den Muskelbündeln durchtretenden

δ) Rr. sensibiles für die Schleimhaut des Pharynx vor dem Kehlkopf sind ziemlich leicht aufzufinden und oralwärts in der Mitte zwischen den Rr. recurrentes des 2. und 3. Kiemenbogenerven bis über die Schilddrüsengegend hinaus zu verfolgen. Die Nerven verlaufen zwischen den Arterienbogen und der Schleimhaut in Begleitung von Venen und Arterien, deren Verbreitungsgebiet sich noch erheblich weiter nach vorn ausdehnt.

ε) R. muscularis für den M. ceratohyoideus (internus); dieser Nerv geht aus dem R. recurrens intestinalis X dicht am 4. Arterienbogen hervor, verläuft dann an der ventralen Seite dieses und des 3.—1. Arterienbogens nach vorn, um sich an der Carotis communis mit dem oben (S. 548 γ) beschriebenen Muskelast des 2. Kiemenbogenerven zu vereinigen. Seltner empfängt der Nerv auch einen Zuwachs vom 3. Kiemenbogenerven (vgl. S. 550 ε).

Wie bereits oben vermerkt, ist dieser Ast des R. recurrens intestinalis X ein Rest des Plexus subceratobranchialis der Larve.

ζ) R. cardiacus anterior<sup>1)</sup>, meist nur in der Einzahl vorhanden. Er entspringt gewöhnlich vom vorhergehenden an dem 4. Arterienbogen und verläuft an diesem medialwärts, um zum Truncus arteriosus zu gelangen, an dessen Ventralseite er in mehrere, ausserordentlich feine Aeste zerfällt, welche sich durch ihre Feinheit der weitem Verfolgung entziehen (Fig. 34 links).

Seltner findet man mehrere feine Rr. cardiaci anteriores, welche auch aus dem N. laryngeus ihren Ursprung nehmen können.

Ganglienzellen findet man im Bereich des Ramus recurrens intestinalis X in grosser Zahl, sowohl ventral von den Muskeln als auch zwischen diesen und der Schleimhaut. Sie gehören den sensiblen Schleimhautästen an.

IV. Nn. cutanei occipitales anterior und posterior (*n. c. o* Fig. 37).

1) Rr. cardiaci posteriores X entspringen von den Lungenästen des N. intestinalis X und gelangen neben der Vena pulmonalis in der Membrana hepatopericardiaca zum Sinus venosus.

Die beiden während des Larvenlebens getrennt vom Ganglion entspringenden Aestchen haben sich nach der Metamorphose an einander gelegt und bilden einen lateral von der spinalen Längsmusculatur dorsal aufsteigenden Stamm. Seltner tritt dieser durch Theile der letztern. Die aus dem kurzen, gemeinsamen Stamm hervorgehenden Zweige durchsetzen dann den Schädelursprung des *M. trapezius* und gelangen zwischen den Fasern des *M. cephalo-dorso-mandibularis*, an dem Ursprung derselben von der Dorsalfascie, zum Vorschein unter der Haut, an der sie sich oral (anterior) und caudal (posterior) vertheilen (Fig. 37, vgl. auch Fig. 6 u. 7).

### 3. N. hypobranchialis.

Der Nerv bleibt während der Metamorphose fast unverändert. Nur in seinem vordersten Gebiet erfährt er durch seine Betheiligung an der Zungenmusculatur eine Fortbildung, von welcher der Bau der Larve noch nichts erkennen lässt.

A. Bekanntlich tritt der 1. Spinalnerv durch einen knöchernen Canal des 1. Wirbels aus. Dieser Canal liegt vor den von dem primären knorpeligen Wirbelbogen abzuleitenden Theilen und ist durch Verknöcherung des Bindegewebes entstanden. Er befindet sich dicht hinter der Gelenkpfanne für die *Condyli occipitales* des Schädels, und seine äussere Oeffnung ist bisweilen von Knochenleisten umgeben welche die Ursprünge der hypaxonische Musculatur verstärken.

Auch beim Erwachsenen findet man nicht selten ein 1. Spinalganglion. Die Lage desselben stimmt mit dem der Larve völlig überein. Nur ist es verhältnissmässig viel kleiner. Immer aber war es unter dem Präparirmikroskop deutlich zu erkennen und leicht darzustellen. Es enthielt grosse, denen der übrigen Spinalganglien gleich gebaute Ganglienzellen und markhaltige Nervenfasern neben marklosen. Zweimal wurde dasselbe in Schnittserien untersucht. Die präparatorische Darstellung einer dorsalen Wurzel gelang nur unvollkommen. Der Ursprung am Rückenmark konnte nicht aufgedeckt werden. Indessen ist wohl nach den Befunden bei der Larve an einer Uebereinstimmung mit diesen nicht zu zweifeln. Ich fand ein 1. Spinalganglion bei 3 erwachsenen Salamandern von etwa 15 darauf hin untersuchten, jedesmal beiderseits.

B. Von dem zwischen Vagus und 1. Spinalnerven ausgespannten Geflecht ist beim Erwachsenen durch die Präparation mehr zu erkennen als in den Schnittserien von der Larve. Allerdings gelingt die Darstellung unter dem Präparirmikroskop nur bei tadellos mit

Sublimat imprägnirten Thieren. An diesen kann man die feinsten Nervenfädchen als citronengelbe Linien ausserordentlich leicht verfolgen.

Ich beschränke mich hier auf die kurze Beschreibung derjenigen Theile des Geflechts, welche nicht sympathischer Natur sind.

Der Befund ist nicht immer ganz der gleiche bei verschiedenen Thieren.

Meist findet man 2 feine Nerven, welche an der Ventralseite des Vagusganglions zwischen den Ganglienzellen hervorkommen und an der bei der Larve beschriebenen kleinen Arterie oder in dem umliegenden Bindegewebe caudalwärts ziehen. Auf diesem Wege gehen sie vielfach Verbindungen mit den gleichfalls am Vagusganglion entspringenden sympathischen Nerven ein und verbinden sich dann mit dem ventralen Ast des 1. Spinalnerven. Unter dem Mikroskop konnte dann durch Zerzupfen ermittelt werden, dass die Nervenfasern in der peripheren Bahn des ventralen Astes weiter verliefen und nicht etwa noch nachträglich centralwärts umbogen.

Bei einem sehr grossen Salamander fand ich rechts einen, links 2 feine Nerven, welche medial und oral vom Vagusganglion aus besondern Knochenkanälchen hervorkommen. Ein Canälchen mündete rechts in den Vaguscanal, und der es durchsetzende Nerv legte sich der Vaguswurzel centralwärts an. Der Verlauf des andern wurde nicht ermittelt. Diese Nerven konnten beiderseits zu dem ventralen Aste des 1. Spinalnerven verfolgt werden, in dessen Bahn sie peripherwärts weiter verliefen.

Seltner finden sich auch Verbindungsäste, welche in die periphere Bahn des dorsalen Astes der Spinalnerven eintreten.

Um über die Natur dieser Nerven völlige Klarheit zu erlangen, wäre es vor allem nothwendig gewesen, ihren centralen Ursprung aufzuklären, festzustellen, ob sie dem Vagus angehören oder vielleicht von ventralen Kernen entspringen.

Die hierauf gerichteten Bemühungen waren aber erfolglos. Ventral traten keine Wurzeln aus der Medulla oblongata hervor, welche sich den Vaguswurzeln beigesellen. Ob innerhalb des verlängerten Markes vielleicht eine Verbindung mit ventralen Kernen bestand, blieb ebenfalls unermittelt.

Auch die weitere Verfolgung in der peripheren Bahn wäre gewiss sehr wünschenswerth gewesen, liess sich aber nicht ausführen. Immerhin scheinen mir aber die gewonnenen Resultate auszureichen, um einen Vergleich mit den spino-occipitalen Nerven der Selachier be-

rechtigt erscheinen zu lassen. M. FÜRBRINGER (Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen, in: Festschr. GEGENBAUR) fand bei einem jungen *Cryptobranchus japonicus* einen feinen Nerven, welcher neben einem Blutgefäss hinter dem Vagus den Schädel durchsetzte. Er neigt zu der Ansicht, denselben als spino-occipitalen Nerv aufzufassen. Auch beim Salamander ist die Lage der oben beschriebenen Nerven neben Blutgefässen typisch. Es sind das entweder die kleinen Arterien, welche ventral neben der Vaguswurzel den Vaguscanal durchsetzen, oder kleine Venen, welche medial vom Vagusloch aus der Spongiosa der Condyli occipitales hervorkommen und in die Vena jugularis interna einmünden.

Vergl. die Befunde bei der Larve S. 512, ferner S. 466 und 467.

C. Der 2. Spinalnerv unterscheidet sich in keinem wesentlichen Punkte von dem der Larve. Das Spinalganglion ist stets vorhanden. Die Grösse desselben ist aber erheblichem Wechsel unterworfen. Der Austritt der Wurzeln erscheint etwas verschoben. Die motorische Wurzel tritt im Winkel, den Wirbelkörper und knöcherner Bogen des 1. Wirbels bilden, aus. Ja, bisweilen finden sich in diesem Winkel Anfänge zur Bildung einer knöchernen Austrittsöffnung. Die sensible Wurzel dagegen tritt viel weiter caudal unter der Wurzel des vordern Gelenkfortsatzes des 2. Wirbels hervor.

Der weitere Verlauf und die Verzweigung stimmt mit den gleichen Verhältnissen bei der Larve völlig überein.

Der aus der Vereinigung der Theile des 1. und 2. Spinalnerven (welche in ihrem Winkel auch hier die Vena cephalica umschliessen) hervorgehende N. hypobranchialis wird bisweilen an der Ventralseite der an die Carotiswurzel hinab Gewanderten Thyreoidea von Muskelfasern des Omohyoideus und geniohyoideus umschlossen. Die Kapsel der Thyreoidea ist meist mit dem Nerven fest verwachsen.

In einiger Entfernung vom Unterkiefer tritt der für die Mm. genioglossus, geniohyoideus und hyoradialis bestimmte Nerv an der Dorsal-seite des M. geniohyoideus aus diesem hervor und löst sich sofort in eine grosse Zahl feiner Aeste auf, welche sich an die beiden Portionen des M. genioglossus vertheilen (Fig. 25 u. 35). Jederseits treten 2 oder 3 äusserst feine und sehr schwer darzustellende Fädchen neben einer kleinen, der Vena thyreoidea advehens angehörenden Vene zu den Mm. hyoradiales und hyoglossi.

## Anlage II.

**Skelet, Muskeln und Nerven des Zungenbein-  
Kiemenbogenapparats von  
*Triton taeniatus* (?), Larve<sup>1)</sup>,  
25—30 mm lang.**

**1. Zungenbein- und Kiemenbogenskelet.**

Das Zungenbein- und Kiemenbogenskelet der Larven unterscheidet sich nur unwesentlich von dem gleich grossen der Salamanderlarven. Die Formen sind im Allgemeinen schärfer aus dem Rohen herausgearbeitet. Die Befestigung des Hyoidbogens an der Copula ist beweglicher als bei *Salamandra maculosa*. Das Hypohyale ist viel kleiner, kaum halb so lang, und mit dem Ceratohyale durch eine dicke Lage Bindegewebe leicht beweglich verbunden. An der medialen Seite des Ceratobranchiale 1 tritt die bei *Salamandra maculosa* nur angedeutete Furche für die Carotis externa schärfer hervor. Die ventralen Muskelvorsprünge der Ceratobranchialia sind grösser als bei *Salamandra*, und die des 2. und 3. Kiemenbogens überwölben caudalwärts förmlich eine tiefe, an der Innenseite der ventralen Kante verlaufende Furche für die Kiemenarterie.

Im Ganzen tritt als kräftigster Knorpel der 1. Kiemenbogen hervor, neben dem der Hyoidbogen viel zarter erscheint als bei *Salamandra maculosa*. Auch die 3 letzten Kiemenbogenknorpel treten in Grösse relativ viel mehr gegen den 1. zurück als bei gleich grossen Salamanderlarven.

Die Rückbildung während der Metamorphose beginnt beim 2. und 3. Kiemenbogen.

Überall findet man die Spuren lebhafterer und ausgiebigerer Beweglichkeit.

Das Lig. branchio-pericardiacum zeigt dasselbe Verhalten wie bei *Salamandra maculosa*, ausserdem aber eine Verbindung mit der Inscriptio tendinea zwischen Lev. arc. br. 4 und M. interbranchialis 4, von der noch bei der Beschreibung dieser Muskeln die Rede sein wird.

---

1) Die genaue Bestimmung ist leider seiner Zeit unterlassen worden und mir jetzt nicht mehr möglich. Die Larven stammen aus einem Teich, in welchem *Triton alp.* und *taeniatus* neben einander vorkamen.

Die Cartilago lateralis ist der der Larven von *Salamandra maculosa* gleich gestaltet. Während aber dort die Luftröhrenknorpel erst während der Metamorphose zur Entwicklung gelangen, findet man sie bei den Larven von *Triton* bereits viel früher wohl ausgebildet.

## 2. Zungenbein- und Kiemenbogenmuskeln der *Triton*-Larve.

### A. Die von VII-IX und X innervirten Zungenbein- und Kiemenbogenmuskeln.

#### a) Dorsale Gruppe.

Bei der *Triton*-Larve haben die 4 Kiemenbogen je einen Levator. Der des zweiten, welcher bei *Salamandra maculosa* fast immer fehlt, steht an Grösse gegen die andern kaum zurück.

Die tiefe Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der von *Salamandra maculosa* überein. Die oberflächliche, welche auch hier durch den R. jugularis der Art. mandibulo-jugularis von der tiefen geschieden wird, hat eine andere Faserrichtung und Insertion. Ihre Fasern convergiren auf einen Punkt, welcher genau lateral von der Spitze des Ceratohyale liegt, und gehen hier in eine Sehne über, welche zwischen der tiefen Portion und dem M. branchio-mandibularis nach ventral- und medialwärts verläuft und sich mit dem Lig. hyo-mandibulare nahe der Spitze des Ceratohyale vereinigt. Der Muskel wirkt also hier zweifellos auch als Heber auf den Hyoidbogen. Der R. jugularis sendet ihm, wie bei *Salamandra maculosa*, einen an seiner medialen Seite sich verzweigenden Nerven und läuft dann in der Rinne ventralwärts, welche sein vorderer Rand mit der tiefen Portion bildet. Die Levatores arc. branch. haben, wie bei *Salamandra maculosa*, die Verbindung mit dem Kiemenbogen, dessen Nerv sie versorgt, im Allgemeinen festgehalten. Einmal fand ich ein Bündel des Lev. arc. br. 4, welches unter der 3. Kiemenvene am Ceratobranchiale 3 ansetzte (Fig. 42c). Die Scheidung der Gebiete der einzelnen Kiemennerven ist unter den Levatores streng gewahrt. Der des 4. Kiemenbogens zeigt interessante Verschiedenheiten von *Salamandra maculosa*. Der Beschreibung liegt eine Frontalschnittserie von einer 25 mm langen Larve zu Grunde. Links (Fig. 42c) ist die Inscriptio tendinea, hinter dem 4. Kiemenbogen — zwischen M. lev. arc. branch. 4 und der 2. Abtheilung des M. interbranchialis 4 — auffallend lang. Ihr hinteres Ende ist mit der Spitze des 4. Kiemenbogens durch ein dickes Sehnenband verbunden, welches aussen (lateral

und caudal) vom Lev. arc. branch. 4 (*L. a. b. 4β*) verläuft. Diese Verbindung setzt sich caudalwärts von der Inscriptio tendinea in das Lig. branchio-pericardiacum fort.

Wesentlich anders sieht die rechte Seite aus. Das Ligamentum branchio-pericardiacum hat auch hier die eben erwähnte Verbindung mit der Inscriptio tendinea (*J. t. 4* Fig. 42a und b). In dem Winkel, welche diese Verbindung mit dem 4. Kiemenbogen bildet, besteht nun ein epithelialer Zusammenhang zwischen der Falte, Plica omo-branchialis (*Pl. obr* Fig. 43 u. 44), welche von dem 4. Kiemenblättchen und der Haut der Schultergegend gebildet wird, und dem Epithel des Pharynx (Fig. 44 zwischen *Ph* und *Pl. obr*). Er liegt an der Stelle, an welcher die 6. Schlund-(5. Kiemen-)Spalte zu suchen ist. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass es sich um einen Rest derselben handelt. Die Lage stimmt mit der bei Embryonen von *Salamandra maculosa* überein (vgl. Fig. 10, rothes Kreuzchen).

Dieser Strang von Epithelzellen scheidet vom M. lev. arc. branch. 4 2 Muskelbündel ab (Fig. 42a u. b *L. a. b. 5*), von denen das vordere (orale) unmittelbar neben dem Kiemenpaltenrest an der Mitte der sehnigen Verbindung, zwischen Lig. branchio-pericardiacum und Inscriptio tendinea, das hintere an der verbreiterten Anheftungsstelle desselben an dem Ligament und im Anschluss daran caudalwärts an dem Bande selbst ansetzt.

Diesen Muskelbündeln gegenüber heften sich Theile des M. interbranchialis an (*J. b. 5* Fig. 42a u. b). Die Anheftungspunkte der bei *Salamandra maculosa* als 3. Abtheilung des M. interbranchialis 4 bezeichneten Muskelbündel beginnen an der in Fig. 42a, b als *Jt5* bezeichneten Stelle und setzten sich, wie dort, nach hinten am Lig. branchio-pericardiacum fort.

Für den Vergleich von Wichtigkeit ist die Lage der 4. Kiemenvene (*A. br. 4* Fig. 42) zu diesen (als *L. a. b. 5* bezeichneten) Muskelbündeln. Sie verläuft nicht etwa durch den Schlitz zwischen diesem und dem Levator arc. branch. 4, sondern caudal von demselben medialwärts und zieht als Art. pulmonalis an der Aussenseite des M. dorsolaryngeus (*Dl* Fig. 42 u. 43) zwischen ihm und Lig. branchio-pericardiacum ventralwärts (*Ap*).

Ihre Nerven beziehen die als *L. a. b. 5* bezeichneten beiden Muskelbündel aus dem rudimentären 4. Kiemenbogenerven, welcher hier selbständig vom Vagusganglion entspringt. Der Nerv enthält ausser einigen Fasern für den Gefäßplexus und die dorsale Pharynxschleimhaut nur noch motorische Aeste für den *Lev. arc. br. 4* (Fig. 42a).

Ueber die Bedeutung dieser Beziehungen, welche sich aus dem Vergleich mit den bei *Cryptobranchus*, *Menobranchus* und *Proteus* von FISCHER, GÖPPERT und H. II. WILDER beschriebenen ergibt, wird auf S. 454 gehandelt.

#### b) Ventrale Gruppe.

Mm. interhyoideus und interbranchialis 1 stimmen mit denen der Larve von *Salamandra maculosa* völlig überein.

Der M. branchio-mandibularis zeigt dagegen interessante Abweichungen in Bezug auf den Ansatz. Von seinen Fasern gelangen keine bis zum Unterkiefer, sondern alle setzen an dem hier sehr starken und breiten Lig. hyo-mandibulare, dicht an der Spitze des Ceratohyale an. Ohne jede feste Grenze schliessen sich die Fasern des M. ceratohyodeus externus an, welche am Hyoid selbst sich anheften. So erscheinen die bei *Salamandra maculosa* wohl zu trennenden Muskeln hier als ein Ganzes oder doch nur als zwei Abtheilungen eines solchen.

Auch die Functionen beider stehen wie dort in engstem Zusammenhang.

Das Verhältniss der Grösse von M. ceratohyodeus externus und internus ist bei gleich grossen Larven von *Salamandra maculosa* und *Triton* ein anderes. Der Ceratohyodeus externus ist bei *Triton* relativ kleiner, der Ceratohyodeus internus grösser und kräftiger. Er entspringt viel breiter am ventralen Muskelfortsatz des Ceratobranchiale 1 und erreicht nicht allein durch seine Sehne, sondern auch schon durch Muskelfasern das vordere Ende des Ceratohyale. Er zeigt damit eine Form und Grösse, welche bei *Salamandra* erst während der Metamorphose zu finden ist.

Die Innervation ist völlig die gleiche wie bei *Salamandra maculosa*.

Die Mm. cerato-hypobranchiales (Adductores arcuum branchialium) unterscheiden sich von denen bei Salamanderlarven nur durch ihre grössere Dicke und geringere Länge.

Ausser den bei letztern vorhandenen 3 Mm. subceratobranchiales (Constrictores arc. branch.), die bei *Triton* gleichfalls viel kräftiger entwickelt sind, findet man nicht selten lateral von dem vom 1. Kiemenbogen entspringenden Muskelbündel Fasern, welche nicht den 2. und 3. überspringen, sondern an dem ventralen Muskelfortsatz des Ceratobranchiale 2 ansetzen. Eben solche Fasern gehen bisweilen auch vom Muskelfortsatz des 2. zu dem des 3. Ceratobranchiale.

Der Bau des M. interbranchialis 4 (Hyo-pharyngeus) stimmt, ab-

gesehen von den oben S. 558 erwähnten, seltner vorkommenden Abweichungen mit dem bei Salamanderlarven völlig überein.

Der, wie bei *Salamandra*, nur links vorhandene Suprapericardialkörper besteht aus einem langen epithelialen Schlauch, dessen Lumen bisweilen mit der Pharynxhöhle in Verbindung zu stehen scheint. Der Schlauch legt sich der Ventralseite des M. interbranchialis 4 an und reicht parallel der 4. Kiemenarterie eine Strecke weit nach hinten. Er verliert hier sein Lumen und löst sich in ein Balkenwerk von Epithelzellen auf, welche von zahlreichen Capillaren umspinnen sind. Zwei verschiedene Zellenarten, wie bei *Salamandra maculosa*, konnten nicht unterschieden werden.

Bei den Kehlkopfmuskeln von *Triton* ist zu erwähnen, dass der M. interlateralis (Jl Fig. 46) viel stärker ist als bei *Salamandra*, sowohl der dorsale (*m. lar. dors*) wie auch der ventrale Theil (*m. lar. ventr*). Vom Constrictor aditus laryngis sind in dem der Fig. 46 zu Grunde liegenden Präparate nur wenige Fasern vorhanden, welche als aberrirende Fibrillen des M. interlateralis erscheinen, von dessen Fasern auch hier stets ein Theil an die Cartilago lateralis selbst ansetzt. In andern Fällen waren mehr Ringfasern vorhanden, aber stets stand die Anlage des M. constrictor relativ und absolut gegen die bei gleich grossen Larven von *Salamandra maculosa* weit zurück.

c) Die Mm. levatores und depressores branchiarum zeigen keine erwähnenswerthen Abweichungen von denen der Salamanderlarve.

## B. Die hypobranchiale spinale Musculatur

der *Triton*-Larve stimmt mit der von Salamanderlarven bis in alle Einzelheiten überein. Als ganz unwesentliche Unterschiede sind zu erwähnen, dass der Rectus profundus ausser den bei *Salamandra* verzeichneten Ursprungsstellen noch solche an der ventralen Seite des medialen Endes des Hypobranchiale 2 hat, und dass der M. genio-glossus relativ stärker ausgebildet ist als bei *Salamandra*, aber auch hier die Zungengegend nicht erreicht, sondern seine Fasern nur der Schleimhautfalte zwischen Kiefer- und Hyoidbogen zusendet.

## 3. Facialis, Glossopharyngeus, Vagus und Hypobranchialis.

### 1. N. facialis.

Auch hier lassen sich leicht die gleichen Beziehungen zum Trigemini feststellen, wie bei der Salamanderlarve.

Die das Nebenganglion (*N. G. V* Fig. 50) des Trigemini bildende Facialiswurzel liegt zwischen dem grossen Lymphsinus zur Seite des Mittelhirns, in welchen der Ductus endolymphaticus einmündet, und der Schädelwand, ebenso das Nebenganglion selbst. Dadurch, dass dieser Lymphsinus bei den *Triton*-Larven viel grösser ist als bei denen von *Salamandra maculosa*, wo er weiter dorsalwärts liegt und sich nicht zwischen Gehirn und Neben- und Hauptganglion des V. einschiebt, gewinnt die topographische Lage ein etwas anderes Bild.

Die aus dem Nebenganglion hervorgehenden Nerven stimmen mit denen von *Salamandra* bis ins Einzelste überein. Auch hier gibt es keinen intracraniellen Uebergang von motorischen VII-Elementen in die Bahn des Trigemini.

Der Ursprung an der Medulla oblongata, das mediale und laterale Ganglion, sowie der Austritt des Nerven aus dem bei *Triton* etwas weniger ausgedehnten Antrum petrosum laterale ist völlig so beschaffen wie bei *Salamandra maculosa*. Auch hier wird der Facialis von den beiden Gefässen, Vena und Arteria petrosa lateralis, dorsal gekreuzt (vgl. Fig. 41).

Die Verästelung ist in so fern etwas verschieden, als mehrere sensible bzw. sensorische Zweige, welche bei *Salamandra maculosa* vom R. jugularis entspringen, hier selbständig aus dem Stamm oder dem lateralen Ganglion hervorgehen, sich dorsalwärts wenden und vom Squamosum zwischen den Ursprungsbündeln des M. cephalo-dorso-mandibularis hindurchwinden. Später können sie an diesen Stellen von Knochensubstanz umgeben werden.

Bei ihrem Austritt zwischen den vordersten Bündeln des eben genannten Muskels wenden sie sich caudalwärts, verbinden sich hier und da mit gleichfalls caudale Richtung verfolgenden Aesten des Trigemini und erstrecken sich bis in das sensible Gebiet des Glossopharyngeus, mit dessen sensorischen Hautästen sie ebenfalls Verbindungen eingesehen. Alle diese Nerven versorgen knospenförmige Organe der Haut.

N. cutaneus mandibulae lateralis und medialis sowie die Rr. jugularis und palatinus VII stimmen in allen wesentlichen Punkten mit denen der Salamanderlarve überein. Beim R. palatinus ist zu erwähnen, dass er sich bereits beim Ursprung vom Ganglion in zwei Theile theilt, welche durch getrennte Canäle, dicht vor dem Canalis caroticus, die Schädelwand durchsetzen. Der laterale Nerv ist sehr klein, versorgt die den Quadratknorpel und einen Theil des Pterygoids

deckende Schleimhaut und entspricht einem Aste des R. palatinus VII von *Salamandra*.

Der N. alveolaris giebt vor seinem Eintritt in den Knochencanal am Unterkiefer einen recht kräftigen Ast ab, welcher den grössten Theil der lateralen Wand der 1. Schlundspaltentasche versorgt.

Von besonderm Interesse ist aber ein kleines Gebilde, welches ich in einer Frontalschnittserie dem proximalsten Theil dieses Nerven und dem Quadratknorpel anliegend fand.

Es ist ein Epithelzapfen, welcher von dem Epithel der Rachenschleimhaut ausgeht und schräg lateral und dorsal aufsteigt, um hinter dem Quadratknorpel, neben dem N. alveolaris, zu endigen (Fig. 47 *Spl*). Vor diesem Zapfen zieht an der Hinterseite des Quadratknorpels eine kleine, aus der Carotis interna unmittelbar vor ihrem Eintritt in den Canal abgehende Arterie lateral- und ventralwärts. Da, wo der Zapfen in das Epithel der Rachenschleimhaut übergeht, verbreitert er sich kegelförmig. Er erstreckt sich durch 9 etwa 0,02—0,03 mm dicke Schnitte, von denen der 1., 5. und 8. in Fig. 48a, b und c bei starker Vergrösserung dargestellt ist. Fig. 48a zeigt den obersten Querschnitt des Körpers in der Lage der aus den 9 Schnitten combinirten Fig. 47 zwischen N. alveolaris und der kleinen Arterie an der Hinterseite des Quadratknorpels. Er besteht aus 4 Epithelzellen mit grossen Kernen. Zellgrenzen waren hier nicht deutlich zu erkennen, wohl aber in den folgenden Schnitten, in denen ausserdem in der Mitte ein Lumen auftauchte, dessen Weite in den verschiedenen Schnitten etwas variirte (Fig. 48b) und in einem nicht mit Sicherheit aufzufinden war, in der kegelförmig verbreiterten Verbindung mit dem Rachenepithel aber wieder deutlich hervortrat und in die Rachenhöhle mündete. Die Mündung liegt in dem auf Fig. 48c folgenden Schnitt der Serie.

Für die Lage ist ferner noch von Wichtigkeit, dass die als Rest der 1. Schlundspalte aufgefasste Schleimhautfalte zwischen Unterkiefer und Hyoidbogen etwas weiter ventralwärts beginnt, ungefähr an der Stelle, wo in Fig. 47 die Art. mandibularis (*a. m*) liegt. Auf einigen Frontalschnitten liegen die in einer Epithelverdickung erkennbaren untersten Ausläufer des Zapfens etwas vor denen der Schlundfalte. Eine Verbindung zwischen beiden besteht nicht.

Der Zapfen ist in der eben besprochenen Serie nur an der linken Seite vorhanden, rechts besteht an der entsprechenden Stelle eine kegelförmige Verdickung von der Form der Fig. 48c. Diese Verdickung habe ich in allen Serien von *Triton* gefunden, bei *Salamandra maculosa* scheint sie zu fehlen.

Bei der Frage nach der Bedeutung dieses Gebildes kommt zunächst in Betracht, ob es vielleicht sich um die Anlage einer Drüse handeln könne. Dies ist indessen zu verneinen, da es in keiner Entwicklungsperiode und auch nicht beim ausgebildeten Thier an der Stelle eine Drüse giebt, welche die übrigen gleichmässig ausgesäten kleinen Drüsen der Rachenschleimhaut an Grösse übertrifft. Auch die Form des ganzen Gebildes und die histologische Beschaffenheit der Zellen wird wohl kaum mit einer Drüsenanlage in Einklang zu bringen sein. Endlich sprechen noch die grossen Unterschiede der Ausbildung an beiden Seiten und bei verschiedenen Thieren gegen eine solche Annahme und legen es nahe, an ein Rudiment zu denken. An derselben Stelle würde man bei einem Selachier das Spritzloch suchen. Sie entspricht der in Fig. 14 bei *Salamandra maculosa* mit einem rothen Kreuzchen bezeichneten und liegt also dicht hinter dem Quadratknorpel zwischen diesem und dem in die Labyrinthwand aufgenommenen Operculum bezw. dem Ceratohyale. Die Uebereinstimmung mit der Lage des Spritzlochcanals ist eine vollständige. Auch die Verbreiterung des Zapfens nach der Rachenhöhle zu und die weit ausgezogene Epithelverdickung steht mit der Form des Spritzlochcanals der Selachier in gutem Einklang.

MAURER<sup>1)</sup> fand bei jungen *Triton*-Larven eine Thymusanlage auch an der Schlundspalte zwischen Kiefer- und Hyoidbogen. Wie das von mir eben beschriebene Gebilde mit einer solchen in Beziehung zu setzen ist, bleibt fraglich.

## 2. Nervus glossopharyngeus und vagus.

Auch die Larve von *Triton* hat 3 IX-X-Wurzeln, von denen die beiden hintern aber auf einen viel engeren Raum zusammengedrängt, ja bisweilen vereinigt sind, so dass dann nur 2 vorhanden zu sein scheinen.

Die Verknöcherung des Schädels beginnt bekanntlich bei *Triton* viel früher als bei *Salamandra*. Bei 25—30 mm langen Larven ist das Vagusloch schon völlig durch Knochensubstanz umgeben, die bereits einen Theil des Knorpels des Primordialcraniums verdrängt hat.

Aus dem Ganglion kommen gewöhnlich 7 Nerven hervor:

1) der Glossopharyngeus; 2) die zu einem Stamm vereinigten Kiemenbognerven II und III; 3) der rudimentäre IV. Kiemenbognerv; 4) die ebenfalls zu einem Stamm vereinigten N. cutanei occi-

1) Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, in: Morph. Jahrb., V. 13, 1888.

pitales anterior und posterior; 5) der obere, 6) der mittlere Seitennerv; 7) der Truncus intestino-accessorius.

Der obere und mittlere Seitennerv entspringen zusammen vom hintern Pol des Ganglions, der Truncus intestino-accessorius etwas weiter ventral und vorn. Die Anordnung ist also eine etwas andere als bei *Salamandra maculosa*.

Die peripherische Verbreitung des N. glossopharyngeus stimmt mit der bei der Salamanderlarve nur in einem unwesentlichen Punkt nicht überein. Während dort der die innere Hautfalte des Kiemendeckels umschlingende R. cutaneus retrocurrens mit dem Muskelast für den M. ceratohyoideus internus gemeinsam in den Muskel eintritt und denselben durchzieht, zweigt er sich bei *Triton* schon vorher ab und verläuft an der lateralen Seite des M. ceratohyoideus internus.

Der 2. Kiemenbogennerv entsendet einen kräftigen Ast für den M. lev. arc. br. 2. In allen andern Punkten stimmt er mit dem von *Salamandra maculosa*, ebenso wie der 3. Kiemenbogennerv, völlig überein.

Dem 4. Kiemenbogennerven fehlt wie auch bei *Salamandra* der an der Aussenseite des Kiemenbogens hinter der 4. Kiemenpalte verlaufende R. posttrematicus. Er hat ausser dem sehr kräftigen Muskelast für die beiden bzw. vier Abtheilungen des M. lev. arc. br. 4 nur kleine Zweige für die Pharynxschleimhaut, den Gefässplexus und die mediale Ueberkleidung des 4. Kiemenbogens.

Der selbständige Ursprung vom Ganglion wurde bei *Salamandra* stets vermisst.

Alle andern Aeste stimmen mit denen von *Salamandra maculosa* im Wesentlichen überein.

### 3. N. hypobranchialis.

Auch bei *Triton* setzt er sich aus den bei *Salamandra maculosa* genannten drei Theilen zusammen.

Die beiden ersten Spinalnerven stimmen in ihrem Bau mit denen der Salamanderlarve überein. Auch ein rudimentäres 1. Spinalganglion kommt, allerdings seltner als bei *Salamandra maculosa*, vor.

Von den bei der Salamanderlarve als Reste spinoccipitaler Nerven aufgefassten Fäden zwischen Vagus und 1. Spinalnerven war bei *Triton*-Larven in der Regel nicht mehr nachzuweisen als bei *Salamandra maculosa* in dem gleichen Stadium. In einer Serie aber, der bereits öfter erwähnten Frontalschnittserie, wurden Funde gemacht, welche wegen ihrer grossen Wichtigkeit hier genauer beschrieben werden sollen.

Etwas caudal von dem Querschnitt der dorsal entspringenden hintersten Vaguswurzel kommt an der ventralen Seite der Medulla oblongata in einer Linie mit den ventralen Wurzeln der Spinalnerven ein ziemlich kräftiger Nerv hervor. Dieser Nerv wendet sich lateral und etwas oralwärts. Links theilt er sich dann in einen dorsalen (*zv. R. d* Fig. 50) und ventralen (*zv. R. v* Fig. 50) Ast, welche beide der Schädelwand dicht hinter dem Vagusloch zustreben.

Der dorsale Ast durchsetzt nun die schon verknöcherte Lamelle vor, oral von der knorpligen Occipitalspange (*Oc* Fig. 50 u. 51), welche dorsal über dem Vagusloch mit dem Labyrinthknorpel verschmilzt, und befindet sich so an der medialen Seite des Vagusganglions (*G. IX-X* Fig. 51), wo er sich in 3 Aeste theilt, welche dorsal vom Vagusganglion lateralwärts verlaufen und dann zwischen *M. rectus capitis (minor)* und spinaler epaxonischer Längsmusculatur dorsalwärts sich an beiden verzweigen. Hinter ihnen finden sich in gleicher Lage Aeste des *R. dorsalis* des 1. Spinalnerven.

Der ventrale Ast (*zv. R. v* Fig. 50) durchbohrt links gleichfalls die Knochenlamelle hinter der innern Mündung des Vaguslochs, gelangt aber nicht in die Nische des Vagusganglions selbst, sondern in eine von dieser durch eine feine Knochenlamelle abgetrennte, ventral offene Höhle neben dem *Condylus occipitalis*, in der er ventralwärts verläuft und aus der er am Ansatz des *M. subvertebralis* hervortritt und dann sich theilt. Ein feines Aestchen verlief nach vorn und konnte nicht ganz sicher bis zu seiner Endigung verfolgt werden. Es schien, dass es sich an der Innervation des *M. subvertebralis* beteiligte. Ein feines Fädchen reichte bis zur *Arteria palato-nasalis* (*Apn* Fig. 49) und bildet wahrscheinlich einen *R. sympathicus*. Der hintere, sehr kräftige Nerv (Fig. 49 *zv*) wendete sich caudalwärts, kreuzte hier die Wurzel der *Art. vertebralis collateralis* aussen und bald darauf an der ventralen Seite der Muskeln den Aortenbogen dorsal. Schräg nach lateral und caudal gerichtet, strebt er nun dem ventralen Aste des 1. Spinalnerven zu, mit dem er sich an der Kreuzungsstelle des *Truncus intestino-accessorius X* vereinigte. Die Verschmelzung beider Nerven erfolgte beiderseits lateral von der *Vena jugularis interna* (Fig. 49 *v. j. i*).

An der rechten Seite ist das Verhalten ein etwas anderes.

Der ventral an der Medulla oblongata entspringende Nerv gelangt ungetheilt zur Schädelwand und theilt sich erst in dem Knochenkanälchen selbst (Fig. 51 *zv*), um mit seinen beiden Theilen nun der medialen Seite des Vagusganglions unmittelbar anzuliegen. Der weitere Verlauf des dorsalen Astes stimmt mit dem der linken Seite ganz

überein. Der ventrale Ast durchwandert nun ein Knochencanälchen, welches an derselben Stelle ventral am Condylus occipitalis mündet wie das linke, von der Nische des Vagusganglions ganz abgeschlossene und stimmt von da an mit dem linken überein.

Danach kann es keinem Zweifel unterliegen, dass ein wirklicher occipitaler Nerv vorliegt.

---

### Anlage III.

## Skelet, Muskeln und Nerven des Zungenbein- und Kiemenbogenapparats von *Triton taeniatus* in erwachsenem Zustande (Brunstzeit im Frühjahr).

### 1. Zungenbein- und Kehlkopfskelet.

Es zeigt bekanntlich im Allgemeinen Uebereinstimmung mit dem von *Salamandra maculosa* und setzt sich wie dieses aus den vordern und hintern Hörnern, dem Hypobranchiale II, der Copula und einem Paar Radien zusammen. Ein Rest der Cartilago triangularis fehlt.

Der wichtigste Unterschied besteht darin, dass vordere und hintere Hörner sowie die Copula grössten Theils verknöchert sind.

Das aus dem Ceratohyale der Larve hervorgehende vordere Zungenbeinhorn besteht aus einer breiten, vordern, knorplig bleibenden Platte, welche etwa  $\frac{3}{8}$  der Gesamtlänge beträgt, und einem knöchernen, nach hinten sich verschmälernden Theil, dessen Ende wiederum eine knorplige Kuppe trägt. An dieser setzt das Lig. hyo-quadratum an.

Die beiden Bestandtheile des hintern Zungenbeinhorns, Hypo- und Ceratobranchiale 1, verschmelzen nicht mit einander wie bei *Salamandra*, sondern sind Zeit Lebens durch eine bindegewebige Trennungslinie geschieden. Beide bestehen aus einer etwas gebogenen knöchernen, abgeplatteten Röhre, welche an beiden Enden knorplige Köpfe trägt. Der mediale Kopf des Ceratobranchiale 1 hat ausser der Ansatzfläche für das Hypobranchiale 1 auch eine etwas kleinere für das Hypobranchiale 2, welches knorplig bleibt und in allen Punkten mit dem von *Salamandra maculosa* übereinstimmt.

Die Copula, ein auf dem Querschnitt dreieckiger Knochen, erscheint relativ länger als die von *Salamandra maculosa*. Sie hat dorsal eine scharfe hohe Kante. Nur das hinterste Ende, an dem die Hypobranchialia 2 ansetzen, und die vorderste Spitze bleiben knorplig.

Der Radius der einen Seite ist mit dem der andern dorsal von der Copula durch eine zierliche Knorpelspange verbunden. Beide

stellen so ein Stück dar, welches wie eine gehörnte Klammer der Copula aufsitzt. Nach dem Verlauf des R. lingualis IX und dem Ursprung und Ansatz der Zungenmuskeln zu schliessen, muss es mit dem hintern Radienpaar von *Salamandra maculosa* verglichen werden. Die schon in der Larvenperiode auffallend kleinen Hypohyalia scheinen während der Metamorphose zu Grunde zu gehen.

Die Kehlkopf- und Luftröhrenknorpel endlich stimmen mit denen von *Salamandra maculosa* überein.

## 2. Muskeln des Zungenbeins und des Kehlkopfs.

### A. Die von VII, IX und X versorgten Muskeln.

1) M. cephalo-mandibularis (*Cdm* Fig. 52). Die bei *Salamandra maculosa* sehr ausgedehnte Abtheilung, welche von der Fascia dorsalis entspringt, fehlt hier gänzlich. Der Ursprung der Schädelportion ist wie bei *Salamandra* auf das Os squamosum caudal von der hier viel kräftigern Crista beschränkt, deren oberster Kamm zum Theil auch vom Petrosium gebildet wird.

Im Gauzen ist der Muskel relativ kleiner und gedrungener als bei *Salamandra maculosa*.

Die Innervation ist die gleiche wie dort.

2) M. genio-hyoideus lateralis (*Jh<sup>x</sup>* Fig. 52), unterscheidet sich von dem von *Salamandra maculosa* durch seine viel weniger kräftige Ausbildung. Der Ursprung lässt die knorpelige Kuppe am dorsalen Ende des vordern Zungenbeinhorns frei. Die lateralen Muskelfasern setzen unmittelbar an dem Unterkiefer lateral vom Geniohyoideus medialis an. Die medialen Fasern divergiren fächerförmig und begeben sich zur Raphe. Der dorsalen Spitze des vordern Zungenbeinhorns sitzt ein eigenthümliches Knötchen von dicht verfilztem Bindegewebe auf, das augenscheinlich ein Polster gegen Stösse bildet.

Die Innervation ist die gleiche wie bei *Salamandra maculosa*.

3) M. inter ossa quadrata. Die Ursprungslinie ist bei *Triton taeniatus* viel ausgedehnter als bei *Salamandra maculosa* und erstreckt sich über die ganze hintere Kante des knöchernen Quadratum und einen Theil des Quadratknorpels, welcher hier unter dem Squamosum hervortritt. Medial von den obersten Ursprungsbündeln des Muskels heftet sich das Lig. hyo-quadratum an der Grenze vom knorpeligen und knöchernem Quadratum an (Fig. 52 *M. i. q.*).

Innervation wie bei *Salamandra*.

4) M. quadrato-pectoralis (Sphincter colli), ist viel schwächer ausgebildet als bei *Salamandra maculosa*. Der Ursprung an der

Aussenseite des Quadratum bzw. des Squamosum ist breiter. Die Ursprungssehne ist bisweilen in mehrere Streifen zerfallen. Die Gestalt der Fascia pectoralis ist etwas anders als bei *Salamandra maculosa*. Während sie dort ein zusammenhängendes, breites Sehnenblatt bildet, welches an der quer verlaufenden Ansatzlinie des Muskels mit der Kehlfalte der äussern Haut fest verwachsen ist, fehlt bei *Triton taeniatus* der Zusammenhang mit der Haut. Die gebogenen Ansatzlinien der Muskeln beider Seiten bilden nahezu einen rechten Winkel mit einander. Die Fascie selbst scheint in der Mitte von vorn aus durch einen breiten Schlitz getheilt zu sein. Dieser Eindruck wird dadurch hervorgerufen, dass hier die breite Raphe des M. inter ossa quadrata, welche in die Fascia pectoralis übergeht, zart und völlig durchsichtig ist.

Innervation wie bei *Salamandra maculosa*.

5) M. ceratohyoideus (internus). Dieser ist ausserordentlich kräftig und breit. Seine gefiederten Ursprungslinien an der lateralen und medialen Seite des Ceratobranchiale 2 sowie der Ansatz und die Gestalt stimmen im Uebrigen mit denen von *Salamandra* überein. Auch die Innervation ist die gleiche.

Auch der dorsalen Spitze des hintern Zungenbeinhorns sitzt ein Bindegewebspolster auf, welches etwas grösser ist als das des vordern Horns. Auch hier liegt sie frei in einem Lymphsinus, der aber niemals die beim Salamander gewöhnliche Grösse erreicht. Das umliegende Bindegewebe ist wie dort sehr locker.

Die Innervation ist die gleiche wie bei *Salamandra maculosa*. Auch hier erhält der Muskel ausser vom IX. Fasern aus dem 2. und 3. Kiemenbogennerven und dem R. recurrens intestinalis X.

Für die Function von Wichtigkeit ist die relativ viel stärkere Ausbildung im Vergleich zu dem sehr spärlich entwickelten Geniohyoideus lateralis.

Es ist daraus zu schliessen, dass im Zusammenwirken dieser beiden Muskeln nicht die alleinige oder auch nur die Hauptaufgabe des M. ceratohyoideus internus von *Triton taeniatus* zu sehen ist. Es muss ihm noch eine besondere Bedeutung zukommen, über die aber erst bei der Behandlung des M. rectus hypobranchialis gesprochen werden kann.

Hier sei nur erwähnt, dass die Verkürzung eine energische Annäherung zwischen der vordern Knorpelplatte des Vorderhorns und dem Hinterende des Hinterhorns hervorbringen muss. Da *Triton taeniatus* die wichtigste Zeit seines Lebens, die Frühjahrsmonate, im Wasser zubringt, so ist es nicht zu verwundern, dass Muskeln, welche

bei einem Landthier, wie *Salamandra maculosa*, stark sich entfalten, bei *Triton taeniatus* mehr zurücktreten. Dies trifft für den M. geniohyoideus lateralis zu. Andererseits ähnelt der M. ceratohyoideus internus mit seiner mächtigen Entwicklung dem M. ceratohyoideus externus der Larven und der Perennibranchiaten und Derotremen.

Es ist wohl wahrscheinlich, dass Ceratohyoideus internus und geniohyoideus lateralis während des Landaufenthalts der Tritonen ähnlich zusammenwirken wie bei *Salamandra maculosa*, und vielleicht kommt dies dort auch in einer Aenderung des Grössenverhältnisses beider zu einander zum Ausdruck. Um dies festzustellen, fehlt mir das Material. Während des Aufenthalts im Wasser ist aber ein Vorstrecken der Zunge bei der Nahrungsaufnahme bedeutungslos. Der Mechanismus ist vielmehr ein ganz anderer, welcher dem der Larven sich wieder nähert.

6) M. cephalo-pharyngeus (*C.ph* Fig. 52). Auch diesem Muskel fehlt bei *Triton taeniatus* die Abtheilung der Rückenfaszie. Der Muskel entspringt ausschliesslich vom caudalsten Winkel des Squamosums, welcher mit dem Petrosum zusammen hier ein Tuberculum bildet, lateral von der Schädelportion des M. trapezius (*Tr.a* Fig. 52). In der Regel unterscheidet sich der Muskel im Uebrigen nicht von dem von *Salamandra maculosa*. Er theilt sich in 2 Bäuche, von denen der eine zwischen 2. und 3., der andere zwischen 3. und 4. Arterienbogen nach innen tritt und dann die gemeinsame Inscriptio tendinea bildet. Nicht selten kommt aber ein weiterer Bauch vor, welcher zwischen 1. und 2. Arterienbogen durchtritt (Fig. 52), so dass die dorsal von der Inscriptio tendinea gelegene Abtheilung des Muskels aus 3 Muskelbündeln besteht. Dieser vorderste Muskelbauch ist ein Abkömmling des M. lev. arc. branch. 2 der Larve, dessen stetiges Vorkommen den Befund beim Erwachsenen vermuthen liess. Der Nachweis der Innervation aus dem 2. Kiemenbogennerven war schwierig und wurde nicht erzwungen, da auch ohne denselben an der bezeichneten Abstammung kaum zu zweifeln sein wird.

Im Uebrigen stimmt der Muskel mit dem von *Salamandra maculosa* auch in der Innervation überein.

7) M. dorso-laryngeus, bei *Triton taeniatus* ein überaus zartes, schmales Muskelband, dessen Ursprung dem Schädel so nahe gerückt ist, dass die Bezeichnung dorso-laryngeus kaum noch passt. Das straffe Bindegewebe, von dem er entspringt, heftet sich an der Crista des Os squamosum über dem Tuberculum an, welche ihm ebenfalls als Punctum fixum dient. Beim erwachsenen *Triton taeniatus*

müsste der Muskel also eigentlich als Cephalo-laryngeus bezeichnet werden.

Durch die Zusammendrängung der Ursprünge der letzten beiden Muskeln, durch die Theilung der Mm. trapezius und levator scapulae, je in zwei Abtheilungen, und durch die verschiedene Stellung und Form des Os squamosum gewinnt das topographische Bild ein wesentlich anderes Aussehen als bei *Salamandra maculosa* (vgl. Fig. 52 u. 29).

8) Die Kehlkopfmuskeln. Im Gegensatz zu *Salamandra maculosa* erhalten sich bei *Triton taeniatus* im ausgewachsenen Zustand die Mm. interlaterales (laryngei dorsalis und ventralis) Zeit Lebens.

Wie bei der Larve, umschliessen sie den Kehlkopfeingang. Unmittelbar distal und untrennbar mit ihnen verbunden, schliesst sich der M. sphincter aditus laryngis an sie an, bald überwiegt der eine, bald die andern an Zahl der Fasern (Fig. 53 *J.l.o* oraler Theil des M. interlateralis, laryngeus ventralis; *J.l.c* caudaler Theil des M. interlateralis, laryngeus dorsalis; *Sph. a.l* Sphincter aditus laryngis).

Auch finden sich nicht selten Uebergänge zwischen den Mm. laryngei dorsales und ventrales und M. sphincter aditus laryngis. An der Grenze zwischen beiden kommen Muskelbündel vor, welche an der oralen (ventralen) Mittellinie entspringen (Fig. 53), aber weder die Inscriptio tendinea des Dorso-laryngeus, noch die caudale (dorsale) Mittellinie erreichen, sondern ventral an der Sehne des Dorso-laryngeus vorbeiziehen und an dem den Sphincter umgebenden Bindegewebe endigen oder auch sich an die Wand der Trachea ansetzen. Sie gehören ihrer Lage nach zum Laryngeus ventralis. Aehnliche Fasern des Laryngeus dorsalis erreichen die ventrale (orale) Mittellinie nicht und setzen an dem Herzbeutel an. Der Kehlkopfeingang hat ganz die Richtung wie bei der Larve bewahrt, man spricht deshalb besser von einem M. laryngeus oralis und caudalis. Der hinter dem Kehlkopfeingang gelegene M. laryngeus dorsalis (caudalis) hat sich seit der Larvenperiode nur in so fern verändert, als die Mittellinie zwischen beiden Seiten etwas undeutlich geworden ist und bisweilen bei einem Theil der Fasern zu fehlen scheint. Demgemäss hat auch der Uebergang des M. dorso-laryngeus in die Endsehne mehr die Aehnlichkeit mit der Larve bewahrt.

Der ventrale Theil des M. cephalo-pharyngeus, welcher aus dem M. interbranchialis IV hervorgeht, ist, wie auch bei *Salamandra*, relativ schmaler geworden. Die Mittellinie desselben deckt scheinbar, von der ventralen Seite her gesehen, den Kehlkopf. Thatsächlich liegt sie oral von demselben, wie auch bei der Larve.

Weniger von morphologischem als von physiologischem Interesse ist, dass der *M. obliquus internus* hier nicht allein, wie bei *Salamandra*, Fasern zu den Trachealknorpeln und zur Seite der Luftwege entsendet, sondern auch zwischen Pharynx und Kehlkopf an der Fortsetzung der Raphe des Sphincter inserirt. Ein Theil der Muskelfasern strahlt auch gegen den Sphincter selbst und die Umgebung des Kehlkopfs aus und verbindet sich mit dem straffen Bindegewebe. Sie heften sich hin und wieder auch an andern Stellen dieser Gegend an, wo sich ihnen Angriffspunkte bieten. So kommen nicht selten Fasern vor, welche die *Inscriptio tendinea* des *M. cephalo-pharyngeus* als Ansatz nehmen. Alle diese Fasern ziehen den Kehlkopf caudalwärts.

Die Innervation der Kehlkopfmuskeln bietet keine Besonderheiten.

### B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

1) *M. genio-hyoideus medialis*. *Triton taeniatus* fehlt ein Rest der *Cartilago triangularis*. Der Ansatz des *M. genio-hyoideus* weist daher anderes auf als bei *Salamandra maculosa*. Seine Fasern heften sich zum Theil an die fibröse Verstärkung des Herzbeutels an, welche von der Umschlagstelle des visceralen in das parietale Blatt am *Truncus arteriosus* sich auf die Arterienbogen seitlich fortsetzt und sie mit einer festen Masse straffen Bindegewebes umgiebt. Ihnen gegenüber entspringen die medialsten Fasern des *M. sterno-hyoideus*. An Stelle des *Os triangulare* liegt also hier eine *Inscriptio tendinea*. Der seitliche Theil des *Genio-hyoideus* vereinigt sich mit einer an der ventralen Seite dieser Bindegewebsmasse entspringenden Portion des *M. rectus hypobranchialis profundus* und verschwindet so in der Tiefe. Diese Fasern des *Genio-hyoideus* sind ohne Unterbrechung bis zu einer *Inscriptio tendinea* des *Rectus profundus* zu verfolgen, welche ungefähr in dem Querschnitt des caudalen Randes des Sternums liegt und gleichzeitig den Vereinigungspunkt der eben erwähnten Abtheilung des *Rectus profundus* mit der an der *Copula* entspringenden bildet.

Der Name „*Genio-hyoideus*“ hat also hier nur Berechtigung wegen der frühern Zustände bei der Larve.

Im Uebrigen besteht völlige Uebereinstimmung mit *Salamandra maculosa*.

2) *M. genio-glossus*. Auch hier ist eine mediale von einer lateralen Abtheilung zu unterscheiden. Diese strahlt neben der Zunge an der sublingualen Falte des Mundhöhlenbodens aus und enthält, wie bei *Salamandra maculosa*, hin und wieder einzelne Fasern, welche sich an der Knorpelplatte des Vorderhorns anheften. Jene sendet ihre

Fasern in die Zunge (Fig. 54 *g.gl.*). Während aber bei *Salamandra maculosa* die mittlern Bündel, welche an die Sehnenmasse (*Apl* Fig. 36) ansetzen, besonders kräftig sind, überwiegen bei *Triton* die seitlichen Theile; die mittlern sind sehr zart und bilden ein zierliches System sich durchkreuzender Fasern (Fig. 54). Eine an der Spitze der Copula befestigte Sehnenmasse fehlt *Triton taeniatus*.

3) *M. interradians*, *basi-radialis* und *hyo-glossus*. Die Differenzirung ist hier bedeutender als bei *Salamandra maculosa*. Während dort die *M. basi-radialis* und *hyo-glossus* noch eng verbunden sind, treten sie hier gesonderter auf, und es hat sich ein neuer Muskel zwischen den Radien entwickelt. Dieser letztere, *M. interradians* (*ir* Fig. 54), läuft an der ventralen Seite der Zunge von der Spitze des Radius der einen zu der der andern Seite.

Unter ihm (von der ventralen Seite gesehen) kommt der *M. basi-radialis* zum Vorschein (Fig. 54 *br*), welcher von der knorpeligen Spitze der Copula entspringt und breit an beiden Seiten des Radius inserirt.

An ihn schliessen sich nach vorn, nach dem Kieferknie zu, an der Copulaspitze entspringende Fasern an, welche, denen des *Genio-glossus* entgegen, in die Zunge ausstrahlen. Sie stellen den vordern Theil des *M. hyo-glossus* dar (*hgl.α* Fig. 54). Der hintere Theil besteht aus fächerförmig angeordneten und sich in der Mitte kreuzenden Fasern, welche gegenüber dem Ansatz des *M. interradians* an der Spitze des Radius entspringen und seitlich und nach hinten in die Zunge ausstrahlen.

Das Ganze bietet ein überaus zierliches Bild dar, welches auf den ersten Blick die höhere Organisation gegenüber *Salamandra maculosa* erkennen lässt.

4) *M. sterno-hyoideus* (*rectus superficialis hypobranchialis posterior*). Er zeigt im Allgemeinen dieselben Beziehungen wie bei *Salamandra maculosa*; doch fehlen die dort unter *α* aufgeführten, von der Spitze der Copula mit dem *Rectus profundus* vereint entspringenden Bündel.

Constant sind daher nur zwei Ursprünge:

*α*) am medialsten Theil der caudalen Kante des *Cornu posterius* hyoidei und von dem angrenzenden Theil der Copula;

*β*) an der *Inscriptio tendinea*, welche an der Stelle des *Os triangulare* bei *Salamandra* liegt.

In allen übrigen Punkten besteht Uebereinstimmung mit *Salamandra maculosa*.

5) *M. abdomino-hyoideus* (*rectus hypobranchialis profundus*). Sein Ursprung ist etwas anders als bei *Salamandra maculosa*. Der

Haupttheil seiner Fasern geht von der Knorpelspange aus, welche den Radius der rechten Seite mit dem der linken verbindet. Ein kleiner Theil entspringt weiter vorn an der Seite der knorpeligen Copulaspitze und zieht durch das von der eben genannten Knorpelspange gebildete Loch nach hinten. Eine centrale, sehnige Masse wie bei *Salamandra* fehlt der Zunge von *Triton taeniatus*.

Im Uebrigen ist der Befund der gleiche, nur dass der Rectus profundus viel kräftiger entwickelt ist als bei *Salamandra maculosa*.

### 3. Facialis, Glossopharyngeus, Vagus und N. hypobranchialis.

#### 1. N. facialis

von *Triton taeniatus* zeigt interessante Abweichungen von dem von *Salamandra maculosa*, welche ihn dem der Larven beider näher bringen.

Die das Nebenganglion des Trigemini bildende Facialiswurzel ist sehr stark. Das Nebenganglion selbst ist lang gestreckt und leicht von dem eigentlichen Hauptganglion des V. zu trennen. Damit hängt es zusammen, dass der R. ophthalmicus superficialis, welcher bei *Salamandra maculosa* bis auf spärliche Reste während der Metamorphose verschwindet, bei *Triton taeniatus* in der Ausdehnung wie bei der Larve Zeit Lebens bestehen bleibt.

Die Anordnung der Wurzeln und des medialen Ganglions entspricht im Uebrigen der bei *Salamandra maculosa*.

Wie nach dem Befund bei der *Triton*-Larve zu erwarten war, tritt der N. palatinus VII auch beim Erwachsenen durch 2 Löcher des Schädels. Der Hauptast nimmt einen Verbindungszweig des Glossopharyngeus dicht an seinem Austritt aus dem Schädel auf, welcher auch Beziehungen zu den die Carotis begleitenden sympathischen Nerven hat. Ausserdem findet sich stets noch ein R. pharyngeus, welcher nach dem Austritt aus dem Facialiscanal vom Stamm abgeht und sich mit Glossopharyngeusästen verbindet. Von diesen Verbindungen ist eine von grösserm Interesse, welche allerdings nicht immer, aber doch häufig nachzuweisen ist. Es ist ein mit dem eben genannten Pharynxast aus dem Facialisstamm am Austritt entspringender kleiner Nerv, welcher in den R. praetrematicus IX übergeht. Er stellt vielleicht einen Rest des sensiblen Schleimhautgebiets des R. posttrematicus VII dar, vielleicht handelt es sich aber auch nur um eine neu erworbene, bedeutungslose Verbindung.

Ein laterales Facialisganglion fehlt dem umgewandelten *Triton taeniatus* auffallender Weise. Man findet an der Stelle, wo ein solches bei der Larve vorhanden war, nur noch vereinzelte Ganglienzellen, wie auch bei *Salamandra maculosa*.

Das Antrum petrosum laterale ist weniger ausgedehnt als bei *Salamandra maculosa* und in Folge des Fehlens einer Verbindung des Quadratknorpels mit dem Operculum einfacher gebaut. Es wird auch hier von Vena und Arteria petrosa lateralis durchzogen. Die Arterie begleitet ein sympathisches Geflecht, welches mit dem Facialisstamm Verbindungen eingeht.

Die peripherische Verbreitung im motorischen Gebiet ist die gleiche wie dort. Das sensible bzw. sensorische Gebiet dagegen unterscheidet sich dadurch von dem des erwachsenen Salamanders, dass auch hier bei *Triton* Aeste Zeit Lebens erhalten bleiben, welche beim Salamander nur während der Larvenperiode gefunden werden. Es sind dies die Nn. cutanei mandibulae lateralis und medialis. Auch die rückläufigen Hautäste des R. jugularis sind zahlreicher und kräftiger. Der Nervus cutaneus mandibulae lateralis macht der Präparation durch seinen Verlauf unter und zwischen den Fasern der Ursprungssehne des M. quadrato-pectoralis einige Schwierigkeiten.

## 2. Nn. glossopharyngeus und vagus.

Auch hier liegt der auffallendste Unterschied in der Erhaltung von bei *Salamandra* nur während der Larvenzeit vorhandenen Hautnerven, den Nn. laterales. Alle drei findet man unverändert beim erwachsenen *Triton* wieder. Das Vagusganglion und seine Wurzeln gewinnen dadurch eine andere Gestalt, und diese erleidet ausserdem durch die lang gezogene Form des Vaguscanals, in dem bisweilen ein Theil des Ganglions verborgen liegt, eine weitere Modification.

Unter den beim Erwachsenen stets leicht nachweisbaren 3 Wurzeln besteht die mittlere aus mehreren Wurzelfäden und hat von der Medulla zur innern Oeffnung des Vaguslochs einen rein transversalen Verlauf. Die vordere Wurzel ist erheblich kräftiger als die beiden andern, die hinterste, ebenfalls bisweilen aus mehreren Wurzelfäden zusammengesetzte hat die geringste Dicke.

Das innere Vagusloch führt zu einer Nische im Knochen des Petrosums, welche namentlich ventralwärts ausgebuchtet ist. Sie entspricht der bei der Larve beschriebenen Form. In dieser Nische liegt der proximale Theil des Ganglions, aus dem der Glossopharyngeus als selbständiger Nerv hervorgeht; er tritt in dem die Nische nach hinten öffnenden Canal seitlich nach aussen. Bisweilen empfängt er noch weiter peripherwärts einen Nervenfaden aus dem vereinigten 1. und 2. Kiemenbogennerven. Es wird dadurch die Möglichkeit nahe

gerückt, dass auch in dem distalen Theil des Ganglions Theile des Glossopharyngeus enthalten sind.

Neben dem Glossopharyngeus durchzieht ein Nerv den nach hinten führenden Vaguscanal, welcher etwas stärker ist als dieser und durch den Gehalt an Ganglienzellen als Fortsetzung des proximalen Ganglions erscheint. Er geht in den distalen Theil des Vagusganglions über, aus dem die andern Aeste sämmtlich hervorgehen. Die Commissur zwischen dem proximalen und distalen Theil ist durch die Verlängerung und Veränderung des distalen Ausganges der Nische entstanden, in welcher bei der Larve das Ganglion noch in unverzerrter Form Platz hatte. Das Ganglion wird so mit fortschreitender Verknöcherung eingeschnürt. Der grössere Theil desselben, der hauptsächlich dem Vagus angehört, wird aus der Nische hinausgedrängt, bleibt aber durch die lang ausgezogene Commissur mit dem proximalen Theil des Ganglions, welcher dem Glossopharyngeus zuzurechnen ist, verbunden.

In andern Fällen findet man das ganze Ganglion ausserhalb des Knochens wie bei *Salamandra*. Auch bei *Triton* durchziehen den Canal eine kleine Arterie und die ziemlich grosse Vena jugularis interna, letztere dorsal vom Ganglion.

Im Uebrigen ist die Uebereinstimmung mit der Larve eine fast vollständige, wenn man von den durch den Schwund der Kiemen-spalten bedingten Veränderungen absieht.

Ausser dem Glossopharyngeus gehen aus dem Ganglion 5 oder 6 Nervenstämme hervor: 1) die vereinigten Nerven des 2. und 3. Kiemenbogens; 2) der Truncus intestino-accessorius; 3) der obere und 4) der mittlere Seitennerv; 5) die Nn. cutanei occipitales, meist zu einem Stamm vereinigt. Der 4. Kiemenbognennerv, welcher den aus dem Lev. arc. branch. 4 hervorgehenden Theil des M. cephalo-pharyngeus versorgt, hat seine bei der Larve vorhandene Selbständigkeit abgegeben und sich dem Truncus intestino-accessorius angegliedert.

Im peripheren Gebiet des Glossopharyngeus ist die schon oben aufgeführte Verbindung eines R. pharyngeus mit dem N. palatinus VII und der Zuwachs zu erwähnen, welchen der R. praetrematicus IX durch einen Schleimhautast des VII. erhält. Das sensible Gebiet des Glossopharyngeus reicht am Parasphenoid weiter nach vorn als beim Salamander, bis zwischen die Zahnleisten der Vomero-palatina.

Wie die andern Nerven der Larve, welche knospenförmige Hautsinnesorgane versorgen, so bleibt auch der N. cutaneus retrocurrens IX beim erwachsenen *Triton taeniatus* erhalten. Er durchzieht als ein überaus feiner, vielfach gewundener Faden das lose Bindegewebe

ventral vom *M. ceratohyoideus* und gelangt nahe der Raphe, und zwar zwischen *M. inter ossa quadrata* und *M. quadrato-pectoralis* oder zwischen den hintersten Fasern des erstern, unter die Haut. Auch hier durchsetzt er nicht wie bei der Salamanderlarve den *M. ceratohyoideus internus*, sondern hält sich an der lateralen und ventralen Seite desselben, wie bei der *Triton*-Larve. Neben ihm verlaufen die ebenfalls geschlängelten feinen *Rr. musculares* aus dem 2. Kiemenbogennerven und *R. recurrens intestinalis* X. Es sind stets 2 von ihnen vorhanden.

Der 2. und 3. Kiemenbogennerv unterscheidet sich nicht von denen des Salamanders.

Die *Nn. laterales* stimmen mit denen der Larve im Wesentlichen überein, nur der dorsale verhält sich in so fern etwas anders als der der Larve, als er im Anfang seines Verlaufs zwischen den äussersten Fasern der epaxonalen Längsmusculatur eingebettet ist und unter dem dorsalen knorpligen Theil der Scapula verborgen liegt. Der von der Dorsalfascie entspringende Theil des *M. trapezius* liegt natürlich ebenfalls lateral von dem Nerven. Er sowie der mittlere Seitennerv bleiben medial vom *M. levator scapulae*.

An der ventralen Seite des Ganglions treten mehrere feine, sympathische Aeste aus, welche die *Art. vertebralis collateralis* begleiten und sich mit solchen des 1. Spinalnerven und Verbindungen des Vagus mit diesem verflechten.

### 3. N. hypobranchialis.

Nur in wenigen Kleinigkeiten ist der Befund bei *Triton taeniatus* ein anderer als bei *Salamandra maculosa*.

A. Der 1. Spinalnerv stimmt mit dem von *Salamandra maculosa* überein. Indessen fand ich beim erwachsenen *Triton* niemals Reste eines 1. Spinalganglions.

B. Die Verbindungen zwischen Vagus und 1. Spinalganglion finden sich bei *Triton taeniatus* ebenfalls. An der Unterseite des Vagusganglions oder medial von demselben von den vereinigten Wurzeln entspringen 1 oder 2 feine Nerven, welche unter Abgabe mehrerer sympathischer Aeste caudalwärts zu dem 1. Spinalnerven verlaufen, in dessen periphere Bahn sie eintreten. Die Fasern gesellen sich, wie bei *Salamandra*, nicht allein den ventralen, sondern bisweilen auch den dorsalen Aesten zu. Neben ihnen liegt die aus dem Foramen n. X austretende *Vena jugularis interna* und eine kleine, neben dem X. in den Schädel eintretende Arterie.

Ein besonderes Knochenanälchen für diese Nerven wurde bei

*Triton taeniatus* nicht gefunden. Es wurden aber auch nur wenige (6) Exemplare darauf hin untersucht.

C. Die Grösse des 2. Spinalganglions ist noch mehr dem Wechsel unterworfen als bei *Salamandra maculosa*, und es ist bisweilen so klein, dass es nur mit starken Linsen (Planctonsucher) unter dem Präparirmikroskop aufzufinden ist. Es liegt dem 2. Wirbel an. Die dorsale Wurzel wird von diesem durch nach vorn fortschreitende Verknöcherung umschlossen, so dass sie beim Erwachsenen stets durch ein ventral vom vordern Gelenkfortsatz des 2. Wirbels liegendes Loch austritt.

Die peripherische Verbreitung stimmt mit der beim Landsalamander ganz überein.

#### Anlage IV.

### Skelet, Muskeln und Nerven des Zungenbein-Kiemenbogenapparats von *Proteus anguinus*.

Mir stand ein 14 cm langes, in Alkohol conservirtes Exemplar zur Verfügung, das ich der Güte des Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. M. FÜRBRINGER verdanke.

#### 1. Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfskelet.

Es besteht aus der in zwei Theile zerfallenen Copula (eigentlicher Copula und Copulastiel), dem Hyoidbogen, 3 Kiemenbogen und der Cartilago lateralis, auf welche noch eine variable Zahl von Trachealknorpeln folgt.

Den Hyoidbogen bildet nur ein Skeletstück, das Ceratohyale, welches aus einer knöchernen, gebogenen, in der Mitte schmalen, nach beiden Enden verbreiterten Diaphyse und 2 dicken, knorpeligen Epiphysen besteht. Die vordere trägt eine kleine, flache Gelenkfläche, welche auf eine gleiche der Copula passt, und ist im Uebrigen von straffem Bindegewebe überzogen, welches sie und das vordere Ende der Copula völlig einhüllt und mit der aus einem festen Bindegewebspolster bestehenden Grundsubstanz der Zunge eine Masse bildet.

Die hintere Epiphyse ist zu einer knorpeligen Trochlea geformt, welche von einer glatten Bandmasse überzogen wird. Diese Bandmasse setzt sich in das Ligamentum hyo-mandibulare fort. Ueber der so gebildeten Trochlea gleitet die Sehne des M. cephalo-cerato-mandibularis bei der Senkung des Unterkiefers hin und zurück.

Ein Hypohyale scheint zu fehlen. Wahrscheinlich ist es, wie bei *Triton*, zu Grunde gegangen.

Nur der 1. Kiemenbogen ist vollständig und besteht aus einem mächtigen Hypobranchiale, in dem der Schwerpunkt des ganzen Hyoid-Kiemenbogenskelets ruht, und einem ebenfalls kräftigen und langen Ceratobranchiale. Beide haben eine knöcherne, in der Mitte sanduhrförmig verjüngte Diaphyse und 2 breite, knorplige Epiphysen.

Die vordere Epiphyse des Hypobranchiale 1 trägt zwei Verbindungsflächen, eine für die eine Hälfte des verbreiterten caudalen Endes der Copula, die andere für die entsprechende Stelle des Hypobranchiale der andern Seite. Die Verbindungen bilden so die Form eines Y, dessen oberer Winkel von der Copula, dessen seitliche Winkel von den Hypobranchialia der beiden Seiten ausgefüllt werden. Gelenkhöhlen finden sich in den Verbindungen nicht.

An der lateralen Seite findet sich eine etwas dorsal gekehrte Abflachung, welche sich auch auf das Ceratobranchiale 1 fortsetzt. Ihr liegt ein festes Stosspolster aus Bindegewebe auf, welches Stösse an dem Ceratohyale abfängt.

Die hintere Epiphyse ist durch Syndesmose mit der vordern des Ceratobranchiale 1 verbunden, dessen Form im Allgemeinen mit der der Ceratobranchialia der Salamanderlarve übereinstimmt. Ein wesentlicher Unterschied liegt aber darin, dass der mittlere Theil von einer knöchernen, gebogenen Diaphyse gebildet wird. Auch fehlt ein ventraler Muskelfortsatz. Der breite Muskelfortsatz, an welchem der *M. ceratohyoideus externus* entspringt, zieht sich auch hier in einen langen Knorpelzipfel aus, welcher die von aussen, aus dem 1. Kiemenbüschel, nach innen tretende 1. Kiemenvene überwölbt und sich mit einem sehr kurzen Fortsatz des Ceratobranchiale 2 durch Syndesmose verbindet.

Am 2. Kiemenbogen ist das Hypobranchiale bereits rudimentär. Es hat seine Verbindung mit der Copula verloren. Der kleine, der medialen Seite des Vorderendes des Ceratobranchiale 1 durch Bindegewebe breit angeheftete Kolben besteht aus einer zierlichen, nach vorn frei in der noch zu beschreibenden Membrana interbranchialis endenden Knochenspange, welche nach hinten zunimmt und einen dicken Knorpelkopf trägt.

Dieser bildet wieder den Stützpunkt für das knorplige Köpfchen des Ceratobranchiale 2, welches sich von dem der Salamanderlarve nur durch seine beträchtlichere Grösse unterscheidet und dadurch, dass auch hier der mittlere Theil durch eine knöcherne Diaphyse gebildet

wird. Ein ventraler Muskelfortsatz fehlt. Die Grösse der Mm. subceratobranchiales ist relativ zu gering, um einen solchen an den knöchernen Diaphysen zum Vorschein zu bringen.

Das dorsale Ende ist ebenfalls knorplig und trägt 2 kurze Knorpelfortsätze, von denen der eine sich mit dem Zipfel des Ceratobranchiale 1 verbindet, der andere die 2. offene Kiemenspalte und die über ihrem obern Winkel verlaufende 2. Kiemenvene überbrückt.

Das Ceratobranchiale 3 endlich unterscheidet sich ausser durch die für das Kiemenbogenskelet von *Proteus* allgemein charakteristischen Zeichen, knöcherne Diaphyse, knorplige Epiphysen, die schlankere Form und beträchtlichere Grösse, nicht von dem Ceratobranchiale 4 der Salamander- und *Triton*-Larven.

Die Copula ist in zwei Theile zerfallen, ein vorderes Stück, die eigentliche Copula im engern Sinne, und den Copulastiel. Beide bestehen, wie fast alle andern Theile des Hyoid-Kiemenbogenskelets, aus einer knöchernen Diaphyse und 2 knorpligen Epiphysen.

Das vordere Stück, die eigentliche Copula, hat an der vordern kleinen Epiphyse eine Gelenkfläche für das Ceratohyale. Die knöcherne Diaphyse ist vorn und in der Mitte sehr schmal und verbreitert sich nach hinten, wo sie in die dicke, knorplige Epiphyse übergeht. Diese trägt an ihrer Hinterfläche die beiden in stumpfem, fast gestrecktem Winkel gegen einander geneigten Verbindungsflächen mit den Epiphysen der Hypobranchialia 1.

Der Copulastiel hat seine Verbindung mit dem vordern Stück der Copula verloren. Er ist durch Bindegewebe mit beiden Hypobranchialia 1 verbunden und stellt ein schlankes Stäbchen dar, welches am hintern Ende eine geringe kolbige Verdickung zeigt. Seinen Halt empfängt er durch die Membrana intermuscularis des M. rectus profundus.

Der Bänderapparat ist vielgestaltiger und kräftiger ausgebildet als bei *Salamandra* und *Triton*.

Das Ceratohyale ist durch eine sehr kräftige, von der medialen und Hinterseite der Trochlea ausgehende Bandmasse (Ligamentum hypo-petrosum) an einem Tuberculum des Petrosum dicht vor (oral) der Fenestra ovalis und ventral vom Facialiscanal so befestigt, dass eine Verschiebung des Hinterendes nur in sehr geringer Ausdehnung möglich ist. Die Bewegungen des Ceratohyale können daher im Wesentlichen nur in Drehungen um seine Axe und Beugung am Petrosum bestehen.

Diese Bandmasse geht nach vorn in den straff-fasrigen, glatten

Ueberzug der knorpligen Trochlea über, und dieser setzt sich an der Vorderseite des Ceratohyale in das Ligamentum hyo-mandibulare, ein breites, sehr kräftiges Band, fort, welches am hintern Vorsprung des Unterkiefers neben der Sehne des M. cephalo-cerato-mandibularis inserirt.

Zwischen diesen beiden Bändern, dem Ligamentum hyo-petrosum und hyo-mandibulare, wird das Hinterende des Ceratohyale bei geschlossenem Kiefer an seinem Platze vollkommen festgehalten. Bei geöffnetem Kiefer erschläft das Lig. hyo-mandibulare etwas und lässt daher eine geringe Verschiebung nach caudalwärts in den durch das kurze Ligamentum hyo-petrosum gesteckten Grenzen zu.

Medial vom Lig. hyo-mandibulare entspringt ziemlich schmal von der knorpligen Diaphyse ein drittes Band, das sich nach vorn zu einer Aponeurose verbreitert, welche sich an der ganzen hintern Kante des Quadratum anheftet. Es ist das Lig. hyo-quadratum.

Ein viertes Band bildet die Fortsetzung der Ansatzpunkte des M. interhyoideus vom Ceratohyale nach vorn. Es schlägt sich um das Lig. hyo-mandibulare lateral herum und geht in das seitliche Periost des Unterkiefers über. Es setzt sich nach vorn in eine straffe Membran fort, welche lateral an der Innenseite des Unterkiefers, medial an der äussern Kante des Ceratohyale ansetzt und nach oral über dem M. intermandibularis posterior verschwindet.

Ueber den dorsalen Enden der 3 Ceratobranchialia läuft ein Band hin, das vorn mit dem Ursprung des Ceratomandibularis und Ceratohyaleus externus als Verstärkung des Perichondriums der dorsalen Epiphyse des Ceratobranchiale 1 in Verbindung steht, nach hinten in ein Band, Ligamentum branchio-pectorale, übergeht, dessen Hauptstrang sich mit einer Inscriptio tendinea<sup>1)</sup> des M. rectus profundus verbindet. Eine kleinere Abzweigung heftet sich an das Ende der 2. Rippe. Dieses Ligament steht mit der Inscriptio tendinea zwischen dem hintern Theil des M. interbranchialis 3 und des M. lev. arc. branch. 3 in Verbindung, aber nicht allein mit dem hintersten Ende dieser Inscriptio, sondern mit der ganzen Breite derselben.

An seinem Ursprung ist es getheilt. Der Hauptstrang geht von der Spitze des Ceratobranchiale 3, ein weniger starker Faserzug von der Spitze des Ceratobranchiale 2 aus; beide treffen am hintern Ende der Inscriptio tendinea zusammen und sind unter sich wie mit der

1) Leider habe ich versäumt, festzustellen, die wievielte es war. Wahrscheinlich ist es die dritte, welche oral von der bei *Salamandra* mit dem Sternalknorpel verbundenen liegt.

letztern durch straffes Bindegewebe verbunden. Das Band kreuzt aussen den R. *recurrens intestinalis* X und den N. *hypobranchialis*; es heftet sich zwischen 1. und 2. Spinalnerven an die *Inscriptio tendinea* des Rectus. Neben ihm läuft eine Vene, die V. *suprabranchialis*, welche an der Stelle, wo das Ligament sich mit der *Inscriptio tendinea* des Rectus verbindet, die Vena *cephalica* aufnimmt und zwischen 1. und 2. Spinalnerven nach innen tritt.

In dem vom Ceratobranchiale 3, dem Köpfchen des Ceratobranchiale 2, dem Hypobranchiale 2 und dem Hypobranchiale 1 eingeschlossenen Winkel ist eine straffe Membran, *Membrana interbranchialis*, ausgespannt, welche der Pharynxschleimhaut von der dorsalen Seite her aufliegt. Das vordere Ende des Hypobranchiale 2 ist in ihr eingeschlossen. Auf der ventralen Seite, caudal vom Copulastiel, liegt ihr fest verbunden der *Truncus arteriosus* auf.

Hinter demselben folgt in einiger Entfernung in der Mittellinie ein kurzer Schlitz, durch den der *Aditus laryngis* führt. In der Ruhelage und bei der normalen Spannung dieser Membran ist der Schlitz geschlossen.

Zwischen *Truncus arteriosus*, Copulastiel und der Mittellinie der *Membrana* erhebt sich senkrecht ein dünnes Sehnenblatt, welches die von dem Hypobranchiale 1 und der *Membrana interbranchialis* entspringenden Theile des Rectus profundus scheidet und zum Theil auch den Fasern desselben Ursprungspunkte bietet, *Membrana intermuscularis recti profundi*.

Die Kehlkopfknorpel haben eine von denen der Salamander- und *Triton*-Larven sehr erheblich abweichende Form. Sie bestehen bei dem von mir untersuchten Exemplar beiderseits aus einem langen Knorpelstab, welcher mit einer zarten Spitze an der Seite des Kehlkopfeingangs beginnt und hier mit der *Membrana interbranchialis* fest verwachsen ist. Nach caudalwärts verbreitert der Knorpelstab sich allmählich und trägt in seiner Mitte einen knorpeligen Haken mit breiter Basis, welcher lateral gerichtet und nach caudal offen ist. An die Spitze des Hakens schliesst sich ein Band an, welches sich mit dem Hinterende der *Cartilago lateralis* verbindet. Es bildet eine *Inscriptio tendinea* zwischen hier ansetzenden Theilen der *Mm. dorso-laryngeus* und *interbranchialis* 3 einerseits und dem *M. laryngeus dorsalis* und *ventralis* andererseits.

Bei grössern Exemplaren scheint auch dieses Band aus Knorpel zu

bestehen<sup>1)</sup>. An die Cartilago lateralis schliessen sich eine grössere Zahl von Trachealknorpeln an, deren Form für den vorliegenden Zweck von keiner weitem Bedeutung ist.

## 2. Muskeln des Zungenbein-Kiemenbogenapparats und des Kehlkopfs.

### A. Die vom VII., IX. und X. innervirten Zungenbein- und Kiemenbogenmuskeln.

#### a) Die Facialismusculatur.

Der Zusammenhang der an der dorsalen und ventralen Seite befindlichen Muskeln ist ein so enger, dass im Facialisgebiet die Scheidung in zwei Gruppen nicht durchführbar ist.

Das den Mm. cephalo-dorso-mandibularis, cerato-mandibularis und ceratohyoideus externus der Larven von *Salamandra* und *Triton* entsprechende Muskelgebiet zerfällt bei *Proteus* in nur zwei unvollständig geschiedene Abschnitte: den M. cephalo-cerato-mandibularis und den M. ceratohyoideus externus.

1) M. cephalo-cerato-mandibularis. Er entspringt:

α) vom lateralen Rande des Squamosums und der Seitenfläche des Petrosums bis zur Nische des Glossopharyngeus-Vagusganglions. Die vom Squamosum entspringende oberflächliche Schicht hat einen schrägen, mehr transversalen Verlauf und heftet ihre Fasern zum grössten Theil an dem Hinterende des Unterkiefers selbst, nur zum kleinern an der langen, an der ventralsten und caudalsten Spitze des Unterkiefers ansetzenden kräftigen Sehne an. Die tiefern, von der Seite des Petrosums dorsal und caudal von der Fenestra ovalis entspringenden Fasern gehen allmählich in eine fast rein von caudal nach oral zeigende Richtung über. Sie benutzen ausschliesslich die Sehne zum Angriffspunkt.

β) Die gleiche Richtung schlagen die wenigen Bündel ein, welche von der oralen Seite des Dorsalendes des Ceratobranchiale 1, zum Theil von den Ursprüngen des M. ceratohyoideus externus gedeckt, ausgehen. Der N. glossopharyngeus durchzieht die Bündel nahe ihrem Ursprunge. Sie sind von letztem genannten Muskel durch eine Furche geschieden, in welcher der R. jugularis VII+IX zum Vorschein kommt. Dieser durchsetzt nach Aufnahme des R. communicans IX cum VII den M. cephalo-cerato-mandibularis quer und giebt ihm mehrere

1) Vgl. H. H. WILDER, The Amphibian larynx.

kräftige Aeste ab, von denen bei einigen die Betheiligung der Glosso-pharyngeus - Anastomose an ihrer Zusammensetzung sicher auszu-schliessen war.

Von der Rückenfaszie entspringende Bündel fehlen bei *Proteus*.

Die Sehne ist auffallend kräftig, breit und lang. Sie verläuft parallel dem Lig. hyo-mandibulare, lateral neben demselben, reicht aber weiter nach caudalwärts über die hier vom Hinterende des Cerato-hyale gebildete breite Trochlea hinaus. Zwischen der Sehne einerseits und der Trochlea mit dem Lig. hyo-mandibulare andererseits ist eine Gelenkspalte, welche von einer zarten Kapsel abgeschlossen wird. Diese Kapsel hat an ihrem dorsalen Ende eine bandartige Verstärkung, welche von dem hintersten Ende der Sehne zu dem die Trochlea an dem Petrosum fest kittenden straffen Bindegewebe verläuft.

Für das Verständniss der Wirkung des Muskels ist die Form des Hinterendes des Unterkiefers und die Lage des Gelenks von Bedeutung. Der Unterkiefer verbreitert sich nach hinten zu in dorso-ventraler Richtung erheblich. Der Muskelfortsatz endet nur wenig caudal von dem Querschnitt, welcher durch die Axe des Gelenks führt. Er liegt aber etwa ebenso viel ventral von derselben wie bei andern Amphibien caudal davon. Während wir es also dort mit einem gestreckten Hebel zu thun haben, bildet der Unterkiefer von *Proteus* einen Winkelhebel mit ventral gerichtetem, kurzem Hebelarm. Der nach caudalwärts ziehende Muskel entspricht diesen anatomischen Verhältnissen am Knochen.

Je weiter der Kiefer geöffnet ist, um so wirksamer werden erst die schräg gerichteten oberflächlichen Theile des Muskels mit ihrer Verkürzung sein.

Die freie Beweglichkeit der Sehne ist durch die Gelenkspalte und die Trochlea am Ceratohyale gewährleistet. Es bleibt fraglich, ob mit der Oeffnung des Kiefers auch eine Rückwärtsbewegung des Quadratum am Petrosum stattfindet.

2) *M. ceratohyoideus externus*. Der vom Ceratobranchiale 1 entspringende Theil der Facialismusculatur zeigt eine fast vollständige Uebereinstimmung mit dem der Larven von *Salamandra* und *Triton*. Er ist ausserordentlich stark entwickelt, wohl der kräftigste Muskel des Thieres.

Nahe am Ursprung durchzieht den Muskel der N. glossopharyngeus, ohne ihm versorgende Fasern abzugeben.

Der Ansatz unterscheidet sich von dem bei Salamander- und *Triton*-Larven nur in so fern, als er ventral mehr auf die vordere und ventrale

Kante des Ceratohyale beschränkt bleibt und hier sehnig wird. Auf die vordere knorpelige Epiphyse des Ceratohyale geht eine kräftige, breite Sehne über, die Fortsetzung der vordersten Bündel des Muskels. Auch dieser Muskel wird vom R. jugularis VII+IX versorgt, der ihm mehrere sehr kräftige Aeste sendet.

Wohl geschieden von den beiden bisher beschriebenen, eng zusammengehörigen Muskeln sind die Mm. interhyoideus und interbranchialis 1.

3) *M. interhyoideus*, bei *Proteus* eine schwache Muskelschicht, welche, ganz wie bei *Salamandra*- und *Triton*-Larven, von der Seite des obren Endes des Ceratohyale entspringt, allerdings etwas weiter dorsalwärts hinaufreicht. Die Ursprünge setzen sich auf einen Sehnenstreifen fort, welcher am Ceratohyale nach vorn verläuft und mit dem sehnigen Ansatz des *M. ceratohyaleus externus* an der vordern Kante desselben verwachsen ist. Andererseits schlägt er sich um das Lig. hyo-mandibulare herum und setzt sich breit nach vorn auf den Unterkiefer fort (v. o.).

Die Faserrichtung des Muskels ist eine fast rein transversale, nur die vordersten Bündel sind ein wenig schräg nach vorn gerichtet und schieben sich so etwas unter die des *M. intermandibularis* (posterior), mit dessen ihnen gegenüber an der Raphe ansetzenden, entgegen gerichteten Fasern sie zusammenwirken.

Die Raphe zwischen den Fasern des Interhyoideus ist hier un- deutlich. Bei dem meiner Untersuchung zu Grunde liegendem Exemplar geht sie im hintern Theil des *M. intermandibularis* in eine auch noch zwischen den vordersten Fasern des Interhyoideus beiderseits zu erkennende, zackige Linie über, welche weiter nach hinten verschwindet und erst im Gebiet des *M. interbranchialis* 1 wieder auftaucht.

Innervirt vom R. jugularis VII+IX.

Die Function unterscheidet sich in so fern von der der Larven von *Salamandra* und *Triton*, als ein Vorwärtsziehen des Hinterendes der Faserrichtung nach nicht in Frage kommt und durch die feste Anheftung desselben am Petrosum auch nicht möglich ist. Der Muskel ist ein reiner Zusammenschnürer der Pharynxgegend.

4) *M. interbranchialis* 1 stellt ein fast doppelt so breites Band dar wie der vorhergehende. Seine Fasern schliessen sich un- mittelbar an. Sie entspringen:

α) von der Fascie des *M. ceratohyaleus externus* in einer nach dorsal etwas convexen Linie von der Spitze des Ceratohyale nach dem dorsalen Muskelfortsatz des Ceratobranchiale 1 und

β) von dem dorsalen Muskelfortsatz des Ceratobranchiale 1 selbst.

Es ist dies nur der kleinste Theil des Muskels. Die Fasern setzen nach fast parallelem Verlauf an der Raphe an. Die Fascie des Ceratohyoideus externus setzt sich dorsalwärts auf den Cephalo-ceratomandibularis fort und gewinnt so Ansatzpunkte am Squamosum und der Rückenfaszie. Von dem der Larven des Salamanders und des Molches unterscheidet sich der Muskel mithin nur durch das umgekehrte Verhältniss der Grösse seiner beiden Theile. Bei jenen entspringt der Haupttheil des Muskels vom Ceratobranchiale 1.

Eine Kiemendeckelfalte wie bei den Larven der Salamander und Tritonen und bei *Siredon* fehlt *Proteus*. Der Muskel liegt unmittelbar dem System des Rectus auf.

Innervirt durch den R. jugularis VII+IX.

#### b) Die Levatores arcuum branchialium.

Alle 3 Bogen besitzen einen sogenannten Levator.

Der des 1. Kiemenbogens entspringt am Petrosium, etwas überdeckt von der epaxonischen Rumpfmusculatur, und setzt an der Vorderseite des Ceratobranchiale 1, medial von den Ursprüngen des Ceratohyoideus externus an.

Der Levator arc. branch. 2 entspringt von der dorsalen Raphe, die er mit dem der andern Seite bildet. Die Fasern bilden einen nach vorn geschlossenen spitzen Winkel. Der Ansatz am Ceratobranchiale 2 bietet nichts Besonderes.

Auf ihn folgt vor dem M. dorso-laryngeus ein breites, zusammenhängendes Muskelblatt, welches, fächerförmig divergirend, an der dorsalen Raphe entspringt. Es setzt zum Theil an der medialen Seite des Ceratobranchiale 3, zum Theil im Anschluss daran an einer Inscriptio tendinea an, welche vom dorsalen Theil des Ceratobranchiale 3 sich caudalwärts fortsetzt.

Der M. lev. arc. branch. 1 erhält seinen Nerven aus dem Glossopharyngeus, der zweite aus dem 2. Kiemenbogensnerven.

Der Lev. arc. branch. 3 wird in seinen vordern Theilen vom 3. Kiemenbogensnerven innervirt und bezieht ausserdem mehrere feine Aeste aus dem Truncus intestino-accessorius.

Hinter den Mm. levatores arcuum branchialium 1—3 folgt in der Reihe wie bei den Larven von *Triton* und *Salamandra* auf den Lev. arc. branch. 4 der M. dorso-laryngeus. Er ist bei *Proteus* ein wesentlich breiteres Band als dort, und schon der Ursprung von der Dorsalfaszie schiebt sich etwas unter den des breiten M. levator 3. Weiter ventralwärts verschwindet er unter dem an die Inscriptio tendinea an-

schliessenden Ligamentum branchio-pectorale und dem an demselben entspringenden Theil des M. interbranchialis 3 (hyo-pharyngeus). Sein Ansatz unterscheidet sich sehr wesentlich von dem bei den Larven von *Salamandra* und *Triton*; er ist breit und erstreckt sich gemeinsam mit dem der von der Inscriptio tendinea entspringenden Abtheilung des M. interbranchialis 3 ohne Vermittlung einer Sehne über die Cartilago lateralis, mit Ausnahme der oralen Spitze, und setzt sich auch auf den vordersten der Trachealknorpel fort.

Innervation aus Aesten des Truncus intestino-accessorius.

c) Die ventrale Gruppe des Glossopharyngeus-Vagusgebiets.

1) M. ceratohyoideus internus. Der Muskel ist verhältnissmässig sehr klein und macht einen rudimentären Eindruck. Er entspringt mit einer langen, ihm gleich breiten, dünnen Sehne von der ventralen Seite des Köpfcchens des Ceratobranchiale 1 und geht erst viel weiter medial unter dem Hypobranchiale 1 in einen langen, zarten, spindelförmigen Muskelbauch über. Er setzt an dem Köpfcchen des Ceratohyale an, an der medialen Seite, und bildet hier ebenfalls eine lange Sehne.

Er wird vom N. glossopharyngeus versorgt. Ob sich auch der 2. Kiemenbogennerv und der R. recurrens intestinalis X an seiner Innervation betheiligen, konnte nicht ganz sicher ausgeschlossen werden. Es ist wohl möglich, dass der R. posttrematicus IX Elemente jener Nerven aufnimmt, kurz bevor er den Muskel erreicht.

2) M. cerato-hypobranchiales. Dieser Muskel ist bei *Proteus* nur in der Einzahl vorhanden und noch mehr rudimentär als der M. ceratohyoideus internus. Er ist ein winziges Faserbündel, welches sehr leicht übersehen werden kann. Es geht, ebenfalls mit langer, flacher Sehne, von dem Muskelvorsprung des Ceratobranchiale 2 aus, an welchem der M. subceratobranchialis 2 ansetzt. Der Ursprung wird, wie bei den Salamander- und *Triton*-Larven (von der ventralen Seite gesehen), vom M. subceratobranchialis 1 gedeckt. Der Muskel zieht neben dem Hypobranchiale 1 medial- und oralwärts und endigt an der Fascie des M. rectus profundus. Seine Verkürzung kann hier kaum eine andere Bedeutung haben, als dieselbe zu spannen. Zur Wirkung auf die Skelettheile ist er zu winzig.

Seinen Nerven empfängt er aus dem 2. Kiemenbogennerven, nachdem wahrscheinlich in denselben Bestandtheile des R. recurrens intestinalis X übergegangen sind.

3) *M. subceratobranchiales* 1 und 2, breite, kurze Muskelbänder, von denen das eine vom Ceratobranchiale 1, das andere vom Ceratobranchiale 2 entspringt. Beide setzen neben einander, das 2. lateral, an dem Ceratobranchiale 3 an.

Innervirt vom *R. recurrens intestinalis* X. Vielleicht betheiligte sich an der Versorgung des *M. subceratobranchialis* 1 auch der *Glossopharyngeus* und der 2. Kiemenbogennerv.

Die Function ist, wie bei den Salamandrinenlarven, eine Verengung der Kiemenspalten.

4) *M. interbranchialis* 3. Er zerfällt in drei Abtheilungen:

α) Die vorderste entspringt von den medialsten Theilen des Hinterrandes des Ceratobranchiale 3. Sie verläuft als ein ziemlich kräftiges Muskelband nach vorn und setzt an dem rudimentären Hypobranchiale 2 an.

β) Die mittlere Abtheilung geht im Anschluss daran von dem Hinterrande des Ceratobranchiale 3 und von der *Inscriptio tendinea* hinter demselben aus. Sie verläuft, etwas fächerförmig divergirend, medianwärts. Ein Theil der vordern Bündel erreicht die Mittellinie nicht, sondern endet seitlich von derselben an der *Membrana interbranchialis*, die andern setzen an der Raphe an. Diese Abtheilung ist in viele einzelne Bündel durch solche des *Rectus profundus* getrennt, welche von caudal her sie kreuzen und zwischen ihnen sich an die *Membrana interbranchialis* ansetzen.

γ) Die dritte Abtheilung entspringt von der *Inscriptio tendinea* und dem mit ihr verwachsenen *Lig. branchio-pectorale* und ist sehr dick und breit. Von der zweiten (β) trennt sie ein Spalt, durch welchen eine starke Abtheilung des *Rectus profundus* zur *Membrana interbranchialis* tritt. Sie wird nicht von Bündeln des *M. rectus* durchsetzt.

Sie geht zur ventralen Mittellinie, dem Seitenrande der *Cartilago lateralis* und des folgenden *Trachealknorpels* und deckt von der ventralen Seite her den *M. dorso-laryngeus* und die Kehlkopfmuskeln.

Innervirt wird der Muskel vom *N. recurrens intestinalis* X.

5) Die Kehlkopfmuskeln zeigen von denen der Salamandrinenlarven weit abweichende Form, welche bei der eigenthümlichen Gestalt der Knorpel nicht Wunder nehmen kann.

a) Der *M. laryngeus dorsalis* wird sichtbar, wenn man von der Rachenhöhle aus die Schleimhaut und die *Membrana interbranchialis* abpräparirt. Er bildet eine dünne Schicht und entspringt von der Dorsalseite der äussern Spange der *Cartilago lateralis* und dem dasselbe fortsetzenden Band, welches die freie Spitze der Spange mit

dem hintern Theil der Cartilago lateralis verbindet. Dies Ligament liegt so als Inscriptio tendinea zwischen dem M. laryngeus ventralis und dorsalis einerseits und den von lateral her an *es* ansetzenden Mm. dorso-laryngeus und interbranchialis 3 andererseits. Ist auch das Ligament knorplig, so bildet der knorplige Bogen in seiner ganzen Länge den Ursprung des Muskels <sup>1)</sup>. Er setzt an der dorsalen Mittellinie zwischen Kehlkopf und Pharynxwand an. Die Fasern treffen sich in einem fast rechten, nach caudal offenen Winkel. Einige wenige entspringen, ventral von dieser Schicht, von dem lateralen Rande der medialen Spange und legen sich den andern an.

b) M. laryngeus ventralis hat einen mehr transversalen, nur wenig nach der Mittellinie divergirenden Faserverlauf. Er entspringt von der ventralen Seite der lateralen Spange und dem an dieselbe anschliessenden Ligament und setzt an der ventralen Mittellinie an. Er ist schwächer entwickelt als der M. laryngeus dorsalis.

Ausser diesen beiden Muskeln finden sich bei dem von mir untersuchten Exemplar einige einen gestreckten Bogen bildende Fasern, welche nur an der einen Seite vorhanden sind. Sie gehen von der dorsalen Mittellinie caudal von dem hintern Ansatz der lateralen Spange der Cartilago lateralis, beziehungsweise dem des Ligaments aus, ziehen im Bogen zur ventralen Seite und erreichen die Raphe zwischen den oralsten Fasern des M. laryngeus ventralis.

Verlauf und Anordnung zeigen eine gewisse Uebereinstimmung mit dem M. sphincter aditus laryngis. Möglicher Weise stellen die Fasern das Rudiment eines solchen dar.

Innervation durch den R. laryngeus des R. recurrens intestinalis X.

Diese anatomischen Verhältnisse sind von GÖPPERT <sup>2)</sup> und WILDER <sup>3)</sup> richtig beschrieben worden.

Von Bedeutung für den Vergleich ist besonders die Lage des Kehlkopfeingangs. Während bei den Salamander- und *Triton*-Larven jener von den Mm. laryngei dorsales (caudales) und ventrales (orales) umrahmt wurde, liegt er hier bei *Proteus* viel weiter nach vorn, dem unmittelbaren Einfluss dieser Muskeln entrückt, deren Wirkung in erster Linie auf das Lumen des Kehlkopfs an der Grenze nach den Luftsäcken hin zur Geltung kommt.

Sie besteht in einer Zusammenschnürung und Verengung des

1) WILDER, l. c., hat diesen zweiten Fall abgebildet.

2) Die Kehlkopfmusculatur der Amphibien, in: Morph. Jahrb., V. 22 u. 26.

3) The Amphibian larynx, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat. 1896.

Kehlkopflumens durch den auf die Cartilagines laterales übertragenen seitlichen Druck auf die Kehlkopfwand.

Hierbei werden die von der lateralen Spange entspringenden Fasern am wirksamsten sein, da sie am längsten sind. Sie übertragen durch den Uebergang der lateralen Spange in den der Seitenwand des Kehlkopfs anliegenden medialen Knorpelstab, wie durch einen Stempel, den Druck auf diesen.

Durch die eigenthümliche Gestalt der Kehlkopfknochen wird so erst die Möglichkeit einer seitlichen Zusammenpressung des Lumens gegeben, deren die gleichnamigen Muskeln bei den Salamander- und *Triton*-Larven nicht fähig waren.

Die Cartilagines laterales setzen sich nach vorn in einen langen, schmalen Knorpelstab fort, welcher an der Seite des Kehlkopfeingangs endet. Durch denselben ist ein gewisser Einfluss der Muskeln auch auf diesen gewährleistet. Es bleibt aber fraglich, ob derselbe für den Verschluss des Eingangs der einzig wirksame oder auch nur der wichtigste Factor ist.

Auch hier bleibt es mir wahrscheinlicher, dass in Ruhestellung der Eingang gegen den Pharynx durch die normale Spannung der Gewebe, namentlich der Membrana interbranchialis, verschlossen gehalten wird.

Die Mm. laryngei scheinen ihre Hauptaufgabe darin zu haben, der von den Lungen her nach aussen drängenden Luft den Durchtritt durch den Kehlkopf zu verwehren.

Dass mit der Anspannung des M. dorsolaryngeus und der an dem Kehlkopf und Trachealknorpeln ansetzenden Theile des M. interbranchialis 3 eine Erweiterung des Kehlkopflumens und -Eingangs verbunden sein muss, ist nach Lage der anatomischen Verhältnisse leicht verständlich.

#### d) Mm. levatores und depressores branchiarum.

Bekanntlich hat *Proteus anguineus* 2 Kiemenbüschel, von denen das vordere dem 1. Kiemenbogen, das hintere dem 2. Kiemenbogen angehört, und 2 geöffnet bleibende Kiemenpalten, und zwar die erste zwischen dem 1. und 2. Kiemenbogen, die zweite zwischen dem 2. und 3. Kiemenbogen.

Jedes der beiden Kiemenbüschel hat einen Levator und M. depressor branchiarum. Der M. levator branch. des 1. Kiemenbüschels ist sehr kräftig und entspringt von der Spitze des Ceratobranchiale 2. Der M. depressor ist weniger gross.

Aus wenigen Fasern nur besteht der *M. lev. branch. 2*, welcher ebenfalls von der Spitze des 2. Kiemenbogens entspringt.

Auch der Depressor des 2. Kiemenbüschels ist nur sehr unbedeutend.

Ueber die Innervation erlaubt die einmalige Präparation des hier etwas lädirten Exemplars keine ganz sichern Angaben. Der 2. und 3. Kiemenboggennerv kommt in Betracht. Der Glossopharyngeus betheiligte sich nicht an der Versorgung.

### B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

1) *M. genio-hyoideus* (*Rectus superficialis hypobranchialis anterior*). Der Ursprung am Unterkiefer unterscheidet sich von dem der Larven der Salamandrinen nicht. Der Muskel verschmälert sich nach hinten, er wird gleichsam zwischen den mächtigen *Mm. ceratohyoidei externi* zusammengedrückt. Er sendet seine Bündel in die Tiefe zu dem Copulastiel, dem eine dreieckige Knorpelplatte fehlt.

Innervation durch den *N. hypobranchialis*.

2) *M. genio-glossus* findet sich ungefähr in der gleichen Ausdehnung wie bei der Salamanderlarve. Er besteht nur aus wenigen Bündeln, welche über und seitlich von dem *M. genio-hyoideus* entspringen und an die Schleimhautfalte unter der Zunge ausstrahlen.

Innervation wie bei 1.

3) *M. rectus superficialis hypobranchialis posterior*. Ein Sternum fehlt bei *Proteus*. Die Abgrenzung des *R. hypobranchialis superficialis* von dem Profundus ist mir nicht völlig gelungen. Als sicher zum oberflächlichen Rectus gehörig sind

α) Fasern zu bezeichnen, welche von dem Copulastiel entspringen und die Fortsetzung des *M. genio-hyoideus medialis* bilden. Sie gehen in die oberflächliche Schicht des *Rectus abdominis* über.

β) Fasern, welche an der caudalen Seite des Hypobranchiale 1 entspringen und in oberflächlichem Verlauf das Procoracoid erreichen, an dessen medialer Seite sie ansetzen (*M. procoraco-hyoideus*).

γ) Ein (rechts) oder mehrere (links, 3) flache, kleine Muskelbänder, welche an dem Ligamentum branchio-pectorale an der Stelle entspringen, wo die *Inscriptio tendinea* endigt. Sie setzen links zum Theil (2 kleine Bänder) am lateralen Rande des Procoracoids, zum Theil (ein Bündelchen) an dem Vorderrande der knöchernen Scapula an. Rechts begiebt sich das einzig vorhandene, ziemlich kräftige Band zum lateralen Rande des Procoracoids. Sie werden wie

die hypobranchiale spinale Musculatur, von feinen Aesten des N. hypobranchialis versorgt.

Da ein M. omohyoideus (pectori-scapularis) bei *Proteus* fehlt, liegt der Gedanke nahe, diese Muskeln, deren Verlauf und Habitus eine gewisse Aehnlichkeit mit jenem nicht verkennen lässt, mit ihm in Verbindung zu bringen.

δ) Wahrscheinlich gehören zum Rectus hypobranchialis superficialis auch die oberflächlichsten Schichten des am Hypobranchiale 1 entspringenden mächtigen Muskels. Eine Trennung von diesem, dem Rectus profundus, war mir aber nicht möglich.

4) M. rectus profundus hypobranchialis entspringt

α) von der ganzen caudalen Fläche des Hypobranchiale 1;

β) caudal vom Hypobranchiale 2 und von der Membrana interbranchialis und intermuscularis recti profundi, und zwar in mehreren Reihen von kräftigen Bündeln, welche die des M. interbranchialis 3, wie oben beschrieben, kreuzen.

Zwischen beiden Portionen verlaufen die beiden Kiemenarterien.

Der Muskel geht caudalwärts in den M. rectus profundus abdominis über.

Die Innervation der hypobranchialen spinalen Musculatur erfolgt durch den N. hypobranchialis, welcher sich aus Bestandtheilen des 1. und 2. Spinalnerven zusammensetzt. Ob ausserdem noch andere, occipitalen Nerven entsprechende Bestandtheile in ihn übergehen, blieb unsicher.

Der Muskel zieht das Kiemenbogen-Hyoidskelet caudalwärts und ruft so bei der Nahrungsaufnahme sowohl, wie bei der Athmung den notwendigen negativen Druck in der Mundhöhle hervor.

### 3. Facialis, Glossopharyngeus, Vagus und N. hypobranchialis.

Um das Präparat zu schonen und für anderweitige Zwecke nicht zu schädigen, musste von einer Darstellung der Ursprünge dieser Nerven am Gehirn bzw. dem Rückenmark und des Verlaufs durch die Wand des Schädels bzw. des 1. und 2. Wirbels Abstand genommen werden. Es ist aber wohl kaum zu erwarten, dass bei einer so weit gehenden Uebereinstimmung im peripherischen Gebiet dort wesentliche Abweichungen bestehen.

1) N. facialis. Den R. ophthalmicus superficialis, welcher bei *Proteus* mächtig entwickelt ist, habe ich nicht genauer untersucht. Sein Verhalten stimmt im Allgemeinen mit dem bei den Salamandrinenlarven überein.

Der übrige Facialis verlässt den Schädel in drei gesonderten Abtheilungen, durch 3 besondere, von Knochen umrahmte Löcher.

a) Der N. palatinus kommt an der ventralen Seite hinter dem ventralen Ansatz des Quadratknorpels an dem Petrosum aus letzterm hervor.

Der Rand des Parasphenoids tritt hier nach innen zurück und begrenzt medial eine kleine Grube, deren äussere Seite von einem rauhen Tuberculum des Petrosums gebildet wird, an welchem das Lig. hyo-petrosum befestigt ist. Aus der Tiefe der Grube kommt der N. palatinus VII hervor.

Er verschwindet dann weiter nach vorn unter dem lateralen Rande des Parasphenoids und kommt an der medialen Seite des Quadratknorpels zum zweiten Mal zum Vorschein, um nun an der medialen Seite der Zähne des Palatinums und des Vomer nach vorn zu verlaufen. Seine hintern Aeste bilden mit solchen des Glosso-pharyngeus ein Geflecht.

b) Die sensiblen und sensorischen Hautäste und der N. alveolaris treten gemeinsam und zwar vor und lateral von dem eben beschriebenen Tuberculum an der Seitenwand des Schädels aus. Sie kommen zwischen Vorderrand des M. cephalo-cerato-mandibularis und Hinterrand des Squamosums zum Vorschein. Es sind:

α) Der R. cutaneus mandibulae lateralis, ein sehr kräftiger Nerv, welcher, wie bei allen andern Urodelen, an der Seite des Unterkiefers nach vorn verläuft.

β) Die Rr. cutanei mandibulae mediales. Es sind 2 mässig dicke Nerven, von denen der eine im Bogen um das hintere Ende des Unterkiefers herum medial von demselben, der andere über den hintern Vorsprung verläuft. Beide senden ihre Zweige der intermandibularen Haut.

γ) Rr. cutanei jugulares. Ein sehr kräftiger und mehrere feinere, zum Theil sehr lang ausgezogene Nerven, welche mit Aesten des V. und des IX. vorn bzw. hinten Verbindungen eingehen und der Haut von der dorsalen bis zur ventralen Mittellinie sensorische und sensible Hautäste senden.

δ) N. alveolaris VII. Sein Verhalten stimmt mit dem bei Salamander- und *Triton*-Larven nur in so fern nicht überein, als er nicht in einem Knochenanälchen des Unterkiefers verläuft, sondern medial von dem Angulare. Ob dieses Verhalten als ursprüngliches anzusehen ist oder eine Fortbildung der beim erwachsenen *Triton taeniatus* gefundenen Verhältnisse darstellt, wo der Haupttheil des Nerven nicht

das Knochenanälchen passiert, sondern medial den Unterkiefer nach vorn begleitet, ist noch zu entscheiden.

c) Der rein motorische R. jugularis VII ist von den sensiblen und sensorischen Aesten durch eine vom Squamosum nach hinten gehende Knochenspange abgetrennt, welche sich in ein an das Operculum anheftendes Ligament fortsetzt. Dorsal von dieser Knochenspange, zwischen ihr und dem äussern Bogengang, kommt der R. jugularis VII hervor.

Präparirt man das ventral von der Knochenspange gelegene straffe Bindegewebe fort, so stösst man auch dort auf den Nerven, welcher mit den sensiblen und sensorischen Aesten zusammen aus dem Petrosum, dicht über dem oben genannten Tuberculum hervortritt. Diese Oeffnung entspricht der äussern Oeffnung des Facialiscanals im Antrum petrosum laterale bei *Triton* und *Salamandra*.

Bald nachdem er die Knochenspange passiert hat, nimmt er die bei *Proteus* ausserordentlich feine IX-VII-Anastomose auf und giebt etwa gleichzeitig mehrere ziemlich feine Aeste an den M. cephalo-cerato-mandibularis ab, zwischen dessen Fasern er lateral- und ventralwärts verläuft, um an der Grenze dieses Muskels und des M. ceratohyoideus externus unter der Haut zu erscheinen. Hier zerfällt er auch in seine Endäste für die Mm. interbranchialis 1, interhyoideus und ceratohyoideus externus. Die Aeste für den letztern sind sehr kräftig.

2) Nn. glossopharyngeus und vagus. Auch hier ist in allen wesentlichen Punkten die Uebereinstimmung mit den Salamanderlarven gewahrt. Der Austritt der Nerven liegt medial von dem weit nach hinten vorspringenden hintern Bogengang versenkt in einer tiefen Nische. Da, wo beide diese verlassen, sind sie schon von einander geschieden. Der Glossopharyngeus wendet sich lateralwärts, der Vagus caudalwärts.

A. Der Glossopharyngeus entsendet dicht hinter seinem Abgang von dem mit dem Vagus gemeinsamen Stamme nach dorsal seine ersten Aeste:

α) die Rr. cutanei occipitales anteriores und posteriores, welche zwischen Levator arcus branchialis 1 und 2 seitlich von der spinalen Längsmusculatur nach dorsal verlaufen und an der Haut sich verzweigen. Bald darauf geht

β) der R. muscularis für den M. lev. arc. branch. 1 ab.

Dann theilt sich der Glossopharyngeus wie bei den Salamandrinenlarven in drei Theile:

γ) den R. communicans cum faciali, welcher am dorsalen Rande des Operculums nach vorn verläuft;

δ) den R. praetrematicus IX, dessen Verlauf und Verzweigung in allen Punkten mit denen bei den Salamandrinenlarven übereinstimmt, und  
 ε) den R. posttrematicus.

Dieser entsendet zunächst ventral und medial einige Rr. pharyngei, welche mit denen des R. praetrematicus ein Geflecht bilden, und tritt dann vor der Insertion des M. lev. arc. branch. 1 zwischen die Fasern der vom Ceratobranchiale 1 entspringenden Abtheilung des M. cephalocerato-mandibularis und dann zwischen die des M. ceratohyoideus externus, bis er die Aussenseite des Ceratobranchiale 1 erreicht. An ihr verläuft er, wie bei allen andern Urodelen, unter Abgabe sensibler Aeste ventral- und oralwärts.

Anders als bei den Salamandrinenlarven tritt der Hauptstamm zwischen oder dorsal von den Fasern des M. subceratobranchialis 1 hindurch und empfängt hier, wie es schien, Zuwachs vom Plexus subceratobranchialis, vielleicht auch vom 2. Kiemenbogennerven. Dieser Zuwachs scheint in den Muskelast für den M. ceratohyoideus internus überzugehen. Kurz vor dem Abgang dieses letztern entfernen sich vom Stamm des R. posttrematicus mehrere kräftige Hautäste für die Haut der 1. Kiemenspalte. Möglicher Weise sind in ihnen Homologa des N. cutaneus retrocurrens IX von *Salamandra* und *Triton* zu erblicken. Die Beziehungen zum M. ceratohyoideus internus, welche bei letztern bestehen, sind aber bei *Proteus* nicht vorhanden.

B. Der N. vagus. Er hat gleich zu Anfang eine spindelförmige, durch das Ganglion hervorgerufene Anschwellung und theilt sich dann in 3 Aeste, welche neben einander ziemlich weit nach hinten verlaufen; es sind:

a) die zu einem Stamm vereinigten Nn. branchiales 2 und 3.

Sie theilen sich erst am vordern Rande des M. lev. arc. branch. 2. Hier tritt der 2. Kiemenbogennerv unter Abgabe eines Muskelastes für den M. lev. arc. branch. 2 und mehrerer kräftiger Aeste für das vordere Kiemenbüschel über das dorsale Ende des Ceratobranchiale 1 und läuft dann an der Aussenseite des Ceratobranchiale 2 ventral- und oralwärts. Vorher hat er einen sehr kräftigen R. praetrematicus entsandt, welcher am Ceratobranchiale 1, in der gleichen Lage wie der des Glossopharyngeus am Hyoidbogen, nach ventral und oral läuft. Mit ihm vereinigt oder gesondert entspringen mehrere kleine Pharynx-äste. Von den Ursprüngen des M. subceratobranchialis 2 wird er ebenfalls (von der ventralen Seite aus gesehen) überdeckt. Ob er sich an der Innervation der Mm. subceratobranchiales beteiligt oder nicht, blieb unbestimmt. Auch konnte nicht festgestellt werden, ob er mit

den Aesten des *R. recurrens intestinalis* X Verbindungen eingeht. Dem kleinen, rudimentären *M. basiceratobranchialis* sendet er einen feinen Ast und zieht dann als sensibler bezw. sensorischer Schleimhautnerv weiter, um medial vom Hypobranchiale 2 die Membrana interbranchialis zu durchsetzen und zu der ventralen Schleimhaut des Pharynx zu gelangen.

Der 3. Kiemenbogennerv, welcher zwischen *M. lev. arc. branch.* 2 und 3 nach aussen tritt, giebt mehrere kräftige Aeste für das hintere Kiemenbüschel, welche stets Verbindungen mit denen des 2. Kiemenbogennerven haben, und 1 oder 2 Muskeläste für den *M. lev. arc. branch.* 3, sowie 1 oder mehrere kleine Pharynxäste ab. Ob ein *R. praetrematicus* vorhanden ist, konnte nicht festgestellt werden. Der *R. posttrematicus* ist sehr fein und läuft an der Aussenseite des Ceratobranchiale ventral- und oralwärts. Seine Betheiligung an der Innervation der *Mm. subceratobranchiales* ist unwahrscheinlich. Seine Endverbreitung findet er, wie bei *Salamandra* und *Triton*, an der ventralen Pharynxschleimhaut.

b) Die gleichfalls zu einem Stamm vereinigten *Nn. laterales dorsalis* und *medius* bilden den zweiten Theil des Vagus.

Der dorsale läuft, zwischen den Fasern der spinalen Längsmusculatur eingebettet, medial von der Scapula caudalwärts, der ventrale entspricht in seiner Lage ebenfalls vollständig dem Verhalten bei *Triton* und *Salamandra*. Er liegt in der Furche zwischen dorsaler und ventraler Musculatur und zieht medial von der Scapula caudalwärts. Nach der Scapula zu scheidet der *M. levator scapulae* ihn vom *Truncus intestino-accessorius*.

c) Der *Truncus intestino-accessorius* ist der stärkste Theil des Vagusstammes. Seine Lage ist die gleiche wie bei den bisher beschriebenen Urodelen und scheint nur dadurch etwas anders zu sein, dass der *M. trapezius* sehr klein geworden ist und seinen Schädelursprung eingebüsst hat. Der Nerv liegt daher nicht wie sonst auf der grössten Strecke seines Verlaufs im dorsalen Bereich, zwischen *M. trapezius* und *M. levator scapulae*, sondern zwischen den *Levatores arc. branch.* und der spinalen Längsmusculatur.

Auf dieser Strecke giebt er mehrere motorische Aeste an den *Lev. arc. branch.* 3, den *Dorsolaryngeus* und den *M. trapezius* ab. Ob auch Pharynx- und Gefässäste hier vorhanden sind, blieb unermittelt.

Am caudalen Rande des *M. lev. arc. branch.* 3 theilt er sich in den *R. intestinalis* und *recurrens intestinalis* X. Der letztere giebt den *N. lateralis ventralis* ab und stimmt im Allgemeinen völlig mit

dem der Larven von *Triton* und *Salamandra* überein. Die Versorgung der Mm. subceratobranchiales, interbranchialis 3 und die Abgabe von Schleimhautästen wurde festgestellt. Für die Darstellung der Nerven der Kehlkopfmuskeln im engeren Sinne (intrinsic system WILDER's) genügte das Präparat nicht. Auch die Betheiligung des R. recurrens intestinalis X an der Versorgung der Mm. ceratohyoideus internus und cerato-hypobranchialis blieb unsicher.

3) Der N. hypobranchialis. Die Betheiligung des 1. und 2. Spinalnerven wurde durch die Präparation nachgewiesen. Ob ausserdem noch vom Vagus stammende, mit occipitalen Nerven in Beziehung zu bringende Bestandtheile vorhanden sind, blieb unsicher.

a) Der 1. Spinalnerv hat einen kräftigen dorsalen und einen sehr feinen ventralen Ast. Ein Spinalganglion fehlt.

Der dorsale Ast legt sich, wie bei *Triton* und *Salamandra*, zwischen die hier in der Zweizahl (Mm. rectus und obliquus capitis) vorhandenen kleinen hintern Kopfmuskeln und die dorsale spinale Längsmusculatur, welche am Schädel entspringt, beide mit Zweigen versorgend.

Der ventrale Ast läuft, zwischen den hypaxonischen Muskeln, welche am Schädel, dem 1. und 2. Wirbel entspringen, versteckt, bis zur Mitte des 3. Wirbels caudalwärts und verbindet sich hier entweder noch zwischen den Muskeln oder, bald nachdem er aus denselben hervorgetreten ist, mit dem ventralen Aste des 2. Spinalnerven. Auf der Strecke bis zu dieser Verbindung werden mehrere feine Muskeläste abgegeben.

b) Dem 2. Spinalnerven fehlt bei dem mir zur Verfügung stehenden *Proteus* ebenfalls ein Spinalganglion. Er tritt auch hier nicht zwischen 1. und 2. Wirbel aus, sondern durch ein vor der Wurzel des Querfortsatzes gelegenes Loch des 2. Wirbels. Der dorsale Ast bietet nichts Besonderes, der ventrale zieht ebenfalls, wie der des 1. Spinalnerven, zwischen der hypaxonischen Musculatur weit caudalwärts, bevor er an ihrer ventralen Seite zum Vorschein kommt. Er liefert den Haupttheil des N. hypobranchialis und mehrere kleinere Aeste für die Mm. rectus profundus und superficialis. Der weitere Verlauf des N. hypobranchialis bietet keine Besonderheiten.

---

## Anlage V.

**Skelet, Muskeln und Nerven des Zungenbein-Kiemenbogenapparats und des Kehlkopfs von *Menobranchus lateralis*.**

Mir standen 2 ausgewachsene (33 cm lange), in Alkohol conservirte und sehr gut erhaltene Exemplare zur Verfügung, welche ich ebenfalls Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. M. FÜRBRINGER verdanke.

**1. Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfskelet**

zeigt eine weitgehende Uebereinstimmung mit dem von *Proteus*, nimmt sich aber neben ihm überaus plump und massiv aus. Ueberall, wo dort zierliche, schlanke, knöcherne Diaphysen vorhanden sind, haben sich hier die breiten, massiven Knorpel erhalten. Es besteht aus der in zwei Theile (eigentliche Copula und Copulastiel) zerfallenen Copula, dem Hyoidbogen, 3 Kiemenbogen und der Cartilago lateralis, auf welche auch hier eine variable Zahl von Trachealknorpeln folgt.

Der Hyoidbogen besteht hier aus zwei Skelettheilen, einem cubischen Hypohyale mit einer kleinen Verbindungsfläche für die Copula an der medialen und einer breiten an der lateral und caudal gekehrten Seite für das Ceratohyale. Letzteres ist ein breiter, an der Verbindung mit dem Hypohyale rechteckiger, von dorsal nach ventral zusammengedrückter Knorpel von plumper Gestalt, welcher nach hinten rundlich wird. Das Hinterende ist etwas nach medial umgebogen und trägt an der lateralen Seite eine tiefe Rinne, in welcher das Lig. hyomandibulare sich anheftet. So wird auch hier eine Art Trochlea für die Sehne des *M. cephalo-mandibularis* gebildet.

Der 1. Kiemenbogen besteht aus einem sehr dicken und breiten Hypobranchiale 1 und einem ähnlich beschaffenen Ceratobranchiale. Wie bei *Proteus* stossen die Ceratobranchialia beider Seiten in der Mitte zusammen und sind durch eine Syndesmose fest mit einander verbunden; mit nach oral gekehrten Gelenkflächen heften sie sich an die Copula an. Der Copulastiel setzt sich in dem Winkel, den beide mit einander bilden, nach hinten hin an. Die Gestalt ist, ähnlich wie bei den Salamandrinenlarven, die einer kurzen, plumpen Keule mit nach hinten und seitlich gekehrtem, breitem Ende, an welches sich das in gleichen Proportionen gehaltene Ceratobranchiale 1 anschliesst, welches in der Form dem der ältern *Triton*-Larven gleicht, nur plumper ist. Die Rinne für die 1. Kiemenarterie ist auch hier besonders stark ausgebildet. Das sehr breite Capitulum hat 2 Verbindungsflächen,

eine für das rudimentäre, 2 mm lange, bohnenförmige Hypobranchiale 2 und eine zweite für das Ceratobranchiale 2, dessen Capitulum die Verbindungsfläche für das Ceratobranchiale 3 trägt. Die beiden letztern Knorpel, namentlich das Ceratobranchiale 3, erscheinen neben dem Ceratobranchiale 1 sehr zart und schmal. Ventrale Muskelvorsprünge treten an ihnen nicht hervor. Die dorsalen Enden verhalten sich ähnlich wie bei den Salamandrinenlarven, nur mit dem Unterschied, dass das Ceratobranchiale 3 mit dem 4. der Salamander- und *Triton*-Larve übereinstimmt.

Die Copula ist auch hier in zwei Theile zerfallen, von denen der vordere die eigentliche Copula darstellt, der hintere den Copulastiel bildet.

Der vordere Theil, die eigentliche Copula, ist ein lanzettförmiger Knorpel mit nach vorn gekehrter Spitze, welche die Verbindungsflächen für die Hypohyalia trägt, und breitem caudalen Ende, an welchem sich die Ansatzflächen für die Hypobranchialia 1 finden.

Die Copula endlich ist auch hier ein in der Mitte sanduhrförmig eingeschnürtes Stäbchen. Es hat, wie bei *Proteus*, eine verknöcherte lange Diaphyse. Der Bänderapparat des Zungenbein-Kiemenbogenskelets stimmt im Allgemeinen mit dem von *Proteus* überein, ist aber nicht so kräftig und formenreich wie jener.

Das Hinterende des Ceratohyale ist auch hier mit der Seitenwand des Petrosums durch festes Bindegewebe verlöthet (Lig. hypopetrosum). Die Ligamenta hyo-mandibulare und hyo-quadratum sind denen von *Proteus* ähnlich gebildet.

Das Hypobranchiale und Ceratobranchiale tragen an ihren Seitenflächen ein bindegewebiges Stosspolster, dass aber nicht entfernt die Grösse dessen von *Proteus* erreicht. An seiner dorsalen Seite ist es von einem kräftigen, am Köpfchen des Ceratobranchiale 2 entspringenden und am Vorderende des Ceratohyale ansetzenden Band überzogen, welches dem M. ceratohyoideus internus parallel verläuft und ihm an Breite etwa gleich kommt. Das die Dorsalenden der 3 Ceratobranchialia überziehende Band und die Inscriptio tendinea zwischen Mm. lev. arc. branch. 3 und interbranchialis 3 stimmen mit denen von *Proteus* vollkommen überein. Das Ligamentum branchio-pectorale verbindet sich mit der 4. Inscriptio tendinea recti, welche die vordere Sternalrippe enthält.

Die Membrana interbranchialis ist viel zarter als bei *Proteus* und reicht nicht so weit nach hinten.

Auch die Membrana intermuscularis zwischen den Mm. recti profundi beider Seiten ist sehr zart. Dagegen ist das hintere Ende des Copulastiels mit dem Truncus arteriosus und den ihn umgebenden Verstärkungen des Herzbeutels sowie mit der Raphe der vordersten Bündel des M. interbranchialis 3 durch straffe Faserzüge fest verbunden.

Die Kehlkopfknorpel stimmen in ihrer Form ebenfalls im Allgemeinen mit denen von *Proteus* überein. Sie sind aber viel breiter. Die in der Frontalebene liegende Knorpelplatte hat auch hier ein Loch in der Mitte, welches von einer straff fasrigen Membran verschlossen wird. Der laterale hintere Fortsatz ist auch hier mit dem medialen durch einen Sehnenstrang verbunden, welcher so ein zweites Loch abschliesst, dessen äussere und innere Peripherie in der weiter unten anzugebenden Weise den kleinen Kehlkopfmuskeln Ursprung giebt.

Auch *Menobranchnus* hat eine variable Zahl von Trachealknorpeln.

## 2. Muskeln des Zungenbein-Kiemenbogenapparats und des Kehlkopfs.

### A. Die von VII., IX. und X. innervirten Zungenbein- und Kiemenbogenmuskeln.

Die bei den Salamandrinenlarven gemachte Eintheilung in eine dorsale und eine ventrale Gruppe kann hier, wenn auch etwas künstlich, festgehalten werden. Wie in diesem Punkt, so ist auch im Allgemeinen die Uebereinstimmung von *Menobranchnus* mit jenen eine grosse.

#### a) Die dorsale Gruppe.

1) M. cephalo-mandibularis. Es fehlt die Theilung in mehrere Schichten und eine von der Fascia dorsalis entspringende Abtheilung. Der bei *Menobranchnus* vorhandene Muskel entspricht der tiefen Abtheilung der Salamandrinenlarven.

Der Ursprung am lateralen Rande des Squamosums und den ventral von ihm gelegenen Theilen der Seitenwand des Labyrinths stimmt mit den dort gefundenen Verhältnissen überein. Die Befestigung ist aber hier eine wesentlich andere als dort. Wie bei *Proteus* ist eine lange, starke, neben dem Lig. hyo-mandibulare liegende, ihm parallele Sehne vorhanden, welche hier aber nicht, wie bei *Proteus*, von dem Bande durch eine Synovialspalte getrennt, sondern durch ziemlich festes, aber in Folge des Vorhandenseins mehrerer (2 oder 3) kleiner Schleimbeutel eine geringe gegenseitige Verschiebung gestattendes Bindegewebe mit ihm verwachsen ist. Auch darin liegt ein sehr wichtiger Unterschied,

dass die Sehne bei *Proteus* vornehmlich der vom Ceratobranchiale 1 entspringenden Abtheilung des Muskels (*M. cephalo-cerato-mandibularis*) zum Ansatz dient, während sie hier ausschliesslich zu dem am Petrosom entspringenden Muskel gehört. Dieser dehnt seine Anheftungspunkte über die ganze Länge der Sehne von der Spitze des Ceratohyale bis zum hintern Fortsatz des Unterkiefers aus. Die Wirkung seiner Verkürzung wird daher sich auch auf das Ceratohyale erstrecken.

Der bei *Menobranchus* mehr gesonderte *M. cerato-mandibularis* hat eine eigne kurze Sehne und reicht mit einem Theil seiner Fasern bis zum Unterkiefer. Er überdeckt den grössten Theil des *M. cephalo-mandibularis* von der Seite.

Auch die Innervation stimmt mit der tiefen Abtheilung der Salamandrinenlarven völlig überein. Der Muskel empfängt seine Nerven aus dem R. jugularis VII, bevor sich ihm Theile der IX-VII-Anastomose beigesellt haben.

2) *M. levator arcus branchialis* 1, ein sehr kräftiger Muskel, welcher, zum Theil gedeckt von der spinalen Längsmusculatur, neben ihr, etwas medial von der hintern Spitze des Petrosoms an diesem entspringt und mit einer breiten Sehne an das mittlere Drittel der Vorderseite des dorsalen Muskelfortsatzes des Ceratobranchiale 1, medial vom *M. ceratohyoideus externus* und *Cerato-mandibularis* ansetzt.

Innervation durch 2 oder mehrere Aeste des R. glossopharyngeus.

3) *M. levator arcus branchialis* 2 bildet mit dem *M. lev. arc. branch.* 3 und dem darauf folgenden *M. dorso-laryngeus* ein fächerförmiges, breites, medial vom Dorsalende der Kiemenbogen der spinalen Längsmusculatur anliegendes Muskelblatt, welches in einer gebogenen, nach aussen concaven Linie von der Fascie der spinalen Längsmusculatur entspringt. Diese Fascie ist im Bereich des *M. lev. arc. branch.* 2 einerseits mit der Haut, andererseits mit dem 2. und 3. *Myocomma* fest verwachsen.

Der Muskel setzt an der medialen Seite des Ceratobranchiale 2 an und wird vom 2. Kiemenbogennerven innervirt.

4) *M. levator arcus branchialis* 3. Schon seine Breite — er ist etwa 5mal so breit wie der *Lev. arc. branch.* 2 — legt den Gedanken nahe, dass es sich um einen zusammengesetzten, aus mehreren Theilen verschmolzenen Muskel handelt. Der Ursprung desselben bildet den mittlern grössten Theil der oben genannten Bogenlinie. Der Ansatz stimmt mit den bei *Proteus* gefundenen Verhältnissen im Wesentlichen überein.

Von der obersten Kuppe des Ceratobranchiale 2 geht, wie dort, über die des Ceratobranchiale 3 ein starkes Band nach hinten, welches sich mit der 4. Inscriptio tendinea<sup>1)</sup> des *M. rectus profundus* verbindet und ausserdem mehrere Ausläufer längs der grossen Venen nach der 2. Rippe und dem Procoracoid hin hat. Es ist das Lig. branchio-pectorale. Der *M. lev. arc. branch.* 3 setzt, wie bei *Proteus*, mit seinem oralen Theil an dem Ceratobranchiale 3, medial von dem Ligamentum branchio-pectorale, mit seinem aboralen an dem Ligament selbst an, gegenüber den Ansätzen des *M. interbranchialis* 3.

Innervirt wird der Muskel durch 1 oder 2 aus dem *Truncus intestino-accessorius* dicht am Ganglion entspringende Nerven.

4) *M. dorso-laryngeus*. Er entspringt als letztes Glied des oben genannten breiten Muskelblattes caudal von dem *M. lev. arc. branch.* 3 von der Rückenfaszie und zieht in fast rein transversaler Richtung ventralwärts. Er geht zwischen den beiden Schenkeln des Ligamentum branchio-pectorale hindurch und verbreitert sich, indem er dem Kehlkopfknorpel zustrebt, zu einer flachen Muskelplatte, welche in ihren vordern Theilen (von der ventralen Seite aus gesehen) durch die hintern, von der Zwischensehne entspringenden Bündel des *M. interbranchialis* 3 gedeckt wird. Er setzt an der Seitenkante der *Cartilago lateralis*, etwa von der Mitte ab caudalwärts an und im Anschluss daran an den Sehnenstreifen, welcher, wie bei *Proteus*, das Ende der äussern Knorpelspange nach caudalwärts fortsetzt. Die hintersten Bündel heften sich an die Seitenwand der Luftröhre an.

Der Lage und Innervation nach zu diesem Muskel gehört eine breite, an ihn nach caudalwärts anschliessende Muskelplatte, deren vordere Bündel, der Haupttheil, von dem medialen Schenkel des Lig. branchio-pectorale entspringen, dessen hintere Bündel den *Pharynx dorsal* umgreifen und ohne dorsale *Linea alba* einen *Constrictor pharyngis* mit quer gestreiften Muskelbündeln bilden.

Ventral heften sich die Fasern zum Theil an die Seitenwand der *Trachea*, zum Theil gehen sie dorsal von der *Trachea* ohne eine *Linea alba* in die der andern Seite über.

Man könnte diese Theile als *Mm. branchio-trachealis* und *constrictor pharyngis* bezeichnen.

Innervirt werden sie ebenso wie der *M. dorso-laryngeus* von *Aesten* des *Truncus-intestino-accessorius*.

---

1) Diese enthält am Sternum die vordere von 2 jederseits vorhandenen knorpeligen Bauchrippen.

Die Carotis interna (1. Kiemenvene) verläuft zwischen 1. und 2. Ceratobranchiale und mithin zwischen M. lev. arc. branch. 1 und 2 medialwärts. Die 2. Kiemenvene befindet sich in der gleichen Lage zwischen Levator arc. branch. 2 und 3. Einen ganz andern Weg, als man erwarten sollte, schlägt aber die 3. Kiemenvene ein. Sie tritt bei den Salamandrinenlarven zwischen M. lev. arc. branch. 3 und 4 hindurch. Es wäre also anzunehmen gewesen, dass sie hier zwischen den Fasern des M. lev. arc. branch. 3 zu finden wäre und so die Grenze zwischen dem aus dem primären M. lev. arc. branch. 3 und dem primären M. lev. arc. branch. 4 hervorgegangenen Theil dieses Muskels kennzeichnete. Statt dessen wendet sie sich, von dem 3. Kiemenbüschel her kommend, über die Spitze des Ceratobranchiale hinweg nach der Lücke zwischen M. lev. arc. branch. 2 und 3. Hier vereinigt sie sich mit der 2. Kiemenvene, aus welcher jederseits der Aortenbogen hervorgeht. Bald nach der Vereinigung entspringt caudalwärts eine ziemlich kleine Arterie, welche bei dem von mir untersuchten Exemplar rechts medial vom M. lev. arc. branch. 3 verläuft, dann die Lücke zwischen diesem und M. dorso-laryngeus passirt und an dessen ventraler Seite zum Kehlkopf und zur Luftröhre gelangt. Sie liegt dabei lateral vom R. recurrens intestinalis X. An der linken Seite lässt sie auch den M. dorso-laryngeus lateral liegen und schlägt sich mit dem Vagus um den hintern Rand des Muskels auf seine Ventralseite herum. Sie liegt dabei medial vom R. recurrens intestinalis X.

Der Vergleich mit der Art. pulmonalis der Salamandrinenlarven liegt nahe. An der rechten Seite passt aber die Lage nach aussen vom N. recurrens intestinalis X, an der linken der Verlauf medial vom M. dorso-laryngeus nicht hierzu.

Eine complete Homologie ist also nicht vorhanden.

#### b) Die ventrale Gruppe.

1) M. cerato-mandibularis, ein sehr kräftiger Muskel, vom M. cephalo-mandibularis durch eine dorsal und caudal weite Spalte abgetrennt. Er überdeckt den grössten Theil dieses Muskels. Die äussern (lateralen) Bündel des M. cerato-mandibularis reichen bis zum hintern Fortsatz des Unterkiefers, die medialen dagegen setzen an ein mit der Sehne des M. cephalo-mandibularis lose verwachsenes, dünnes Faserblatt an.

Der Muskel wird von Aesten des R. jugularis VII versorgt.

2) *M. interhyoideus*, verhält sich ebenfalls gleich dem der Salamandrinenlarven, nur mit dem Unterschied, dass seine vordersten Bündel nicht so bedeutend nach oralwärts abweichen, sondern nur etwa in einem Winkel von  $45^{\circ}$  die Mittellinie treffen und daher nicht die dort schon vorhandene und während der Metamorphose sich weiter bildende Anheftung am Unterkiefer zeigen. Ursprung und Innervation stimmen mit denen der Salamandrinenlarven überein, nur dass der Ursprung hier an einer scharfen Kante des verknöcherten Ceratohyale angreift und nach caudalwärts auf die ebenfalls mit dieser Kante verbundene straffe Fascie des *M. cerato-hyoideus externus* sich fortsetzt. So geht hier der *M. interhyoideus* ununterbrochen in den *M. interbranchialis 1* über.

3) *M. interbranchialis 1* ist ebenfalls sehr kräftig entwickelt, aber sonst in vollkommener Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei den andern Urodelen. Der *N. cutaneus retrocurrens IX* geht zwischen seinen vordersten Bündeln hindurch.

4) *M. ceratohyoideus externus*, ein sehr mächtiger, breiter Muskel, welcher vom dorsalen Muskelsvorsprung des Ceratobranchiale 1, wie bei den Salamanderlarven, entspringt. Sein Ansatz stimmt ebenfalls mit dem bei diesen überein. Das Ceratohyale ist an der ventralen Seite ausgehöhlt, und diese ganze Mulde, welche sich auch auf das Hypohyale erstreckt, benutzt der Muskel zum Ansatz. Die laterale Kante springt nach hinten zunehmend stark vor. An sie heftet sich der feste, sehnige Ueberzug, welcher ihn von der lateralen Seite deckt und welcher dem *M. interbranchialis 1* zum Ansatz dient.

Die Innervation ist die gleiche wie bei allen bisher untersuchten Urodelen, nämlich durch den *Facialis* nach Beitritt der *Glossopharyngeus-Anastomose*. Diese ist bei *Menobranchnus* aber so winzig, ähnlich wie bei *Proteus*, dass sie allein nicht ausreichen würde, um auch nur den 10. Theil des Muskels zu versorgen. Auch dies beweist, dass der Muskel der Hauptsache nach dem *Facialis* angehört.

Unter, zum Theil zwischen seinen Ursprungsfasern liegt, wie immer, der *R. posttrematicus* des *IX*.

Der mediale Rand, welcher den *M. ceratohyoideus internus* überdeckt, wird von dem *N. cutaneus retrocurrens IX* umschlungen.

Der medialen Fläche liegt eine Ausbuchtung der Schleimhaut der Mundhöhle an, welche der 1. bleibenden Kiemenspalte der Salamandrinenlarven entspricht (*Plica hyo-branchialis*).

5) *M. ceratohyoideus internus*, tritt an Grösse neben dem *Ceratohyoideus externus* ganz zurück. Er entspringt mit kurzer,

breiter Sehne vom ventralen Muskelfortsatz am Köpfchen des Ceratobranchiale 1 und geht dann, sich verbreiternd, in einen spindelförmigen Muskelbauch über, welcher mit einer etwas längern, schmalern Sehne an der medialen Seite des Capitulum des Ceratohyale endigt. Er wird von Aesten des Glossopharyngeus versorgt, welche unter der Ursprungssehne hindurch an die laterale Seite des Hypobranchiale 1 gelangt. Etwas vorher geht von dem Stamm des Nerven der N. cutaneus retrocurrens ab, welcher hier also den Muskel nicht berührt.

Es fehlen Aeste des Plexus subceratobranchialis, welche den Muskel versorgen.

6) Cerato-hypobranchialis 1 — nur in der Einzahl bei *Menobranchus* vorhanden — entspringt vom ventralen Muskelvorsprung des Ceratobranchiale 2 mit einer kurzen, breiten Sehne, geht nach oral und medial, parallel dem Ceratohyoideus internus in einen spindelförmigen Bauch über und setzt unter Vermittlung einer kurzen Sehne an der Ventralseite des Hypobranchiale 1 an. Er überbrückt kurz vor seinem Ansatz die Thyreoidea, welche zwischen ihm und dem Hypobranchiale 1 eingeklemmt liegt.

Der Muskel wird ausschliesslich vom 2. Kiemenbogennerven versorgt.

7) Mm. subceratobranchiales. Es sind 2 vorhanden. Der erste entspringt vom ventralen Muskelfortsatz des Ceratobranchiale 1, der zweite von dem des Ceratobranchiale 2. Beide setzen am Ceratobranchiale 3 an, der zweite kleinere, lateral gelegene wird vom ersten fast ganz verdeckt.

Der erste empfängt von der ventralen Seite aus Nerven von Ramus recurrens intestinalis X, von der dorsalen Seite solche vom 2. Kiemenbogennerven. Der zweite M. subceratobranchialis wird nur vom 2. Kiemenbogennerven versorgt.

8) M. interbranchialis 3, zerfällt in zwei Abtheilungen, von denen die erste vom medialen Rande des Ceratobranchiale 3 und die zweite von der Inscriptio tendinea entspringt. Die Bündel der ersten divergiren fächerförmig und setzen, schräg oralwärts verlaufend, an die Mittellinie an, die der zweiten, viel stärkern Abtheilung richten sich medialwärts und setzen an die ventrale Mittellinie an, den M. dorso-laryngeus und die Mm. laryngei ventrales von der ventralen Seite her deckend.

9) Die Kehlkopfmuskeln von *Menobranchus* stimmen mit denen von *Proteus* fast vollständig überein. Es ist ein M. laryngeus dorsalis mit doppeltem Ursprung, von der medialen und lateralen Knorpelspange der Cartilago lateralis, und ein M. laryngeus ventralis

mit einfachem Ursprung von der lateralen Spange vorhanden. Beide Ursprünge setzen sich von dem caudalen Ende der lateralen Knorpelspanne der Cartilago lateralis auf den schon bei *Proteus* geschilderten Sehnenstreifen fort. Die Faserrichtung beider ist eine fast rein transversale.

Innervirt aus dem R. *recurrens intestinalis* X.

Die Wirkung dieser kleinen Muskeln ist meiner Auffassung nach die, dass sie bei ihrer Zusammenziehung die beiden Kehlkopfknorpel gegen einander medialwärts verschieben. Der mediale Rand des Kehlkopfknorpels ist von der hier zu einem rundlichen Polster verstärkten Kehlkopfschleimhaut überzogen und mit ihr fest verwachsen. Bei der Verkürzung der *Mm. laryngei* müssen die gepolsterten Innenränder einander ausweichen, und zwar legt sich der linke über den rechten, ähnlich wie die Ränder der Coracoide des erwachsenen Salamanders. Dadurch werden die Polster fest in die gegenüber liegende Schleimhautfalte hineingepresst, und der Querschnitt der geschlossenen Kehlkopfspalte bildet im Querschnitt nun die Form eines S. Bei *Proteus* waren die Verhältnisse zu klein, um Aehnliches erkennen zu können. Wahrscheinlich vollzieht sich aber auch dort der Vorgang in gleicher Weise.

10) Am caudalen Ende der *Inscriptio tendinea postbranchialis* entspringen noch einige besonders aufzuführende Muskelbündel, und 2 setzen an sie an.

Das erste ist ein Theil des *M. trapezius*, welcher vom caudalen Ende der *Inscriptio tendinea* Ursprung nimmt und sich im weiteren Verlauf dem *M. trapezius* beigesellt, um mit diesem an der *Scapula* zu inseriren.

Das zweite ist ein aberrirendes Bündel des *M. serratus magnus*, entspringt an der breiten, knorpiligen Endplatte der Rippe des 2. Wirbels und setzt medial vom Ursprung des erstgenannten an die *Inscriptio tendinea* an.

Das dritte bilden die vordern Theile des *M. obliquus abdominis internus*, welche sich mit kräftigen, medial am *M. dorso-laryngeus* vorbeiziehenden Sehnenstreifen am hintern Ende der *Inscriptio tendinea* befestigen.

c) Die *Levatores* und *Depressores branchiarum* sind bei *Menobranchus* auffallend kräftig entwickelt. Der *M. lev. branch. 1* entspringt von der Spitze des *Ceratobranchiale 3* und von

der Inscriptio tendinea hinter demselben. Der M. lev. arc. branch. 3 besteht meist nur aus wenigen Bündeln, welche von der Inscriptio tendinea postbranchialis ihren Ursprung nehmen.

Die Mm. depressores branchiarum entspringen von der ventralen Kante des zugehörigen Ceratobranchiale und zwar oral von der Kiemenarterie. Lev. und Depressor branch. 1 werden vom IX. und 2. Kiemenbogennerven versorgt. Lev. und Depressor 2 gehören dem Gebiet des 2 und 3., Lev. und Depressor 3 dem Gebiet des 3. Kiemenbogennerven an.

### B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

1) M. genio-hyoideus (medialis, rectus superficialis hypobranchialis anterior). Zum Unterschied von *Proteus* setzt der Muskel nicht allein am Copulastiel an, sondern im Anschluss daran auch an der Spitze des Copulastiels mit der Mitte des Hypobranchiale 1 verbindenden 1. Inscriptio tendinea des Rectus.

Im Uebrigen besteht völlige Uebereinstimmung mit *Proteus*.

2) M. genio-glossus, besteht nur aus einem oder wenigen lateral neben dem M. genio-hyoideus entspringenden Muskelbündeln, welche an der 1. Schlundspaltentasche, Plica hyo-mandibularis, ansetzen.

3) M. rectus superficialis hypobranchialis posterior. Auch hier ist eine scharfe Abgrenzung gegen den Rectus profundus nicht möglich.

Zum Rectus hypobranchialis superficialis sind zu rechnen:

α) Muskelbündel, welche vom Copulastiel und ventral vom Hypobranchiale 1 entspringen und nach Unterbrechung durch 2 mit dem Herzbeutel verwachsene Inscriptiones tendineae (ausser derjenigen, welche mit der caudalen Spitze des Copulastiels in einer Linie liegt) an der vordersten Sternalrippe ansetzen, welche in der 4. Inscriptio tendinea liegt (M. sterno-hyoideus).

β) Zwei kräftige Muskelbündel, welche sich von der 3. Inscriptio tendinea seitlich abzweigen und zu beiden Seiten des M. procoracohumeralis an der äussern Seite des Procoracoids ansetzen (M. procoracohyoideus). Sie umfassen so das äussere den lateralen, das innere den medialen Rand des Procoracoids. Ihr Ansatz unterscheidet sich so sehr wesentlich von dem des M. omohyoideus.

4) Musculus rectus profundus hypobranchialis. Er entspringt:

$\alpha$ ) von dem medialen Theil der caudalen Fläche des Hypobranchiale 1,

$\beta$ ) von der straff-fasrigen Verstärkung des Herzbeutels an seiner dorsalen Seite, da, wo er sich an die Trachea und den dorsal von ihm gelegenen M. interbranchialis 4 anheftet, und,

$\gamma$ ) zwischen den Bündeln des letztern hindurchgreifend, an der Membrana interbranchialis, welcher die Pharynxschleimhaut unmittelbar aufliegt.

Zwischen  $\alpha$  einerseits und  $\beta$  und  $\gamma$  andererseits treten die beiden grossen Kiemenarterien hindurch. Im Uebrigen völlige Uebereinstimmung mit *Proteus*.

### 3. Facialis, Glossopharyngeus-Vagus und Nervus hypobranchialis.

#### I. N. facialis.

Der Ursprung an der Medulla oblongata und der Verlauf in der Schädelwand wurden hier ebenfalls mit Rücksicht auf die Erhaltung des Materials zu anderweitigen Zwecken nicht untersucht. Auch der R. ophthalmicus superficialis, welcher bei *Menobranchus* mächtig entfaltet ist, wurde nicht genauer dargestellt.

Wie bei den übrigen Urodelen, zweigt sich bereits vom medialen Facialisganglion der R. pharyngeus ab, durchsetzt in einem besondern Canälchen die Schädelwand und kommt an der Schädelbasis, medial von der ventralen Verbindung des Quadratknorpels mit der Labyrinthkapsel in einer Rinne zwischen dem lateralen Rande des Parasphenoids und dem medialen des Pterygoids zum Vorschein, um in bekannter Weise während seines Verlaufs nach vorn sich am Dach der Mundhöhle zu verästeln. Die Rinne wandelt sich weiter nach vorn in einen ventral vom Pterygoid und vom Vomer gebildeten Canal um.

Die Pharynxäste des IX. haben mehrfache peripherische Verbindungen mit denen des VII.

Der Haupttheil des Facialis tritt aus der vor dem Operculum gelegenen äussern Oeffnung des Facialiscanals hervor und scheidet sich hier in einen dorsalen und einen ventralen Stamm. Der dorsale ist der R. jugularis, der ventrale setzt sich aus den Bestandtheilen des N. alveolaris, cutaneus mandibulae lateralis und medialis zusammen. Ihm gehören die Ganglienzellen des Ganglion laterale VII an, welche zum Theil zwischen, zum Theil neben den Nervenfasern gefunden werden.

Beide Theile werden durch eine dicke Knochenspanne von einander getrennt, deren hinterer Theil von einem nach vorn gerichteten

Vorsprung des Operculums (sog. Columella), deren vorderer Theil von einem nach hinten gerichteten Knochenauswuchs des Squamosum (Paraquadratum) gebildet wird. Eine Syndesmose verbindet beide Bestandtheile.

N. cutaneus mandibulae externus (lateralis) und internus (medialis) zeigen bis ins Einzelste das von den Salamandrinenlarven her bereits bekannte Verhalten.

Der R. alveolaris verläuft entweder medial vom Lig. hyo-quadratum, wie bei den Salamandrinenlarven, oder aber er durchsetzt dieses Band, gelangt dann in der Furche zwischen M. cephalo-mandibularis und Quadratum zur medialen Seite des Unterkiefergelenks und liegt von da an der Dorsalseite des M. intermandibularis posterior dicht am Kiefer auf. Er ist zwischen Schleimhaut der Plica hyomandibularis und dem genannten Muskel bis nach vorn zu verfolgen, wo seine Endausläufer sich an der dorsal vom M. genio-glossus gelegenen Mundhöhlenschleimhaut verzweigen.

Der R. jugularis arbeitet sich an der dorsalen Seite der oben erwähnten Knochenspanne zwischen Quadratum bezw. Paraquadratum und M. cephalo-mandibularis zur Oberfläche durch und zerfällt auf diesem Wege in seine Aeste. Vorher gesellt sich ihm die bei *Menobranchus*, ebenso wie bei *Proteus*, verhältnissmässig kleine IX-VII-Anastomose bei. Die Art der Verzweigung des R. jugularis ist ganz die gleiche wie bei den Salamandrinenlarven. Im Besondern ist zu erwähnen, dass der M. ceratohyoideus externus mehrere kräftige Aeste (und nicht einen einzigen vom Glossopharyngeus) empfängt. Auch hier könnte die IX-VII-Anastomose, selbst wenn sie ausschliesslich sich zu diesem Muskel begäbe, nur einen ganz geringen Bruchtheil desselben innerviren. Die aus dem VII. stammenden Nerven machen das Vielfache von ihm aus.

## II. Glossopharyngeus und Vagus.

Das IX-X-Ganglion ist, wie bei *Proteus*, lang gestreckt und lässt ausser den zum Glossopharyngeus gehörigen Aesten gewöhnlich 4 Stämme aus sich hervorgehen. Es sind die zu einem Stamm vereinigten Nn. occipitales anteriores und posteriores, die am Ursprung verschmolzenen Nerven des 2. und 3. Kiemenbogens, der Truncus intestino-accessorius und die für eine Strecke vereinigten Nn. laterales superior und medius. Die Lage des Ganglions und dieser Aeste zu den Kiemenvenen und zu den Mm. levator scapulae und trapezius ist dieselbe wie bei allen andern untersuchten Urodelen.

1) *Glossopharyngeus*. Seine Hauptäste trennen sich so frühzeitig, dass man sie als selbständige, aus dem Ganglion entspringende Nerven ansehen könnte. Im Uebrigen ist die Uebereinstimmung mit der Verästelung bei Salamandrinenlarven eine fast vollständige.

Selbständig aus dem *Glossopharyngeus*-Ganglion entspringt der Muskelast für den *M. lev. arc. branch. 1*. Er ist ein feiner, langer Nerv, welcher an der dorsalen Seite aus dem Ganglion hervortritt und auch sensible Aeste für die Haut, wie bei der Salamanderlarve, enthält.

Auch hier entspringen IX-VII-Anastomose und *R. praetrematicus* gemeinsam und trennen sich erst an der Seite der Labyrinthkapsel. Die IX-VII-Anastomose verläuft etwas dorsal vom dorsalen Rande des knöchernen Operculums nach vorn und versenkt sich in die dorsale Hälfte des *Facialis*lochs, bevor sie in die Bahn des *R. jugularis* peripherwärts umbiegt. Sie ist sehr fein, liegt in dem Periost bzw. dem Perichondrium eingebettet und ist daher schwer darzustellen. Einmal fand ich sie in 2 Nervenstämmchen zerfallen.

Der *R. praetrematicus* giebt, bevor er an die mediale Seite des *Ceratohyale* gelangt, mehrere *Rr. pharyngei* ab.

Den Rest des *Glossopharyngeus* bildet der *R. posttrematicus*, welcher nach Entsendung mehrerer *Rr. pharyngei* an dem oralen Rande des *M. lev. arc. branch. 1* sich in 2 fast gleich starke Aeste theilt. Der etwas schwächere umschlingt den Rand des Muskels und verläuft unter der Haut zum Dorsalende des 2. Kiemenbogens, wo er sich mit einem Aste des 2. Kiemenbognennerven verbindet. Mit diesem gemeinsam versorgt er die kleinen Muskeln (*Levatores* und *Depressores*) des 1. Kiemenbüschels und deren Haut.

Der kräftigere Ast ist der eigentliche *R. posttrematicus*, dessen Verlauf zwischen den Muskelursprüngen des *M. ceratohyoideus externus* und weiterhin an der Aussenseite des *Ceratobranchiale 1* genau mit dem bei der Salamanderlarve beschriebenen übereinstimmt. Der Nerv giebt auf diesem Wege keine Aeste für den eben genannten Muskel ab. An der ventralen Seite trennt sich von ihm, kurz bevor er dorsal vom *M. ceratohyoideus internus* den Muskelast für diesen abgiebt, der *N. cutaneus retrocurrens IX* ab, welcher ventral sich um den medialen Rand des *M. ceratohyoideus externus* herumschlägt und zwischen den hintersten Fasern des *M. interhyoideus* unter die Haut gelangt. Der *R. lingualis IX* begiebt sich, bisweilen von den Fasern

des straffen Bandes an der Dorsalseite des *M. ceratohyoideus internus* eingebettet, zur Zungengegend.

2) Der 2. Kiemenbogennerv ist kräftiger als der *Glossopharyngeus*. Nach Abgabe mehrerer *Rr. pharyngei* und eines für die vordere Wand der 2. Kiemenpalte bestimmten sensiblen Astes, *R. praetrematicus*, sendet er dem *M. lev. arc. branch. 2* einen oder mehrere feine Nerven und theilt sich dann am vordern Rande des eben genannten Muskels in drei Theile, welche gesondert über das dorsale Ende des *Ceratobranchiale 1* hinwegziehen. Der erste verbindet sich mit dem oben erwähnten Ast des IX. zu dem Nerven des 1. Kiemenbüschels, welches Muskeln und Haut desselben versorgt.

Der zweite biegt in scharfer Knickung nach ventral und tritt oral vom Ursprung des 1. Kiemenbüschelhebers (*M. lev. branch. 1*) am *Ceratobranchiale 2* zu der Aussenseite des *Ceratobranchiale 2*, nachdem er kurz vorher einen kräftigen Ast für den *M. depressor branchiae 2* abgegeben hat.

Am *Ceratobranchiale 2* verläuft er dann unter Abgabe zahlreicher Aeste an die Haut und Schleimhaut ventralwärts. Er gelangt so bis zu den beiden *Mm. subceratobranchiales*. An der dorsalen Seite des ersten giebt er mehrere kräftige Muskeläste für beide ab. Ausser diesen Nerven erhalten sie nur unbedeutende Zweige vom *R. recurrens intestinalis X*. Am medialen Rande dieses Muskels kommt er wieder zum Vorschein und zerfällt hier in seine beiden Endäste, den kräftigen *R. muscularis* für den *M. cerato-hypobranchialis 2* und einen schwächern, aber viele feine Fasern enthaltenden Schleimhautast, welcher wie bei den Salamandrinenlarven zwischen 1. und 2. Kiemenbogenarterie hindurch nach innen tritt und die Schleimhaut des Mundhöhlenbodens versorgt. Dieser Nerv erhält auch einen Zuwachs vom *R. recurrens intestinalis X*, der wahrscheinlich rückläufig in den Muskelast für den *M. cerato-hypobranchialis 2* gelangt.

Der dritte Ast, welcher aus der Theilung des 2. Kiemenbogennerven hervorgeht, vertheilt sich mit der Hauptmasse seiner Fasern am *M. lev. branch. 2*, ausserdem enthält er sensible Aeste für die Haut, medial von den Kiemenbüscheln, und giebt einen Verbindungsast zum 3. Kiemenbogennerven ab.

3) Der 3. Kiemenbogennerv, welcher an seinem Ursprung mit dem 2. zu einem Stamm vereinigt ist, zeigt bereits hochgradige Rückbildungserscheinungen.

Er giebt an der dorsalen Seite kleine *Rr. pharyngei*, einen sehr kräftigen Ast für die *Mm. levator und depressor br. 3* ab, welcher durch

eine Schlinge mit dem 2. Kiemenbogennerven verbunden ist, und mehrere sensible Hautäste. Der Rest wird durch den verkümmerten R. posttrematicus gebildet, welcher seine motorischen Fasern verloren hat und als rein sensibler Nerv sich an der das Ceratobranchiale 3 bekleidenden Schleimhaut verzweigt. Er tritt vor dem M. lev. arc. br. 3 nach aussen und ist nur etwa bis zur Mitte des Ceratobranchiale 3 nach ventralwärts zu verfolgen.

Die Verzweigung des Truncus intestino-accessorius stimmt völlig mit der von *Proteus* überein. Die Muskeläste für den M. trapezius und den M. lev. arc. branch. 3 zeigen ganz die gleiche Anordnung wie dort. Der R. recurrens entsendet den Nervus lateralis inferior, welcher lateral vom 1. Spinalnerven nach hinten umbiegt.

Der R. recurrens ist verhältnissmässig klein. Er lässt die Arteria pulmonalis bisweilen lateral, bisweilen medial liegen und versorgt die Kehlkopfmusculatur, den M. interbranchialis 3, sowie die ventralen Theile des M. dorso-laryngeus, sendet den Mm. subceratobranchiales und dem M. cerato-hypobranchialis (durch die oben erwähnte Verbindung mit dem R. lingualis des 2. Kiemenbogennerven) Aeste und betheiltigt sich mit sensiblen, zwischen den Bündeln des M. interbranchialis hindurchtretenden Zweigen an der Versorgung des Bodens der Pharynxhöhle.

Der Verlauf der Nn. cutanei occipitales und der Nn. laterales bietet keine für die vorliegende Arbeit wichtigen Besonderheiten.

### III. N. hypobranchialis.

Er setzt sich, wie bei *Proteus*, aus dem 1. und 2. Spinalnerven zusammen. Einen N. occipitalis habe ich bei *Menobranchus* ebenfalls vergeblich gesucht.

1) Der 1. Spinalnerv theilt sich bei seinem Austritt aus dem den 1. Wirbel durchsetzenden Canal in einen stärkern dorsalen und einen schwächern ventralen Ast. Ein Spinalganglion und eine dorsale Wurzel fehlen.

Der dorsale Ast verzweigt sich an dem bei *Menobranchus* wohl gesonderten M. rectus capitis, dessen Zerfall in zwei Theile, einen Rectus und Obliquus capitis, angedeutet ist, und der übrigen ep-axonischen Längsmusculatur.

Der ventrale Ast verläuft zwischen der hypaxonischen Längsmusculatur, diese mit feinen Aesten versorgend, caudalwärts und kommt erst im Bereich des 3. Wirbels zum Vorschein, um sich mit einem viel stärkern Ast des 2. Spinalnerven zum N. hypobranchialis zu verbinden.

Dem 2. Spinalnerven fehlt ebenfalls eine dorsale Wurzel und ein Spinalganglion gänzlich. Die ventrale Wurzel durchsetzt die Lücke zwischen 1. und 2. Wirbel und zerfällt dann ebenfalls in einen dorsalen, der epaxonalen Musculatur zugewandten und einen ventralen Ast, welcher der hypaxonalen Längsmusculatur Zweige sendet und auch einen selbständigen Ast für den *M. lev. scapulae* (*N. thoracicus superior*) und dem *M. pectori-scapularis* (*omohyoideus*) und *rectus* (*N. thoracicus inferior*) abgibt. Der Hauptast bildet mit dem viel kleinern Ast des 1. Spinalnerven den *N. hypobranchialis*, dessen weiterer Verlauf und Verzweigung nicht von denen von *Proteus* abweicht.

### Erklärung der Abbildungen.

Tafel 25—31.

#### Abkürzungen.

##### I. Skelet und varia.

<i>Ant. pet. lat</i> Antrum petrosum laterale	<i>C. tr</i> Cartilago triquetra
<i>A. p. l</i> Aponeurosis lingualis	<i>C. tra</i> Trachealknorpel
<i>Ar. oc</i> Occipitalgelenk zwischen Condylus occipitalis und 1. Wirbel	<i>Cut</i> Cutis
<i>C. br. 1—4</i> Ceratobranchiale 1—4	<i>E</i> Epithelkörperchen
<i>Chy</i> Ceratohyale	<i>FVi</i> unteres Trigeminusloch
<i>Cl</i> Cartilago lateralis	<i>FVs</i> oberes „
<i>Coa</i> Cornu anterius hyoidei	<i>Fgl</i> Facies glenoidalis am ventralen Occipitalknorpel für den Zahnfortsatz des 1. Wirbels
<i>Coc</i> Condylus occipitalis	<i>FoV</i> Fossa ganglii Gasseri
<i>Cod</i> dorsaler Occipitalknorpel	<i>Fr</i> Frontale
<i>Cop</i> Cornu posterius hyoidei	<i>Hbr. 1, 2, 3</i> Hypobranchiale 1, 2, 3
<i>Cop. cbr. 1</i> aus dem <i>Cbr. 1</i> hervorgegangener Theil des <i>Cop</i>	<i>Hhy</i> Hypohyale
<i>Cop. hbr. 1</i> aus dem <i>Hbr. 1</i> hervorgegangener Theil des <i>Cop</i>	<i>Md</i> Mandibula
<i>Cop. hbr. 2</i> aus dem <i>Hbr. 2</i> hervorgegangener Theil des <i>Cop</i>	<i>M. i. c</i> Membrana intercartilaginea
<i>i</i> Ansatzfläche der betr. Theile an der Copula	<i>Mxs</i> Maxillare superius
<i>Cost. 2</i> Endverbreiterung des Rippenknorp. der Rippe des 2. Wirbels	<i>N</i> Nasale
<i>Cp</i> Copula, Basihyale	<i>Oc</i> occipitale Knorpelspange
<i>C. q</i> Cartilago quadrata	<i>Op</i> Operculum
<i>Cs</i> Corpus suprapericardiale	<i>O. t</i> Os triquetrum
	<i>Par</i> Parietale
	<i>Par sph</i> Parasphenoid
	<i>Pc</i> Procoracoid
	<i>Pct. 2</i> Processus transversus des 2. Wirbels mit Ansatz der Rippe

- Pf* Praefrontale  
*Ph* Pharynx  
*Pl.hm* Plica hyomandibularis  
*Pl.obr* „ omobranchialis  
*Pmx* Praemaxillare  
*Pt* knöchernes Pterygoid  
*Ptc* Pterygoidknorpel  
*r.a* vorderer Radius der Copula  
*r.ai* Ansatzfläche desselben an der Copula  
*r.p* hinterer Radius der Copula  
*r.pi* Ansatzfläche desselben  
*R.sq* Recessus squamosi  
*Sc* Scapula  
*5.6.Schlsp* 5. 6. Schlundspalte; als 1. ist die zwischen Kiefer und Hyoidbogen gerechnet  
*Sd, Sv* dorsale und ventrale Verbindung des Quadratknorpels mit dem Petrosium  
*Sl* Sinus lymphaticus, in welchem das Hinterende des hintern Zungenbeinhorns liegt  
*Sp* Knorpelspange zwischen dorsalem und ventralem Trigeminusloch  
*Spl* Epithelzapfen an der Rachenschleimhaut einer Tritonlarve, als Rest eines Spritzlochs aufgefasst  
*Spt* Vorsprung am Petrosium, mit welchem sich das knöcherne Pterygoid durch Syndesmose verbindet  
*Sq* Squamosum  
*St* Sternum  
*Sv* siehe *Sd*  
*Thy* Thymus  
*Tra* knorpeliger Trabekel  
*V.1* 1. Wirbel.

## II. Muskeln.

- Ah* M. abdomino-hyoideus, rectus hypobranchialis profundus  
*br* M. basiradialis  
*Cal* M. constrictor aditus laryngis  
*Cdm* M. cephalo-dorso-mandibularis  
*Cdmp* tiefe Abtheilung von *Cdm*  
*Cdms* oberflächliche Abtheilung von *Cdm*  
*Cdp* M. cephalo-dorso-pharyngeus  
*Chbr.1—3* Mm. ceratohypobranchiales (adductores arcuum branch.) (1) 2, 3.  
*Che* M. ceratohyoideus externus  
*Chi* „ „ internus  
*Cm* M. ceratomandibularis  
*Cpd, Cpv* M. cephalo-pharyngeus, dorsaler und ventraler Abschnitt bei *Triton taeniatus*  
*Dbr* Mm. depressores branchiarum  
*DI* M. dorsolaryngeus  
*Ds* M. dorsalis scapulae  
*Dtr* M. dorsotrachealis  
*Fa* Fibrae aberrantes  
*Fcr* „ cruciatae  
*Fil* „ interlaterales, Reste des M. interlateralis beim erwachsenen Salamander  
*F.p* Fascia pectoralis  
*Ggl* M. genio-glossus  
*Gh* M. geniohyoideus medialis  
*Ght* M. geniohyoideus tertius, ein accessorischer Bauch des *Gh*, welcher an der Spitze des hintern Zungenbeinhorns ansetzt.  
*Hgl* M. hyoglossus  
*Jb.1* M. interbranchialis 1  
*Jb.4* 1. u. 2. Portion des M. interbranchialis 4  
*Jb.5* 3. Portion des M. interbranchialis 4, welche sich aus einem M. interbranchialis 5 herleitet  
*Jh* M. interhyoideus  
*Jha* M. geniohyoideus lateralis des erwachsenen Salamanders  
*Jld* M. interlateralis (laryngeus) dorsalis = *Jlc* M. interlateralis caudalis  
*Jlv* M. interlateralis (laryngeus) ventralis = *Jlo* M. interlateralis oralis

- Jma* M. intermandibularis anterior  
*Jmp* " " poster.  
*Jr* M. interradialis  
*Jt* Inscriptio tendinea  
*L. a. b. 1—4* M. levator arcus branch.  
 1—4  
*L. a. b. 4 α, β* die beiden Köpfe des  
*L. a. b. 4*, von denen *L. a. b. 4 α*,  
 mit *L. a. b. 3* vereinigt, vom La-  
 byrinthknorpel, *L. a. b. 4 β* von  
 der Fascia dorsalis entspringt  
*Lat. d* M. latissimus dorsi  
*L. br. 1—3* Mm. levatores branchi-  
 arum 1—3  
*L. c<sup>o</sup>* Schädelursprung der spinalen  
 epaxonalen Längsmusculatur  
*Lev. bulb* M. levator bulbi  
*Ls* M. levator scapulae, α, β die  
 beiden Theile desselben bei *Tri-*  
*ton taeniatus*  
*M* M. masseter  
*M. i. q* M. inter ossa quadrata  
*Obl. a. int* M. obliquus abdominis  
 internus  
*Oh* M. omohyoideus

- O. inf* M. obliquus inferior  
*O. sup* M. obliquus superior  
*Pch* M. procoraco-humeralis  
*Pect* M. pectoralis  
*Rc<sup>o</sup>* Ursprung des M. rectus capitis  
 an der Occipitalspange  
*R. ext* M. rectus externus  
*R. inf* " " inferior  
*R. int* " " internus  
*R. sup* " " superior  
*S. c. b* Mm. subceratobranchialis  
*Sphe* M. quadrato-pectoralis (sphincter  
 colli)  
*Sth* M. sternohyoideus (rectus hypo-  
 branchialis posterior), α, β, γ Theile  
 desselben  
*Temp* M. temporalis  
*Tr* M. trapezius  
*Tr. 1* am Schädel entspringende  
 Abtheilung desselben  
*Tr. 1<sup>o</sup>* Ursprungsstelle desselben  
 am Schädel  
*Tr<sup>α</sup>, Tr<sup>β</sup>* die beiden Abtheilungen  
 des M. trapezius bei *Triton tae-*  
*niatus*.

## III. Nerven.

- I* N. olfactorius  
*II* N. opticus  
*III* N. oculomotorius  
*IV* N. trochlearis  
*V* N. trigeminus  
*VI* N. abducens  
*VII* N. facialis  
*VIII* N. acusticus  
*IX* N. glossopharyngeus  
*X* N. vagus  
*zv* ventrale Wurzel des occipitalen  
 Nerven, *Rv, Rd* ventraler u. dor-  
 saler Ast desselben  
*1. SpN* 1. Spinalnerv  
*2. SpN* 2. Spinalnerv  
*L. i* N. lateralis inferior  
*L. m* " " medius  
*L. s* " " superior  
*MdV* R. mandibularis V, 3. Tri-  
 geminusast  
*MaxV* R. maxillaris superior V,  
 2. Trigeminasast  
*n. alv* N. alveolaris VII  
*n. br. 2, 3* 2., 3. Kiemenbognerv  
*Nn. card. symp* Nn. cardiaci sym-  
 pathici  
*n. c. m. lat. V* N. cutaneus mandi-  
 bulae lateralis V  
*nc. o. a* Nn. cutanei occipitales an-  
 teriores  
*nc. o. p* Nn. cutanei occipitales poste-  
 riores  
*n. c. retr. IX* N. cutaneus retrocur-  
 rens IX  
*n. hybr* N. hypobranchialis  
*N. i* N. intestinalis X  
*Opr* N. ophthalmicus profundus  
*Os* N. ophthalmicus superficialis.  
 1. Trigeminasast  
*r. acc* Rr. musculares für den M. tra-  
 pezius

- r. card. X* R. cardiacus vagi  
*r. c. j. VII* Rr. cutanei jugulares VII  
*r. c. j. IX* " " " IX  
*r. c. j. n. br. 2 u. 3* Rr. cutanei jugulares des 2. u. 3. Kiemennerven  
*r. c. m. lat. V* R. cutaneus mandibulae lateralis V  
*r. c. m. lat. VII* R. cutaneus mandibulae lateralis VII  
*r. c. m. med. VII* R. cutaneus mandibulae medialis VII  
*r. j. VII+IX* R. jugularis VII+IX  
*r. im. V* R. intermandibularis V  
*rl. X* R. laryngeus vagi  
*r. ling. IX* R. lingualis IX  
*r. ling. n. br. 2* R. lingualis n. branchialis 2  
*r. ling. n. br. 3* R. lingualis n. branchialis 3  
*r. m. a. che* R. muscularis anterior m. ceratohyoidei externi aus dem R. jugularis  
*r. m. chi. X* R. muscularis m. ceratohyoidei interni X  
*r. praetr. IX* R. praetrematicus IX  
*r. rec. int. X* R. recurrens intestinalis X  
*r. rec. n. br. 2* R. recurrens n. branchialis 2  
*Symp* sympathische Nerven  
*Tr. i. a* Truncus intestino-accessorius.

## IV. Gefäße.

- A. br. 1—4* Arteriae branch. 1—4  
*A. c. ao. d, s* Arcus aortae dexter, sinister  
*A. ling* Arteria lingualis  
*A. m. j* Arteria mandibulo-jugularis  
*A. m. j. r. j* Arteria mandibulo-jugularis, ramus jugularis  
*Aml* Arteria mandibularis lateralis  
*Anm* Arteria mandibularis medialis  
*A. oph* Arteria ophthalmica  
*A. p* " pulmonalis  
*A. ph. v* " pharyngea ventralis  
*A. p. l* " petrosa lateralis  
*A. p. n* " palato-nasalis  
*Arc. art. 1—4* 1.—4. Arterienbogen  
*Art. b* Arteria bulbi arteriosi  
*A. temp* " temporalis  
*A. v. c* " vertebralis collateralis  
*C. c* Carotis communis  
*C. d* Carotisdrüse  
*C. e* Carotis externa  
*C. i* Carotis interna  
*D. C* Ductus Cuvieri  
*E* Epithelkörperchen  
*Tr. art* Truncus arteriosus  
*V. br. e* Vena brachialis externa  
*V. br. 1—3* 1.—3. Kiemenvene  
*V. fac* Vena facialis  
*V. j. e* Vena jugularis externa  
*V. j. i* " " interna  
*V. ling. a* Vena lingualis anterior  
*V. ling. p* " " posterior  
*V. m. i* Vena mandibularis interna  
*V. ph. p* " pharyngo-palatina  
*V. p. l* " petroso-lateralis  
*V. r* " reuniens  
*V. sl* " sublingualis  
*V. th. a* " thyreoidea advehens  
*V. th. r* " " revehens.

Sämtliche Zeichnungen, mit Ausnahme der Figg. 42a, b, c und 49, wurden nach unter dem Präparirmikroskop angefertigten Präparaten gezeichnet. Die Umriss- und möglichst viele Einzelheiten wurden unter dem Zeichenprisma festgelegt und dann die Ausführung unter Betrachtung bei stärkerer Vergrößerung im Einzelnen vollendet.

## Tafel 25.

Fig. 1. Das Hyoidkiemenbogenskelet ist aus einer neugeborenen Larve von *Salamandra maculosa* mit den ihm eigenen Muskeln herauspräpariert und, nach Entfernung sämtlicher Weichtheile ausser den Nerven auf der linken Seite, von der Mundhöhenseite her gezeichnet. 14 : 1.

Fig. 2. Ein gleiches Präparat, von der ventralen Seite her gesehen. 14 : 1.

Fig. 3. Ein gleiches Präparat wie Fig. 2 von einer 3 Monate alten, im Aquarium gefütterten Larve. Die Muskeln sind an der rechten Seite abpräpariert. Der Verlauf der Nerven ist ein etwas anderer als in Fig. 2. An der linken Seite ist auch der *M. cerato-hyoideus externus* (*Che*) und der Ursprung des *M. interhyoideus* (*J. h*) stehen geblieben. 14 : 1.

Fig. 3a. Hyoid-Kiemenbogenskelet einer ältern Salamanderlarve von der dorsalen Seite, ausgezeichnet durch das Vorhandensein eines rudimentären Hypobranchiale 3 (*Hbr. 3*). 14 : 1.

Fig. 4. Kopf einer neugeborenen Salamanderlarve, schräg von dorsal und rechts gesehen. Der Augapfel ist unter Schonung der Augenmuskeln und -nerven entfernt. 14 : 1.

Von der Kiemenregion ist nur die Haut und das die dorsalen Kiemengefäße, Muskeln und Nerven umgebende Bindegewebe abpräpariert. Die über den dorsalen Enden der Kiemenbogen verlaufende grosse, sich später in die Vena jugularis externa umwandelnde Vene ist ebenfalls entfernt.

Fig. 5. Hintere Hälfte des Knorpelcraniums einer neugeborenen Salamanderlarve. Die Kopfnerven II, III, IV und VI sind nach dem Präparat genau eingetragen. Die Verzweigung des IX. und X. ist schematisirt. 14 : 1.

Die in diesem Stadium bereits vorhandene Anlage der Deckknochen ist wegen ihrer Feinheit und Durchsichtigkeit unter dem Präpariermikroskop nur unter Anwendung besonderer Färbung zu erkennen und hier nicht gezeichnet worden.

## Tafel 26.

Fig. 6. Kopf einer gleichen Larve, Seitenansicht. 14 : 1.

Fig. 7. Dasselbe Präparat, etwas nach rechts gedreht, so dass es schräg von der Seite und von dorsal gesehen wird. Die *Mm. masseter*, *cephalo-dorso-mandibularis* und *cerato-mandibularis* sind entfernt, so dass vor dem Quadratknorpel (*C. q*) der 3. Trigeminusast, *R. mandibularis*, frei liegt, hinter dem Quadratknorpel die Seitenwand des Labyrinthknorpels mit dem Austritt des *Facialis*, dem *N. alveolaris* (*n. alb*), der IX-VII-Anastomose, dem *R. praetrematicus* IX (*r. praetr. IX*), der *Carotis interna* (*C. i*), der *Vena petrosa lateralis* (*v. pl*) und dem Verlauf des *R. posttrematicus* IX sichtbar wird. Auch die *Mm. levatores arc. branch.* 1, 3 und 4 $\alpha$  sind an ihrem Ursprung am Schädel abgelöst und in der Nähe ihres Ansatzes abgeschnitten, so dass die Lage der Kiemenbognerven zu den Kiemenvenen, zur Wurzel des Aortenbogens und

zur Vena jugularis interna zu erkennen ist und die Abgabe feiner, dorsaler Rr. pharyngei an die Schleimhaut des Rachens zu sehen ist.

Fig. 8. Ventralansicht des Kopfes einer Salamanderlarve. 14 : 1.

An der rechten Seite sind die Mm. intermandibularis posterior (*Jm. p*), interbranchialis 1 (*Jb. 1*) und an cephalo-dorso-mandibularis (*Cdm*), sowie ein Theil des innern Blattes der Haut des Kiemendeckels fortgenommen. Die einer untergegangenen Schlundspalte entsprechende Schleimhautfalte zwischen Kiefer- und Hyoidbogen, Plica hyomandibularis (*Pl. hm*), liegt in Folge dessen frei, und an der medialen Seite des rechten M. ceratohyoideus externus ist der Eingang zu der 1. bleibenden Kiemenspalte der Larve zwischen Hyoid- und 1. Kiemenbogen zu sehen. Diese Kiemenspalte wird seitlich vom M. ceratohyoideus externus, medial vom Ceratobranchiale 1 und vom M. ceratohyoideus internus begrenzt (vgl. Fig. 1—3). Durch die Plica hyomandibularis schimmert der seitliche Rand des M. interhyoideus und der vordere Theil des M. ceratohyoideus externus durch. Vgl. auch Fig. 9. -

Fig. 9. Das gleiche Präparat in der gleichen Lage, nachdem an der rechten Seite auch der M. interhyoideus; die den Kiemendeckel bildende Hautduplicatur und die Haut der Brust entfernt ist.

Man erkennt an der medialen Seite des rechten M. ceratohyoideus externus die 1. Kiemenspalte in ihrer ganzen Ausdehnung und neben der Mittellinie das System des M. rectus hypobranchialis in seiner Lage zu den ventralen Glossopharyngeus- und Vagusmuskeln, Mm. ceratohypobranchiales (*Ch. br. 1—3*), ceratohyoideus internus (*Ch. 1*), zu der Carotis externa (*C. e*) und den Nerven, N. hypobranchialis (*n. hybr*), R. lingualis IX (*r. ling. IX*) und R. retrocurrens cutaneus IX (*r. c. retr. IX*). Auf der linken Seite ist das innere Blatt der den Kiemendeckel bildenden Hautduplicatur mit dem M. interbranchialis 1 stehen gelassen. An seiner ventralen Seite verläuft eine rückläufige Arterie, ein Zweig der Art. carotis externa, und neben ihr der N. cutaneus retrocurrens IX.

Fig. 10. Der Kehlkopfeingang und seine Musculatur von der dorsalen Seite. 2 Monate alte Larve. 21 : 1.

Die den Schliessmuskel (*C. al*) und die Mm. laryngei (interlaterales, *Jlv* u. *Jld*) versorgenden Nerven sind nach einer Serie eingetragen.

Das rothe Kreuzchen an der rechten Seite bezeichnet die Stelle, an welcher bei jüngern Embryonen eine die 5. Kiemen-(6. Schlund-) Spalte markirende Verbindung zwischen Epithel der äussern Haut (Plica omobranchialis) und der Pharynxschleimhaut besteht.

Fig. 11. Die Kehlkopfgegend einer ältern Larve bei beginnender Metamorphose, von der ventralen Seite her gesehen. 21 : 1.

Fig. 12 u. 13. Skizzen des Gehirns der neugeborenen Salamanderlarve, Fig. 12 von der dorsalen, Fig. 13 von der ventralen Seite gesehen. Die Kopfnerven wurden bis ins Einzelste genau unter dem Zeichenapparat nachgezeichnet. In Fig. 13 ist *z. v* nach den Befunden an einer andern Salamanderlarve und einer *Triton*-Larve schematisch ergänzt. Acusticus und Facialis waren an den Präparaten verstümmelt. Ursprung und Verzweigung sind nicht vollständig.

## Tafel 27.

Fig. 14. Seitenansicht der Kiemen- und Hyoidregion einer 2 Monate alten Salamanderlarve, nachdem ausser den *Mm. cephalo-dorso-mandibularis*, *intermandibularis anterior* und *posterior*, *interhyoideus*, *interbranchialis 1*, *ceratohyoideus externus* und *internus*, sowie den *Mm. cerato-hypobranchiales* und *subceratobranchiales* und *levator arc. branch. 1—3* das Ceratohyale, Ceratobranchiale 1, 2 und 3 entfernt sind. Der Schultergürtel ist ebenfalls abgetrennt. Man sieht von der Seite in die Rachenhöhle, und dorsal (links) von derselben erblickt man einen Theil der Schädelbasis, hinter dem Ceratobranchiale 4 (*Cbr. 4*) die Anordnung des *M. dorso-laryngeus (Dl)*, *interbranchialis 4 (Jb. 4 u. 5)*, *Levator scapulae (Lsc)* und *trapezius (Tr)* zu einander und zum *Ligamentum branchio-pericardiacum (L. br. p)* und zur *Art. pulmonalis (A. p)*. Der *N. lateralis inferior (Li)* durchsetzt gewöhnlich den *M. omohyoideus (Oh)* nicht, sondern verläuft an seiner medialen Seite.

In der rechten Hälfte des Bildes sieht man die Anordnung des *M. rectus hypobranchialis* und seinen Uebergang in den *Rectus abdominis* und *Obliquus abdominis internus*, sowie seine Beziehungen zum *M. omohyoideus*.

Der Ursprung und Verlauf der *Arteria petrosa lateralis (Apl)* ist nicht der gewöhnliche. Meist entspringt sie erst oral vom *Operculum (Op)*, von der *Carotis interna* und wendet sich caudal vom *Facialis* zum *Antrum petrosum laterale* (vgl. Fig. 41). 14 : 1.

Fig. 15. Kopf einer 2monatigen Salamanderlarve, von der Dorsal-seite. 14 : 1.

Die *Mm. lev. arc. branch. 1, 3 u. 4* sind bis auf die Ansätze an den *Ceratobranchialia* entfernt. Dadurch ist die Bildung der Wurzel des Aortenbogens, der *Art. pulmonalis (Ap)* und die Lage des IX. und der Kiemenbogensnerven zu ihnen und zum Dach der Pharynxhöhle ersichtlich. Abweichend vom gewöhnlichen Verhalten entspringt hier die *Art. mandibulo-jugularis (A. m. j)* caudal vom 2. Kiemenbogensnerven, nicht zwischen ihm und IX.

Fig. 16. Copula, Radien und hinteres Zungenbeinhorn des erwachsenen Salamanders, von der ventralen Seite.

Fig. 17. Das gleiche Präparat, von der dorsalen Seite gesehen. 3,5 : 1.

Fig. 18. Vorderes Zungenbeinhorn, Ceratohyale, von der dorsalen Seite.

Fig. 19. Dasselbe, von der ventralen Seite gesehen. 3,5 : 1.

Fig. 20. Zungenbein-Kiemenbogenapparat eines Salamanders in der Metamorphose. 14 : 1.

Rückbildung des Copulastiels, der *Ceratobranchialia 2, 3, 4*, der Spitze des *Ceratobranchiale 1* und des *M. ceratohyoideus externus*. Der *M. ceratohyoideus internus* vergrössert sich und dehnt Ursprung und Ansatz aus. Das Vorkommen eines rudimentären *Hypobranchiale 3* ist eine Seltenheit.

Fig. 21. Copula, Hypohyale mit beginnender Loslösung des Ceratohyale von demselben während der Metamorphose. 14 : 1.

Fig. 22. Rechte Hälfte des Zungenbeinskelets des erwachsenen Salamanders, von der medialen Seite gesehen. 3,5 : 1.

Fig. 23. Dasselbe Präparat, von der ventralen Seite. 3,5 : 1.

Fig. 24. Zungenbeinskelet und -muskeln des erwachsenen Salamanders, schräg von der Seite gesehen. 3,5 : 1.

Es ist hier ein accessorischer Muskel, *M. genio-hyoideus tertius* (*g. h. d*), entwickelt, welcher dem Gebiet des *N. hypobranchialis* angehört.

## Tafel 28.

Fig. 25. Das gleiche Präparat nach Entfernung des *M. rectus hypobranchialis superficialis* (*genio-hyoideus medialis*).

Der Ansatz der Radien an der Copula rechts ist abnorm.

Das Bild zeigt den Bau des *M. genio-glossus* (*G. gl*).

Fig. 26. Seitenansicht des Kopfes und der Kiemenregion des erwachsenen Salamanders. 3,5 : 1.

Nach Entfernung der Haut und der grossen Giftdrüse ist nur das Bindegewebe und der grosse Lymphsinus, in welchem das hintere Zungenbeinhorn liegt, fortpräparirt. Alle übrigen Weichtheile sind sorgfältig geschont. Das hintere Zungenbeinhorn ist mit einem feinen Haken mit-samt dem hintern Rande des *M. quadrato-pectoralis* zur Seite und nach vorn gebogen, um den Einblick in die Gegend der Arterienbogen und der Kiemenbogennerven frei zu machen.

Fig. 27. Der Kopf des erwachsenen Salamanders, von der ventralen Seite gesehen. 3,5 : 1.

An der rechten Seite ist nur der *M. intermandibularis* (*posterior*) entfernt, an der linken ausserdem die *Mm. inter ossa quadrata* (*M. i. q*), und *M. quadrato-pectoralis* (*Sphc*). Die linke Hälfte des Schultergürtels war ebenfalls entfernt worden. Von dem rechts geschlossenen Lymphsinus (*S. l*) ist links die ventrale Hälfte abgetragen. Beide Lymphsinus sind in Folge der Injection des Präparats stark ausgedehnt und in der Dehnung fixirt.

Fig. 28. Ventralansicht des Schädels eines erwachsenen Salamanders. 3,5 : 1.

Ubergreifen des *R. intermandibularis V* (*r. im. V*) in das Gebiet des *Facialis*, Versorgung einzelner Bündel des *M. geniohyoideus lateralis* und *M. inter ossa quadrata*.

Fig. 29. Seitenansicht der Kiemenregion des erwachsenen Salamanders. 3,5 : 1.

Schultergürtel, *M. cephalo-dorso-mandibularis*, *M. quadrato-pectoralis*, *M. inter ossa quadrata* sind, letzterer bis auf den Ursprung am *Os quadratum*, entfernt. Ebenso ist der Zungenbeinapparat fortgenommen.

Fig. 30. Kehlkopfmuskeln des erwachsenen Salamanders, von der ventralen Seite gesehen. 21 : 1.

Der *Truncus arteriosus*, welcher mit der Zwischensehne der Mittel-

linie [welche beide Seiten des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* (*C. d. p*) verbindet] (*L. a'*), fest verwachsen ist, wurde mit einem Häkchen nach vorn umgeschlagen.

Fig. 31. Die rechte Cartilago lateralis und die Trachealknorpel der rechten Seite. 21 : 1.

Fig. 32. Die linke Cartilago lateralis und der Ansatz des *M. dorso-laryngeus*. 21 : 1.

Fig. 33. Kehlkopf des erwachsenen Salamanders, von der ventralen Seite. 21 : 1.

Abnorme Entwicklung von *F. cr*, welche sich von einem *M. laryngeus* (interlateralis) ventralis ableiten lassen.

#### Tafel 29.

Fig. 34. Kopf des erwachsenen Salamanders mit vorgestreckter Zunge, von der Ventralseite präparirt. 3,5 : 1.

Links sind die *Mm. intermandibularis* (posterior, *J. m. p*), *geniohyoideus lateralis* (*Jh. α*), *inter ossa quadrata* (*M. i. q*), *quadrato-pectoralis* (*Sphc*) bis auf ihre Ursprünge abgeschnitten; der Lymphsinus (*Sl*) ist eröffnet.

Rechts sind die genannten Muskeln von der Mittellinie nach der Seite umgeklappt. Man sieht auf ihre Dorsalfläche. Der grosse Lymphsinus, in welchem das Hinterende des *M. ceratohyoideus internus* steckt, ist uneröffnet. *M. geniohyoideus medialis*, *sternohyoideus* und *abdomino-hyoideus* (*Gh*, *Sth*, *Ah*) sind nahe an ihren Ursprüngen abgeschnitten. Das Präparat zeigt die mit dem Vorstrecken der Zunge verbundene Veränderung der Stellung des Zungenbeinskelets.

Fig. 35. Kopf des erwachsenen Salamanders, von der ventralen Seite her. 3,5 : 1.

Ruhestellung des Zungenbeinapparats. Das Präparat ist in ähnlicher Weise hergerichtet, wie die linke Seite des vorigen. Der *M. abdomino-hyoideus* (*Ah*) und der am hintern Zungenbeinhorn ansetzende Bauch des *M. sternohyoideus* (*Sth. α*) sind erhalten.

Die Figur zeigt ausserdem die Verzweigung der *Art. carotis externa* (*Ce*), der *Vena mandibularis interna* (*V. m. i*), *Vena sublingualis* (*Vsl*) und *lingualis anterior* (*V. ling. a*), welche letztere zum Gebiet der *Vena thyreoidea advehens* (*V. th. a*) gehört und neben dem *N. hypobranchialis* zur *Thyreoidea* verläuft. Die *Vena sublingualis* ergiesst ihr Blut in die *Vena pharyngo-palatina*, einen Ast der *Vena jugularis interna*. Die vielfachen Windungen der Arterien und Nerven sind auf die mit der Vorstreckung der Zunge verbundene Verschiebung der Theile berechnet. In Fig. 34 sind sie daher ausgeglichen.

Fig. 36. Die an der Copula entspringenden und ansetzenden Muskeln. 21 : 1.

Die *Vena lingualis posterior* (*V. ling. p*) verläuft dorsal vom hintern Zungenbeinhorn und zwischen der ventralen Pharynxwand und den Arterienbogen als *Vena pharyngea ventralis* neben der gleichnamigen Arterie (Fig. 34 *A. ph. v*) zum *Ductus Cuvieri* oder dem beide Seiten verbindenden Venenbogen (*V. r* Fig. 34).

Fig. 37. Kopf des erwachsenen Salamanders, von der Dorsalseite. 3,5 : 1.

Auf der linken Seite sind die Mm. temporalis, masseter, cephalo-dorso-mandibularis, trapezius und die epaxonische spinale Längsmusculatur entfernt. Die dorsalen Hälften der Mm. cephalo-dorso-pharyngeus und dorso-laryngeus sind abgeschnitten.

Fig. 38 u. 39. Gehirn des erwachsenen Salamanders. 3,5 : 1. Fig. 38 von der dorsalen, Fig. 39 von der ventralen Seite gesehen.

#### Tafel 30.

Fig. 40. Seitenansicht der Verzweigung des N. glossopharyngeus und N. vagus. Das Präparat ist aus dem der Fig. 29 zu Grunde liegenden durch Entfernung der Mm. trapezius und cephalo-dorso-pharyngeus hervorgegangen.

Fig. 41. Die mediale Wand des Antrum petrosum laterale (Seitenfläche des Os petrosum) mit Gefäßen und Nerven. 21 : 1.

Squamosum und Quadratknorpel sind abgelöst; die den Quadratknorpel mit dem knorpeligen Rest des Trabekels verbindende Knorpelspanne ist bei *Sp* durchschnitten. Ebenso ist die Verbindung des Quadratknorpels mit dem knorpeligen Limbus des vom Operculum (*Op*) bedeckten Foramen ovale bei *L* durchtrennt.

Fig. 42a, b u. c. Mm. lev. arc. br. 3 und 4, dorsolaryngeus und interbranchialis 4 von einer *Triton*-Larve (*Triton alp.* oder *taeniatus*).

a Rechte Seite, von medial und vorn gesehen; b rechte Seite, von lateral und hinten gesehen; c linke Seite, von lateral und hinten gesehen.

Die Figuren sind nach einer Frontalschnittserie (in etwa 30facher Vergrößerung) hergestellt, in welcher sich der Rest einer 5. Kiemenpalte (*6. Schlsp*) fand.

Fig. 49. Seitenansicht der Occipitalregion einer *Triton*-Larve nach Entfernung des Schultergürtels und des Hyoid-Kiemenbogenapparats. Die Figur ist nach einer Frontalschnittserie hergestellt, in welcher ein occipitaler Nerv (*zv*) gefunden wurde. ca. 14 : 1.

Fig. 50. Linke Seite der hintern Hälfte der Schädelwand einer *Triton*-Larve, von der mediale Seite gesehen. 21 : 1.

Die Figur ist nach einem Präparat unter dem Zeichenprisma gezeichnet. Der occipitale Nerv *zv.R.v* (ventraler Ast) und *zv.R.d* (dorsaler Ast), ist nach einer Frontalschnittserie eingetragen. In dem der Figur zu Grunde liegenden Präparat fand er sich nicht.

Fig. 52. Seitenansicht der Kiemenregion von *Triton taeniatus*. Die Figur entspricht der Fig. 29 von *Salamandra maculosa*. ca. 10 : 1.

Fig. 53. Kehlkopf von *Triton taeniatus* von der dorsalen Seite gesehen. 21 : 1.

Fig. 54. Zungenmuskeln von *Triton taeniatus*. ca. 10 : 1.

Die Zunge ist nach Durchtrennung der Copula nach vorn über den Unterkiefer (*Md*) aus dem Maul herausgeschlagen. Die ventrale Seite mit der Copula und den Radien ist so nach oben gekehrt.

## Tafel 31.

Fig. 43. Uebersichtsbild. Frontalschnitt mit Rest der 5. Kiemen-  
spalte hinter dem Ceratobranchiale 4. ca. 20 : 1.

Fig. 44. Der von einem Kreis umzogene Theil der Fig. 43 bei  
etwa 300facher Vergrößerung.

Die Figur zeigt die Epithelverbindung zwischen äusserer Haut  
(*Pl. obr*) und Pharynx (*Ph*).

Fig. 45. Suprapericardialkörper einer Salamanderlarve. ca. 200 : 1.  
*e* Epithelzellen, *c* embryonalen Knorpelzellen ähnliche Zellen.

Fig. 46. Frontalschnitt durch den Kehlkopfeingang einer *Triton*-  
Larve (*Triton alpestris* oder *taeniatus*). ca. 50 : 1.

Fig. 47. Aus 12  $\mu$  dicken Frontalschnitten combinirtes Schema,  
welches die Lage des als Rest eines Spritzlochs aufgefassten Epithel-  
zapfens (*Spl*) zeigen soll. ca. 50 : 1.

Fig. 48. Schnitte durch den Epithelzapfen bei stärkerer Vergrös-  
serung (ca. 500 : 1). Fig. 48 *a* Arterie, Fig. 48c *Spl* Lumen im Epithel-  
zapfen.

Fig. 51. Frontalschnitt durch den Durchtritt des rechten Occi-  
pitalnerven durch die Schädelwand. ca. 50 : 1.

Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

# Ueber die Prothorakalstigmien der Dipterenpuppen.

Von

Dr. J. C. H. de Meijere in Hilversum.

Hierzu Tafel 32—35.

Es war im Jahre 1740, als RÉAUMUR im 4. Band seiner schönen Mémoires die Metamorphose von *Eristalis tenax* L. beschrieb. Wohl eine der merkwürdigsten Thatsachen, welche dieselbe darbot, war die Entwicklung der dem Puparium eigenthümlichen Stigmenhörner. In seiner bekannten geistreichen Weise giebt der scharfsinnige Autor eine für seine Zeit eingehende Schilderung von der Bildungsweise dieser Anhänge am Prothorax der Puppe und von ihrem Durchbruch durch die erhärtete Larvenhaut.

Obgleich seitdem in mehreren Aufsätzen späterer Autoren Ergänzungen hierzu geliefert wurden, blieb doch bis zur letzten Zeit von dem genauen Verhalten dieser Organe soviel in Dunkel gehüllt, namentlich auch in Hinsicht auf den Vergleich mit andern Dipterenpuppen, dass mir eine neue Untersuchung nicht überflüssig erschien. Da ergab sich zunächst, dass alle die in mannigfacher Bildung als Prothorakalhörner, Tracheenkiemenbüschel u. s. w. bei diesen Puppen auftretenden Anhänge mit in Betracht zu ziehen waren, zumal auch von diesen in den meisten Fällen keine genauere, namentlich keine bei stärkerer Vergrößerung vorgenommene Untersuchung vorlag.

Es schienen mir diese Untersuchungen auch besonders deshalb nicht ohne Interesse, weil wiederholt diese Prothorakalanhänge der Dipteren als Homologa von Flügeln gedeutet wurden, wofür besonders ihre Anordnung und ihre Bildung aus denjenigen der Flügel ähnlichen Imaginalscheiben die Gründe lieferten.

Was die Literatur über unser Thema anlangt, so ist mir keine Abhandlung bekannt, welche sich speciell mit demselben befasst. Mehr-

mals werden die Prothorakalanhänge und ihre Entwicklung aber in den Arbeiten erwähnt, welche über die merkwürdige Entwicklung der Musciden erschienen sind; es wird hier genügen, nur die Namen WEISMANN, KOWALEVSKY, VAN REES, GANIN anzuführen. Dann finden sich eine Menge von Angaben über die Gebilde in der umfangreichen aber sehr zerstreuten Literatur über die Dipterenmetamorphosen; doch enthalten diese meistens nur so viel über dieselben, wie mit der Lupe zu beobachten ist. Es ist überhaupt sehr schwer, alle bezüglichen Angaben nachzusehen, und es würde dies für unser Ziel auch nicht die Mühe lohnen, indem die Angaben zum richtigen Verständniss des Entwicklungsganges wenig beitragen, wie werthvoll sie in anderer Hinsicht auch sein mögen. Ich habe dieselben denn auch nur erwähnt, wenn ich darin eine mehr in Details sich begebende Beschreibung fand, welche mir zur Bestätigung oder Ergänzung meiner Befunde und Schlüsse von Werth erschien. Doch bin ich mir wohl bewusst, dass mir einige derselben aller Wahrscheinlichkeit nach entgangen sein werden; doch werden dieselben immerhin wohl keine sehr wichtigen vergleichenden Betrachtungen enthalten. Eine Beschreibung der Verhältnisse eines Organs bei einer Reihe von Thieren ist eben nicht einer vergleichend-anatomischen Untersuchung gleich zu stellen; dafür liefert dieselbe eben erst das Material.

Weil die sich auf unser Thema beziehenden Angaben meistens sehr fragmentarisch sind und ich dieselben immer an geeigneter Stelle zu besprechen haben werde, verzichte ich hier, um Wiederholungen zu vermeiden, auf einen ausführlicheren historischen Ueberblick.

Weil hier besonders einfache und instructive Verhältnisse vorliegen, fange ich mit den Mycetophiliden an.

Von diesen wurde zuerst die Puppe von *Bolitophila cinerea* MEIG. von mir untersucht. Dieselbe zeigt 8 Stigmenpaare, nämlich 1 Paar am Prothorax und je 1 Paar an den 7 ersten Abdominalringen. Diejenigen des Prothorax springen nur sehr wenig vor und zeigen sich den Abdominalstigmen ähnlich gebildet. Alle Stigmen (Fig. 11 t) haben hier die Form runder Scheibchen, welche einige in Kreisen angeordnete ovale Stellen aufweisen, durch welche der Gasaustausch von Statten geht. Ob diese Stellen wirkliche Oeffnungen sind oder ob sie noch mit einer wenn auch äusserst dünnen Membran verschlossen sind, lässt sich, wie in vielen eben solchen Fällen, schwer mit Sicherheit sagen; ich möchte deshalb für dieselben den Namen Stigmentüpfel anwenden, wie ja auch von den Botanikern die dünnen, bisweilen auch durchbohrten Stellen der Pflanzenzellmembranen Tüpfel genannt werden.

Nach innen zu setzt sich an diesen Stigmen die Trachee an, welche aber erst eine Strecke weit vom Stigma entfernt den charakteristischen Spiralfaden zeigt. Besonders an den Hinterleibsstigmen ist neben denselben je eine narbenartige Stelle (Fig. 11 *an*) sichtbar, welche durch einen soliden Strang mit dem Unterende des distalen, des Spiralfadens entbehrenden Theiles der Trachee verbunden ist. Es zeigen diese Stigmen somit denselben Bau, welcher auch bei den entsprechenden Organen der Dipterenlarven vorherrschend ist. Auch bei diesen finden sich nicht die gewöhnlichen offenen Stigmen der meisten Insecten, sondern eine Tüpfel tragende Stigmenplatte. Es bildet sich hier nämlich vor jeder Häutung an der zum Stigma ziehenden Trachee eine Wucherung, welche später hohl wird und aus deren nach der Häutung unmittelbar unter der dünnen Chitinschicht der Haut liegenden Endpartie die neue Stigmenplatte hervorgeht. Der distalwärts von dieser Wucherung liegende Theil der alten Trachee fällt dann zu einem soliden Strang, dem Narbenstrang, zusammen.

In einer frühern Publication (25), in welcher sich eine Anzahl ebenso gebildete Stigmen von Dipterenlarven beschrieben finden, habe ich das an der Körperoberfläche liegende Ende dieses Stranges als äussere Stigmennarbe, das proximale, mit der Trachee zusammenhängende Ende als innere Stigmennarbe unterschieden. Auch hier ist das sich dem Tüpfelstigma anschliessende Tracheenende ohne Spiralfaden, zeigt aber innen meistens einen dichten Besatz von verfilzten, oft verzweigten Haaren, weshalb ich diesem Abschnitt den Namen Filzkammer beilegte. Die innere Stigmennarbe findet sich immer ganz unten in der Filzkammer. Das distale Ende letzterer trägt hier öfters eine ganze Anzahl kurzer Aeste mit erweiterten Endtheilen, welche ich als Knospen angeführt habe und welche meistens an der Spitze je einen „Tüpfel“ aufweisen. Die Knospen mit ihren Tüpfeln bilden zusammen den eigenthümlichen Athmungsapparat, welcher als Tüpfelstigma unterschieden sein möge. In der Anzahl und Anordnung der Knospen finden sich grosse Verschiedenheiten. Die Hinterstigmen der meisten Muscidenlarven besitzen 3 Knospen, welche aber öfters sehr gross und dann von einem besondern Balkensystem gestützt sind (z. B. bei *Calliphora*, *Musca*, *Gastrophilus* etc.). Dagegen ist an den Hinterstigmen vieler Agromyzinen und an den Vorderstigmen der meisten Eumyiden die Zahl der Knospen eine grössere; im extremsten Falle sind deren sogar ein paar Hundert vorhanden (Vorderstigmen von *Hydromyza livens* FALL., Hinterstigmen von *Hypoderma bovis* L. etc.).

Aus der Bildungsweise dieser Stigmen geht hervor, dass, wenn auch im fertigen Zustande an denselben wirkliche Oeffnungen nachweisbar sein sollten, diese doch niemals den gewöhnlichen Stigmen, wie solche bei den meisten Insecten vorhanden sind, homolog sind; es sind dann eben nur ganz secundäre Lücken in der Chitinschicht, welche das Tüpfelstigma überzieht.

Auch andere Autoren, z. B. MIK (30) und VÖGLER (43), welche eben solche Larvenstigmen genauer untersuchten, kamen zu dem Schlusse, dass hier immer durch dünne Membranen verschlossene Stellen vorliegen. Gerade unlängst hat Letzterer noch besonders auf diese Thatsache hingewiesen und namentlich für die Larven von *Teichomyza fusca* die Tüpfel als geschlossen beschrieben, während auch bei *Limosina ciliosa* ROND. „die mikroskopischen Bilder, die den entscheidenden Eindruck des Geschlosseneins machen, die Mehrzahl bilden, so dass man die Ausnahmen auf optischen Trug wird zurückführen dürfen, der bei der Form und dem starken Lichtbrechungsvermögen der fraglichen Theile sehr wohl möglich ist“. Dagegen sollen nach WANDOLLECK (45) bei der Larve von *Platycephala planifrons* F. wirkliche Spalten vorhanden sein.

In mehreren Fällen habe ich bei den Puppenstigmen eine die Tüpfel verschliessende Membran mit Bestimmtheit wahrnehmen können; so sahen z. B. bei *Limnobia bifasciata* SCHRANK die Tüpfel bei oberer Ansicht wie hellweisse Flecke je an der Spitze einer warzenartigen Knospe aus, bei seitlicher Ansicht lassen sie sich aber als gewölbte Verschlussmembranen erkennen.

Für die Respirationsbedürfnisse bilden diese äusserst zarten Membranen wohl kein Hinderniss; wissen wir doch aus den Versuchen von DEWITZ (4), dass weit dickere Chitinschichten, z. B. die Chitinschicht einer ausgewachsenen *Smerinthus*-Raupe, noch befähigt sind, Gase durchzulassen.

Indem ich für mehrere Einzelheiten, was diese Larvenstigmen anlangt, auf meine oben citirte Abhandlung hinweise, möge hier zur Erläuterung der Häutungsverhältnisse noch eine schematische Abbildung beigegeben sein (Fig. 69)<sup>1)</sup>.

1) Ich muss hier noch darauf hinweisen, dass GÜNTHER ENDERLEIN mich nicht gut verstanden zu haben scheint, wenn er mir in seiner Arbeit über die Respirationsorgane der Gastriden (in: SB. Akad. Wiss. Wien, V. 108, 1899, p. 235—303) die Meinung zuschreibt, „dass das neue Stigma bei der Häutung einfach dadurch entsteht, dass sich die neuen Spalten ausserhalb der ersten bilden, und das alte, durch Zu-

Vergleichen wir nun noch einmal die Abbildung von einem Abdominalstigma der Puppe von *Bolitophila*, so hält es nicht schwer, hier die verschiedenen für die Larvenstigmen bezeichneten Theile wieder zu finden. Es findet sich das Tüpfelstigma, darunter die Filzkammer, welche gerade in diesem Fall aber keinen deutlichen Filz besitzt, dann auch die innere und äussere Stigmennarbe. Die Zahl der Tüpfel ist an diesen Stigmen etwa 7; die Prothorakalstigmen, welche überhaupt etwas grösser sind, besitzen deren 12, sind im Uebrigen aber ganz gleich ausgebildet.

Aus Fig. 11, welche einer Puppe entlehnt wurde, in welcher die Imago fast ausgebildet war, ist ferner ersichtlich, dass das offene Imaginalstigma etwa in der Nähe der innern Stigmennarbe rings um die Filzkammer angelegt wird, die Hypodermis zieht sich also weit von der Chitinschicht der Puppe zurück, woraus die ziemlich grosse Entfernung der imaginalen Chitinschicht von derjenigen der Puppe, beide durch ihre Anhänge deutlich zu unterscheiden, hervorgeht. Erstere führt — wenigstens in der Nähe der Stigmen — einzeln angeordnete Chitinzähnen, während letztere zu dreien stehende Härchen aufweist.

Die Puppe von *Mycetophila lunata* MEIG. zeigte mir nach demselben Schema gebaute Tüpfelstigmen.

Zwei verschiedene Arten von *Sciara*, welche ich zu untersuchen in der Lage war, zeigten mir sehr einfache Abdominalstigmen, indem dieselben hier nur eine einzelne Knospe besitzen.

An den sehr wenig vortretenden Prothorakalstigmen kamen bei einer Art (*Sciara quinquelineata* MACQ., Fig. 9) 6, bei einer zweiten, welche überhaupt kleiner war, nur 4 Knospen vor.

Nach den Angaben der Autoren zu urtheilen, sind die Prothorakalstigmen der Mycetophiliden-Puppen fast immer nur wenig vorragend; eigentliche Athemröhren habe ich von denselben nur bei einigen *Sciara*-Arten (31a, p. 11) verzeichnet gefunden.

Bei den verwandten Cecidomyiden finden sich oft sehr be-

---

sammendrängen nach innen geschlossen und überhäutet als runde Narbe zurückbleibt“. Wie aus meiner Fig 69 hervorgeht, bildet sich das neue Stigma gerade mehr nach innen als das nächst frühere; letzteres wird auch nicht überwölbt, sondern mit den bezüglichen Tracheen bei der Häutung abgeworfen. Die „äussere Stigmennarbe“ repräsentirt also eine nach jeder Häutung mehr nach innen gelegene Stelle der grossen Trachee, ist aber keineswegs „das überhäutete Stigmenloch vom jüngsten Stadium“.

deutende Athemröhren am Prothorax; in dieser Familie sind die Prothorakalstigmen nur ausnahmsweise weniger entwickelt und nur als Warzen vorhanden. Das ist z. B. unter den Epidosinen bei *Rübsaemenia* KIEFF. der Fall; nach KIEFFER (17, p. 3) sind sie hier kurz, kaum länger als dick. Unter den Asphondyliden hat z. B. *Rhopalomyia foliorum* LÖW sehr kurze Hörnchen. Meistens sind es lange, nach oben verjüngte, mehr oder weniger gebogene Röhren, welche einerseits eine oder einige wenige Reihen von öfters nicht scharf begrenzten oder zusammengefloßenen Tüpfeln tragen, wie ich das bei *Cecidomyia rosaria* LÖW *Perrisia inclusa* FRAUENF., *heterobia* LÖW (Fig. 13), *Hormomyia (Mikiola) fagi* HARTIG (Fig. 14) habe beobachten können. In andern Fällen, so namentlich in der Gruppe der Campylomyzinen, und nach KIEFFER auch bei *Winnertzia* und *Diallactes* unter den Cecidomyinen, erscheinen die Athemröhren als eiförmige, platte Gebilde, welche, wie schon KIEFFER (16, p. 269) besonders bei *Monardia stirpium* KIEFF. und ich selbst bei *Monardia vander-wulpi* DE MEIJ. nachgewiesen haben, mehrere runde Tüpfel führen.

Auch bei den langen, spitzen Hörnchen hat KIEFFER schon ebensolche Tüpfel beobachtet; er betrachtet dieselben aber als Oeffnungen, indem er z. B. über *Mayetiola joannisi* KIEFF. schreibt (18, p. 216): „Nympe à stigmates thoraciques longs et pointus; comme d'ordinaire, la pointe de ce tube n'a pas de communication avec le dehors; cette communication n'a lieu qu'en dessous de cette pointe, à la face inférieure du tube et à peu près sur un quart de sa longueur; l'on remarque à cette partie des plis transversaux, entre lesquels se trouvent les ouvertures en fente, par lesquelles l'air peut pénétrer.“ Merkwürdiger Weise hat die an derselben Stelle beschriebene *Mayetiola dactylidis* trotz derselben Lebensweise sehr kurze Prothorakalhörner („à peine aussi longs que gros“).

Wie in allen Fällen, wo Athemhörner vorliegen, ist das eigentliche Horn ein Anhang der Prothorakalhaut; innerhalb desselben liegt die Filzkammer, an welcher in sehr verschiedener Ausdehnung die Knospen vorkommen; der Theil des Athemhorns, welcher mit diesen Knospen versehen ist, bildet das eigentliche Tüpfelstigma. Am untern Ende der Filzkammer liegt die innere Stigmennarbe, welche durch den Narbenstrang mit der äussern Stigmennarbe verbunden ist. Den Theil der Filzkammer, welcher sich von da an bis zur Basis des Stigmehorns erstreckt, bezeichne ich als die Narbenfilzkammer, während der im Horn liegende Theil der Filzkammer als Hornfilzkammer unterschieden sein mag.

Gerade in dieser Familie kommt es öfters vor, dass die Abdominalstigmen den Thorakalstigmen ähnlich gebildet sind. Das ist zunächst da zu erwarten, wo letztere wenig entwickelt sind, wie bei *Rübsaamenia*; dann aber giebt es mehrere Fälle, in welchen am Abdomen recht ansehnliche Athemhörner auftreten. Es findet sich dies sowohl bei einigen Cecidomyinen als einigen Lestreminen, so sind z. B. bei *Peromyia* die Stigmen der Hinterleibsringe 2, 3 und 4 lang röhrenförmig hervorstehend. Ich selbst beobachtete dieses Verhalten bei einer Puppe, welche ich zwischen dürrem Laube antraf. Dieselbe zeigte am Hinterleibe jederseits 4 Athemhörner, welche denjenigen des Prothorax fast nicht an Länge nachstanden. Auch sonst waren sie ganz gleich beschaffen; alle zeigten bloss am Ende einige Knospen. In Fig. 1 habe ich eine derselben abgebildet. Da ich die Imago nicht gezüchtet habe, blieb mir die Art, zu welcher diese Puppe gehört, unbekannt.

Bei der offenbar sehr alten Familie der Bibioniden treten die Prothorakalstigmen schon in verschiedener Gestalt auf. Bald stehen sie am Ende kleiner, stumpfer Höcker, so dass von eigentlichen Hörnchen keine Rede ist. Bei *Dilophus* (Fig. 15) z. B. zeigen sie sich als kurze Zapfen, welche an der Endscheibe am Rande etwa 25 Tüpfel führen. Ob auch die über die ganze Oberfläche dieser Höcker zerstreuten äusserst kleinen Kreischen als Tüpfel aufzufassen oder durch besondere Wandverdickung veranlasst sind, habe ich nicht bestimmt beobachten können. Die Abdominalstigmen sind hier wieder ganz gleich gebildet, nur etwas kleiner und mit weniger Knospen am Rande.

Schon LÉON DUFOUR hat am Prothorax der Puppen von *Scatopse* geöhrtartig verzweigte Gebilde beobachtet, welche er für die Prothorakalhörnchen hielt. Als ich gerade unlängst die Larven und Puppen von *Scatopse notata* L. auffand, habe ich mich überzeugen können, dass er hierin Recht hatte. Es sind hier (Fig. 16) die Knospen zu beiden Seiten des Horns ziemlich lang gestielt, besonders die, welche mehr unten am Horn stehen, und dadurch wird die eigenthümliche Geweihform veranlasst, welcher ich nur bei diesen Puppen begegnete. Eben solche Gestalt besitzen aber auch die Prothorakalstigmen einiger Dipterenlarven, so nach LÉON DUFOUR die von *Aulacigaster rufitarsis* MACQ., und ich selbst habe sie auch bei einer *Limosina* beobachtet.

Von der grossen Familie der Tipuliden habe ich nur wenige Vertreter untersuchen können, und diese zeigten mir keine besondere

Eigenthümlichkeiten. Die Athemhörner sind bald von mittelmässiger Länge, bald entschieden kurz. Letzteres findet sich z. B. bei *Trichocera* (Fig. 27), am Ende kommen hier zweireihig angeordnete Knospen vor; besonders kurz und breit sind auch die betreffenden Organe bei *Limnobia bifasciata* SCHRANK (Fig. 29).

Bei *Tipula* (Fig. 26) und *Ctenophora* sind die Hörner dadurch ausgezeichnet, dass an denselben von Tüpfeln keine Spur zu finden ist. Dagegen sind sie am Ende sattelförmig eingesenkt; an dieser Stelle tritt die Hornfilzkammer mit der Chitinschicht des Horns in Zusammenhang.

Bei der Puppe von *Dicranota* wurden die Tüpfel schon von MIALL beobachtet (27, p. 248). Die Hörner haben hier die Gestalt von vorn nach hinten zusammengedrückter, ovaler Scheiben mit scharfem Aussenrande. Was die Tüpfel anlangt, wird Folgendes mitgetheilt: „Within each respiratory trumpet lies an expanded trachea, which fits loosely to the chitinous integument, except along the external, the superior, and part of the internal margin, where the two structures blend. Along the junction is a regular row of small oval apertures. These are so small, and it is so difficult to see them except through a layer of cuticle, that I have been unable to decide whether or not there is a transparent membrane across each aperture. However this may be, the openings no doubt serve for the admission of air to the trachea.“ Man vergl. auch fig. 34 in MIALL'S Abhandlung.

Unter den Psychodiden besitzt wenigstens die Gattung *Psychoda* lange Stigmenhörner, welche an der einen Seite von oben nach unten mit Knospen besetzt sind (Fig. 17). Doch kommen in dieser Familie auch andere Schemata vor. So sagt MIALL (29, p. 146) von den betreffenden Organen bei *Pericoma canescens* MEIG.: „The respiratory trumpets are clubshaped, with a short stalk and a cylindrical terminal part, which is much longer and wider than the stalk. The stalk is transversely wrinkled. The surface of the rest of the trumpet is roughened by many small prominences. A large trachea traverses the organ, and opens by a double row of circular foramina, which extends along the rounded extremity of the trumpet and a little way down its inner side.“

Auch bei der von FRITZ MÜLLER (31, p. 481) beschriebenen Puppe von *Maruina pilosella* scheint nur das scheibenförmige Ende des keulenförmigen Athemhorns Knospen zu tragen.

Eine besondere Stellung nehmen die Simuliiden ein, indem es hier zu einer auffälligen Verlängerung der Knospen kam. Das kurze,

eigentliche Horn (Fig. 18) trägt hier am obern Ende einige lange, röhrenförmige Fortsätze, welche sich bald wieder zu gabeln pflegen, so dass im Ganzen jedes Stigma meistens 6—8 ebensolche fächerartig angeordnete Röhren besitzt. Bisweilen, so z. B. bei *Simulia pecuarum* (33, fig. 583 A), ist ihre Anzahl aber bedeutend grösser.

Ogleich ich keine Puppe irgend welcher Simuliide untersuchen konnte, so ist es mir nach den Mittheilungen VÖGLER's (41, p. 277), der sich mit diesen Gebilden besonders beschäftigt hat, doch unzweifelhaft, dass wir es hier mit einer nur durch diese verlängerten Knospen ausgezeichneten Modification des gewöhnlichen Schemas zu thun haben. Die Röhren zeigen eine zweischichtige Chitinwand; die innere Schicht ist glatt, die äussere runzlig. Besondere Tracheen finden sich in den Röhren nicht, sondern sie sind im Ganzen hohl. An den die Röhren tragenden Basalabschnitt dieses Athemapparats setzt sich eine Trachee an, welche „eine Strecke weit, etwa 4 Kaliber lang, ganz oberflächlich und so deutlich sichtbar ist, als ob sie ausserhalb des Körpers läge; dann biegt sie sich plötzlich nach innen um und geht nach einer ringförmigen Einschnürung in einen Körpertracheenstamm über, der sich kurz zuvor aus 5 grössern Aesten gebildet hat“. Dieser oberflächliche Abschnitt ist nach Vergleich mit den Verhältnissen anderer Puppen wohl das mit der Narbe zusammenhängende Verbindungsstück zwischen der Filzkammer im Athemhorn und der Körpertrachee, welches wir als Narbenfilzkammer unterschieden haben und das, wie wir sehen werden, auch in mehreren andern Fällen eine beträchtliche Länge erreicht. Am proximalen Ende desselben wird das imaginale Stigma angelegt.

Es ist offenbar ganz unrichtig, die Röhren als Tracheenkiemen zu bezeichnen, indem hier gar keine Tracheen führenden Organe vorliegen. VÖGLER selbst hat in einer neuern Abhandlung (42) einen neuen Terminus für dieselben vorgeschlagen: nämlich „Röhrenkiemen“; ich werde auf seine diesbezüglichen Ausführungen weiter unten zurückkommen.

Die auch sonst absonderlichen Ptychopteriden besitzen zwei sehr ungleich lange Athemhörner. Aus den Untersuchungen von GROBBEN (11) und MIALL (28) wissen wir, dass hier das kurze Horn knospenlos ist, während das lange Horn, welches die ganze Puppe an Länge bedeutend übertrifft, nicht nur am Ende eine Rosette von ungestielten Knospen trägt, sondern in seiner ganzen Länge mit ebensolchen Knospen besetzt ist. GROBBEN theilt hierüber (11, p. 450; fig. 13) Folgendes mit: „In einer Spirale angeordnet finden sich Oeffnungen, welche am Ursprung der Röhre 1,08 mm weit von einander

entfernt sind, in der Mitte 0,4 mm und am Ende 0,3 mm von einander abstehen. Die Spirale, in der die runden, am distalen Ende der Röhre ovalen Oeffnungen stehen, wird also gegen das Ende der Röhre, wie aus den Messungen hervorgeht, niedriger. Die Oeffnungen selbst messen 0,048 mm, sind von einem verdickten Chitinrand umgeben und von einer glänzenden, uhrglasförmigen Kuppe überdeckt, an deren Spitze sich die kleine Oeffnung befindet.“ Während also nach GROBBEN die Tüpfel offen sind, sagt MIALL ausdrücklich, dass er dieselben immer durch eine sehr dünne Membran verschlossen gefunden hat.

Besonders eigenthümliche Verhältnisse bieten die Chironomiden und Culiciden dar. In keiner Familie giebt es so verschiedenartige Gebilde am Prothorax, was wohl mit den besondern Lebensverhältnissen dieser Thiere im Puppenstadium zusammenhängt. Die Angehörigen beider Familien verbringen nämlich ihr Larven- und Puppenstadium mit nur wenigen Ausnahmen im Wasser, und auch die Puppen sind oft recht gute Schwimmer.

Die einfachsten und sich den schon erörterten Fällen am meisten anschliessenden Verhältnisse kommen bei der auch sonst primitiven Gattung *Ceratopogon* (Fig. 19—22) vor. Bekanntlich finden sich in dieser Gattung zwei sehr verschiedene Larvenformen: die terrestrischen Larven gleichen mehr denen der übrigen Chironomiden, während die im Wasser lebenden Larven, welche in den meisten Fällen nacktfügligen Imagines angehören, fast wie kleine Nematoden aussehen; bei einiger Vergrösserung lässt sie aber ihre Segmentirung sogleich als etwas ganz anderes erkennen.

Als einen Vertreter ersterer Gruppe habe ich *Ceratopogon bipunctatus* L. (Fig. 19) untersuchen können. Dieselbe zeigt 2 vom Körper senkrecht abstehende am Ende stark erweiterte Athemhörner. Im Innern derselben liegt die Hornfilzkammer, während an der einen Seite der Erweiterung das Tüpfelstigma erkennbar ist. Dasselbe besteht aus etwa 15 in zwei in einander übergehenden Reihen angeordneten Tüpfeln, welche je dem Ende einer ziemlich langen Knospe aufsitzen. Die Narbenfilzkammer ist ziemlich kurz.

Bei den im Wasser lebenden Puppen von *Cer. lineatus* MEIG. (Fig. 21) und *bicolor* MEIG. (Fig. 22) sind die Hörner nach dem Ende zu allmählich erweitert. Sonst ist das Verhalten dasselbe, indem das Tüpfelstigma wieder aus zwei, hier aber einen grössern Zwischenraum zwischen sich lassenden Knospenreihen besteht. Wie auch sonst öfters der Fall, zeigt die Narbenfilzkammer nicht überall einen Filzbesatz;

letzterer kommt hier nur am proximalen, etwas erweiterten Abschnitt vor, während der übrige Theil eine Querstrichelung aufweist, welche dem gewöhnlichen Verhalten der Tracheen ähnelt, aber doch im Ganzen unregelmässiger ist.

Ich muss hier darauf hinweisen, dass MEINERT in seiner bekannten Abhandlung über die eucephalen Mückenlarven (24) die Knospen wohl erwähnt, aber, weil er sie bei den Athemhörnern anderer Chironomiden nicht beobachtete, durch dieselben irre geführt wurde, indem er sie als Sinnesorgane auffassen zu müssen glaubte. Es kann diese Ansicht schon darum nicht zutreffend sein, weil sich im ganzen Horn keine lebende Zelle vorfindet; zieht sich doch für die Bildung der Imago die Hypodermis bis an das untere Ende der Narbenfilzkammer zurück. Selbst MEINERT zweifelt aber die Richtigkeit seiner Ansicht schon an, indem er sagt (24, p. 467): „Uvilkaarligt kommer man her til at tænke paa et Sandseorgan, men naar Nyttens af et Sandseorgan for denne frit levende Puppe kun kan antages at være ringe, saa man det anses for endnu at have langt ringere Betydning for de under Bark i deres Larvehud fastsiddende *Ceratopogon*-Pupper; men ogsaa hos disse Pupper have Nakkerørene en lignende, om ikke saa stærkt udpræget Udvikling.“

Während diese Puppen sich an der Oberfläche des Wassers aufhalten, tauchen die der *Tanyptus*-Arten recht gewandt unter, sobald sie beunruhigt werden. Ihre Prothorakalhörner können nach MEINERT's und auch nach meiner Beobachtung sehr verschiedenartig aussehen, indem sie bei einigen Arten am Ende verjüngt, bei andern gerade dort am breitesten sind. Die Arten, welche ich untersuchen konnte, haben alle gemeinsam, dass die Hornfilzkammer stark entwickelt ist und dass nur am obern Ende die Wand derselben sich derjenigen des Horns anschmiegt. Zur Bildung von Knospen und Tüpfeln, wie solche dort zu erwarten wären, kommt es jedoch nicht. Nur ist, wenigstens bei einigen Arten, der Filz an dieser Stelle etwas lockerer oder mehr oder weniger büschelartig angeordnet. Wir haben es hier etwa mit einem Rudiment eines Tüpfelstigmas zu thun. Aber auch dieses ist nicht bei allen Arten gleich stark entwickelt. Besonders breit ist dasselbe bei *T. nervosus* MEIG. (Fig. 3), indem es hier ja die breiteste Stelle des ganzen Horns bildet. Das eigentliche Stigma ist hier die scheibenförmige Endplatte des Horns.

Etwas kleiner ist dieselbe bei *T. culiciformis* L. und bei einer kleinen, der *T. ferruginicollis* MEIG. sehr nahe verwandten Art (Fig. 4);

bei letzterer Art ist der Endtheil der Filzkammer besonders scharf von dem Grundtheil abgetrennt.

Bei *Tanypus monilis* L. (Fig. 5) dagegen zeigt sich ein ganz anderes Verhältniss. Der untere Theil der Filzkammer ist hier sehr stark entwickelt und von eiförmiger Gestalt, dagegen ist aber der Endtheil ganz zurückgetreten und nur als ganz kleiner Anhang vorhanden. Letzterer wurde auch von MEINERT beobachtet; dass derselbe aber am Ende eine Oeffnung aufweist, scheint mir keine richtige Behauptung zu sein, auch hat MEINERT nicht bemerkt, dass dieser Anhang am Ende gegabelt ist.

Von den beiden andern von MEINERT (24, p. 451) untersuchten Arten (*T. varius* F. und *plumipes* FRIES) besitzt letztere eine flache Endscheibe wie *T. culiciformis* L.; bei *T. varius* soll das nach oben allmählich erweiterte Horn am Ende breit offen sein; wenn das wirklich so ist, dann weicht diese Art also ganz bedeutend von den übrigen ab.

Die Stigmennarbe an der Basis der Filzkammer habe ich bei meinen Arten ganz gut beobachten können.

Wieder ein anderes Verhalten tritt uns bei den *Orthocladius*- und *Cricotopus*-Arten entgegen. Die Rückbildung des Prothorakalstigmas ist hier noch einen Schritt weiter gegangen: es fehlt nicht nur das Tüpfelstigma als solches, sondern es besitzt das Horn überhaupt keine Filzkammer mehr und tritt gar nicht mehr mit dem Tracheensystem in irgend welche Verbindung. Das Lumen derselben ist zunächst mit gewöhnlicher Blutflüssigkeit erfüllt, welche aber bald aus demselben entfernt wird, da ja bei der Bildung der Imago die ganze Hypodermis sich aus diesem Gebilde zurückzieht. Die Stigmennarbe findet sich an gewöhnlicher Stelle dicht bei der Basis des Horns; an dieselbe schliessen sich die Tracheen an, während das Horn, wie gesagt, in keiner Beziehung mit ihnen steht.

Es hängt dieses Verhalten wohl damit zusammen, dass diese Puppen nicht frei im Wasser schwimmend, sondern entweder (z. B. *Cricotopus ornatus* MEIG.) in besondern, von den Larven angefertigten Röhren zu finden sind, aus welchen sie nur kurz vor dem Auschlüpfen der Imago nach der Wasseroberfläche aufsteigen, oder (*Orthocladius sordidellus* ZETT.) gar nicht ihren Platz verlassen, indem sie sich von vorn herein an der Wasseroberfläche befinden. Die Larven letzterer Art miniren nämlich in den Blättern von *Potamogeton natans* L., und am Ende dieser Mine findet die Verpuppung statt.

Bei dem sehr kleinen *Orthocladius diversus* v. D. W. sind die

Hörner gar nicht mehr vorhanden, ebenso wenig bei der in der Erde befindlichen Puppe von *Camptocladius byssinus* SCHR.

Es hat auch MEINERT die Puppen der *Chironomus*-Arten in zwei Gruppen gesondert, von welchen die eine kurze, einfache Hörnchen besitzt, während bei der andern Gruppe jederseits am Thorax ein federbuschähnliches Organ auftritt. Zu ersterer Gruppe rechnet er *Ch. motitator* (nicht: *motilator*, wie MEINERT schreibt), welche Art zur Untergattung *Cricotopus* gehört und der von mir oben erwähnten *Cric. ornatus* MEIG. sehr nahe verwandt ist. Die zweite Gruppe MEINERT's ist vielleicht mit der Gattung *Chironomus* in engem Sinne identisch; es sind wenigstens die zu derselben gehörenden *Chir. venustus*, *plumosus* L., *aprilinus* MEIG., *viridis* MACQ. mit solchen Federbüscheln versehen; doch sind von vielen andern Arten die ersten Stände noch unbekannt.

Besonders interessant erwies sich das genauere Verhalten dieser Federbüschel (Fig. 6—8, 24, 25). MEINERT (24, p. 443) fasst dieselben als die Homologa der Athenhörner auf, welche hier in eine grosse Anzahl sehr feiner, langer Röhren gespalten sein sollen, doch kann diese Ansicht nicht richtig sein, indem die in die Büschel eindringenden Tracheenäste ein ganz abweichendes Verhalten zeigen. Es lässt sich dies kurz wie folgt beschreiben: Jederseits am Prothorax findet sich die Stigmennarbe, ganz wie bei *Cricotopus* und *Orthocladius*, und nach innen zu schliesst sich an denselben ein dicker Tracheenast an. Letzterer spaltet sich alsbald in mehrere dünnere Aeste, welche im Anfangstheil mit einer ganzen Menge sehr dünner Tracheolae besetzt sind. Diese verlaufen zunächst nach innen, biegen sich dann aber nach aussen und verlaufen parallel zur Körperoberfläche; sie behalten überall dasselbe Kaliber und zeigen auch keine weitere Verästelung. An der Basis des Federbüschels treten sie in einem dicken Bündel in denselben ein und vertheilen sich über die verschiedenen Röhren, in welche sich dieser spaltet. Indem diese Röhren nach jeder weitem Spaltung immer dünner werden, verringert sich auch jedesmal die Zahl der in demselben verlaufenden Tracheolae; doch kommen in den feinsten Endzweigen meistens deren noch 3 vor; dicht vor dem Ende der Zweige endigen dieselben blind, immer ohne Verästelung. Ein Spiralfaden lässt sich in diesen äusserst feinen Tracheen nirgends nachweisen. Wir haben es hier also mit wirklichen Tracheenkiemen zu thun, welche mit dem ganz anders gebildeten Büschel am Thorax der Simuliiden nur eine ganz oberflächliche Uebereinstimmung zeigen. Bei diesen *Chironomus*-Arten erscheint die Filzkammer wieder ebenso rück-

gebildet wie bei *Orthocladius*; während aber bei letzterer meistens noch das leere Horn übrig blieb, ist dasselbe bei *Chironomus* ebenso sehr verschwunden; an einer benachbarten Stelle entwickelte sich hier als neuer Anhang des Prothorax der Federbüschel, wohl zunächst als Respirationsorgan für die in den von den Larven bewohnten Röhren verbleibenden Puppen, welche erst kurz, bevor die Imago die Puppenhülle verlässt, zur Wasseroberfläche hinaufsteigen. Die Entstehung dieser Respirationsorgane, welche bei der primitivern Gattung *Orthocladius* vermisst werden, hängt vielleicht mit der bedeutendern Grösse, welche von den *Chironomi* erreicht wird, zusammen, womit eine dickere Chitinschicht und dem zu Folge geringere Hautathmung zusammengeht; sind doch bei den grössten Arten, wie *Ch. plumosus*, die Büschelzweige am zahlreichsten.

Die Haut der in der Puppe sich entwickelnden Imago wird hier also an zwei Stellen durchbrochen, einerseits von dem Narbenstrang, anderseits an der Basis der Tracheenkieme von dem Büschel der Tracheolae; es muss hier also nothwendiger Weise, wenn die Puppen-tracheen als Anhänge des Narbenstranges durch das imaginale Stigma entfernt werden, bei der Imago auch an der Basis der Tracheenkieme eine Narbe entstehen. Das ist bei den als modificirte Tüpfelstigma zu betrachtenden Prothorakalhörnern nie der Fall, auch nicht, wenn wegen der Länge der Narbenfilzkammer die Hornbasis weit von der Stigmennarbe entfernt liegt; denn diese ganze Narbenfilzkammer liegt dann immer von vorn herein ausserhalb des imaginalen Körpers, weil die Hypodermis sich bis zur innern Stigmennarbe zurückgezogen hat (man vgl. Fig. 30b). Die Tracheolae bei *Chironomus* entspringen aber an einer im Innern der Imago liegenden Trachee.

Auch bei den Culiciden begegnen wir sehr verschiedenartigen und interessanten Verhältnissen.

Zunächst möge hier die von verschiedenen Autoren bereits untersuchte Gattung *Corethra* (Fig. 31) erwähnt sein, indem dieselbe in dieser Familie eine primitive Stelle einnimmt. Die Athembörner sind hier länglich ovale Gebilde mit stark verzüngter Spitze; ob daselbst eine Oeffnung vorkommt, darüber wurde bislang keine Uebereinstimmung erzielt; PALMÉN (34) beschrieb dieselben als geschlossen, nach WEISMANN (47), MEINERT (24) und MIALL (28) soll eine Oeffnung vorhanden sein.

Nach meiner Beobachtung des Horns handelt es sich um ein blasenartiges Organ mit doppelter Wand; nur an der Basis und nahe der Spitze sind die zwei Schichten mehr von einander gesondert, an

der Spitze selbst aber treten sie wieder mit einander in nahen Zusammenhang. Die innere Wand, welche innen ein grobmaschiges Netzwerk zeigt, geht unten in eine unregelmässig quer gestrichelte Röhre über, in welcher wir wieder die Narbenfilzkammer zu erblicken haben.

Wenn wir dieses Verhalten mit den schon erörterten Fällen von Athemhörnern vergleichen — und nur auf diesem vergleichend-anatomischen Wege scheint es mir möglich, Bildungen wie die *Corethra*-Hörnchen zu verstehen —, so scheint mir das Verhalten von *Tanytus monilis* L. hier zunächst in Betracht zu ziehen zu sein. Hier wie dort haben wir es mit einer sehr erweiterten Hornfilzkammer zu thun; bei beiden ist das sich oben anschliessende Tüpfelstigma rückgebildet.

Bei *Corethra* zeigt das obere Ende der Filzkammer eine deutliche Filzauskleidung; auch mir schien es, dass an einer spaltförmigen Stelle dieser Fliz weniger ausgebildet war. Ob daselbst wirklich eine spaltförmige Oeffnung vorhanden ist oder nicht, das ist wieder dieselbe Frage, welche bei allen Tüpfeln dieser zusammengesetzten Stigmen so sehr schwierig sich beantworten lässt. Wenn eine Oeffnung vorhanden ist, was mir jedoch nicht wahrscheinlich erscheint, so ist diese doch niemals mit einem primitiven Insectenstigma homolog zu stellen, wie aus dem Vorhandensein der Stigmennarbe hervorgeht, und darauf kommt es doch in allen diesen Fällen an.

Ogleich MEINERT an der Spitze der Hörner eine feine Spalte vermuthet, so stimmt er doch darin mit PALMÉN überein, dass auch nach ihm die in den Hörnern befindliche Luft nicht von aussen her in dieselben hineintritt, sondern aus den Körpertracheen herrührt.

Ueber die Entwicklung dieser Athemhörner finden sich schon recht bemerkenswerthe Angaben in der bekannten Abhandlung WEISMANN'S (47) über die betreffende Larve. Es wurde von diesem Autor die Zweischichtigkeit ihrer Wände richtig gedeutet, indem er die äussere Schicht als Integumentausstülpung, die innere als von der Peritonealhaut einer Trachee herstammend nachwies; an der Spitze des Horns berühren sich beide Schichten.

Nach MEINERT (24) sollen die Athemhörner von *Mochlonyx* denen von *Corethra* ähnlich sein.

*Culex* und *Anopheles* (Fig. 30) zeigen aber ein ganz anderes Verhalten und stehen nach meiner Ansicht unter allen Mücken in dieser Hinsicht ganz vereinzelt.

Was ihre Athemhörner besonders abweichen lässt, ist die Thatsache, dass dieselben an der Spitze eine weite Oeffnung zeigen, welche

in einen das ganze Horn durchsetzenden Canal führt. Die Wand desselben ist mit zahlreichen Haaren besetzt, welche an der Spitze mehrmals gegabelt sind; überdies hängen die Enden dieser Gabel verschiedener Haare mit einander zusammen, wodurch diese Haarschicht äusserst bequem Luftblasen festhalten kann und diese auch nicht verliert, wenn die Puppe ins Wasser untertaucht.

Unten setzt sich am Horn eine sehr geräumige und lange „Narbenfilzkammer“ an, welche einerseits durch die über ihre ganze Länge nachweisbare Stigmennarbe, dann durch die unregelmässige Querstrichelung und endlich dadurch als solche zu erkennen ist, dass um ihr inneres Ende herum sich später das imaginale Stigma bildet. Bei einer Puppe, in welcher die Imago schon weiter ausgebildet ist, liegt diese Narbenfilzkammer also ganz ausserhalb letzterer.

Es thut sich nun die Frage auf, als was wir den Canal im Innern der Hörner zu deuten haben: ist derselbe der Hornfilzkammer homolog oder nicht? Nach meiner Ansicht ist letzteres der Fall. Es spricht dafür zunächst die weite Oeffnung am Ende, wie sie bei einer Filzkammer nie beobachtet wird. Besonders bei *Anopheles* ist es deutlich, dass die Oeffnung durch Einstülpung des Horns von oben her zu Stande gekommen ist, indem hier das Horn an der dem Körper zugewandten Seite noch überdies einen tiefen Schlitz aufweist.

Dann ist auch die Beschaffenheit der Haare an der Innenfläche derselben eine ganz andere, wie wir ihr z. B. bei Chironomiden im Innern der Filzkammer begegnen.

Ueberdies habe ich beobachten können, dass die Narbenfilzkammer am Ende durch eine dünne Membran von dem erwähnten Canal abgeschlossen ist. Ich möchte also glauben, dass wir es hier mit einem Fall zu thun haben, in welchem die Hörner bis zur Basis nach innen eingestülpt sind, welcher Thatsache zu Folge die Hornfilzkammer hier ganz rückgebildet ist und nur als sehr kurze, conische Wölbung in die Basis des Horns vorragt. Die Spitze dieses Kegels findet sich an der kürzern Seite des Horns.

Dass sich am Ende des Horns eine weite Oeffnung befindet, veranlasst also noch nicht die directe Communication der Filzkammer mit der Luft; die abschliessende Membran findet sich hier aber nicht, wie gewöhnlich, an der Spitze, sondern an der Basis des Athemhorns.

HURST (14, p. 55) leugnet hier die Anwesenheit irgend welcher Membran, indem er befand, dass ein Tropfen Glycerin, welchen er auf das offene Ende des Trichters bei einem in Alkohol conservirten und nachher getrocknetem Exemplar gebracht hatte, sich durch das Horn

unmittelbar in die anschliessende Trachee begab. Ein entscheidender Beweis, dass hier keine Membran bestanden haben kann, scheint mir dies aber nicht zu sein. Ich habe beobachtet, dass, wenn das Horn entfernt ist und also das stumpf kegliche Ende der Filzkammer ganz bloss liegt, die darin befindliche Luft nicht einmal vom Alkohol verdrängt wird, was doch wohl sogleich der Fall wäre, wenn hier eine Oeffnung vorläge.

Die Prothorakalhörner der *Dixa*-Puppen sehen wie plumpe, oben erweiterte Ohren aus (GIRSCHNER, 9, p. 170); nach MEINERT sind sie wahrscheinlich denen von *Culex* ähnlich gebildet, was mir aber bei Betrachtung seiner fig. 112 (24) noch nicht so ganz sicher vorkommt. Diese Abbildung erinnert ja stark an das Verhalten bei mehreren *Tanyptus*-Arten mit breiter, verschlossener Endplatte. Wäre das Ende des Horns hier wirklich trichterförmig eingesenkt, so hätten wir es mit einem besonders interessanten Verhalten zu thun, welches zu dem von *Culex* und *Anopheles* hinüberführen würde.

Von den Blepharoceriden und Orphnephiliden standen mir keine Puppen zu Gebote.

Ich kann daher nur mittheilen, dass nach BRAUER das Vorderende der Nymphe in ersterer Familie Athemröhren besitzt, die hornartig aufrecht stehen. Ferner theilt DEWITZ (3, p. 64) mit, dass der Kopf (es soll heissen der Thorax) der Puppe von *Liponeura brevisrostris* Löw zwei grosse, vierblättrige Hörner trägt, welche an die Fühler der Lamellicornier erinnern. Diese Stigmen besitzen also wohl 4 blattförmige Knospen.

In der Familie der Rhyphiden zeigen die terrestrischen Puppen von *Rhyphus* (Fig. 32) ganz einfache Verhältnisse, welche sich den schon von *Bibio* z. B. erörterten anschliessen. Die Prothorakalstigmen treten hier nur ganz wenig vor, an ihrer Oberfläche zeigen sie eine geschlängelte Röhre von etwa 40 ovalen Tüpfeln. Die Narbenfilzkammer ist kurz.

Fast gleich gebildet sind die betreffenden Organe bei den Stratiomyiden (Fig. 33, 34). Auch hier finden sich die Stigmen am Prothorax als kleine Warzen, welche in einem Bogen angeordnete Tüpfel führen. Die Narbe lässt sich immer sehr gut erkennen. Die abdominalen Stigmen dieser Puppen sind gleich gebildet, nur im Ganzen etwas kleiner und dementsprechend mit einer geringern Anzahl von Tüpfeln versehen.

Auch bei den im Wasser lebenden Puppen von *Stratiomyia* und *Odontomyia* finden wir keine besondere Entwicklung der Athemorgane

am Prothorax, was aber nicht Wunder nehmen kann, weil bekanntlich diese Puppen in der Larvenhaut eingeschlossen bleiben, also mit dem Wasser gar nicht in Berührung kommen. Diese Puparien schwimmen, natürlich ganz bewegungslos, an der Oberfläche des Wassers.

Wenn BRAUER (2) behauptet, dass das 1.—6. abdominale Stigma der Puppe mit dem 1.—6. entsprechenden Stigma der Larvenhaut durch Tracheen verbunden sind und dass daher die Puppe peripneustisch ist, so ist wohl erstere Thatsache so zu verstehen, dass die larvalen Tracheen noch mit der Stigmennarbe der Puppe zusammenhängen. Dass durch dieselben noch einiger Luftwechsel stattfindet, glaube ich jedoch nicht, weil die zusammengefallenen Stigmennarben dieses wohl überhaupt nicht zulassen. Wenn die Puppen als peripneustisch zu betrachten sind, so giebt hierfür die Anwesenheit ihrer eigenen abdominalen Tüpfelstigma den Grund, auch ohne irgend welchen Zusammenhang mit den alten, functionslosen Tracheen der Larve.

Die übrigen Orthorrhaphen geben mir zu wenigen Bemerkungen Veranlassung. Die Puppen dieser Dipteren finden sich fast alle in der Erde, in Baummoder etc., an welchen Aufenthaltsorten keine besondere Entwicklung der Athmungsorgane nöthig erscheint. Sie sind meistens peripneustisch und die Prothorakalstigma treten nur wenig vor, indem sie nur etwas grösser und reicher an Tüpfeln als die abdominalen Stigma sind. Als Beispiel möge auf Fig. 35 und 36 hingewiesen sein.

Ich habe nur sehr wenige Puppen der betreffenden Familien untersuchen können, doch lässt sich Obiges aus der Literatur, namentlich auch aus BRAUER'S Abhandlung (2), entnehmen. So sollen nach letzterem Autor bei den Tabaniden die Prothorakalstigma bisweilen relativ gross, mit nierenförmigem Rande, also doch mehr in die Breite als in der Form von Hörnern entwickelt sein. Auch die Stigma der Nemestriniden sind gross und knopfartig vorragend; ebenso besitzen die Mydaiden hinter dem Kopf und am 1.—7. Abdominalring jederseits ein grosses Stigma mit dicken Rändern.

Nur von den Dolichopodiden finde ich erwähnt, dass die Vorderstigma in 2 lange (je 1) Athemröhren hörnerartig verlängert sind; dagegen sind bei den nahe verwandten Empididen die Vorderstigma sitzend.

In der Hauptabtheilung der Cyclorrhaphen haben wir zunächst die gesondert stehende, als Bindeglied mit den Orthorrhaphen

aufzufassende Familie der *Lonchopteridae*. Es treten hier gleich zwei Eigenthümlichkeiten auf, welche wir bei vielen Angehörigen dieser Abtheilung finden werden. Zunächst fehlen die Abdominalstigmen, indem das Ende der bezüglichen Tracheen nur als solider Stigmenfaden oder Narbenstrang vorhanden ist. Dasselbe ist unter den Nematoceren auch schon bei Chironomiden und Culiciden der Fall. Dann brechen zweitens die Prothorakalhörner durch die erhärtete Larvenhaut, in welche die Puppe eingeschlossen bleibt, nach aussen hervor. Die zwei Stellen, an welchen dieser Durchbruch stattfindet, sind schon bei der Larve ganz gut erkennbar, wie dies in meiner Abhandlung über die *Lonchoptera*-Larve erörtert wurde. Eben daselbst findet sich auch eine Abbildung der Athemhörner dieser Puppe. Wie bei vielen Cyclorhaphen ist die Narbenfilzkammer stark entwickelt und der sie beherbergende Auswuchs am Prothorax gross und geräumig, so dass die Filzkammer nur einen Theil desselben einnimmt. Am proximalen Ende dieser Narbenfilzkammer ist, wie gewöhnlich, die Stigmennarbe erkennbar.

Bei den Phoriden (Fig. 39) findet sich dasselbe Schema wie bei *Lonchoptera*. Nur die Hörner sind bedeutend länger und stehen am Puparium meist weit nach hinten. Während bei *Lonchoptera* am Ende der Athemhörner mehrere unregelmässig zerstreute Tüpfel vorkommen, finden sich dieselben hier in zwei spiralförmig verlaufenden Reihen, welche am Ende des Horns in einander übergehen.

Von Pipunculiden habe ich nur *Ateleneura spuria* FALL. untersuchen können (Fig. 38). Auch diese Art schliesst sich dem Verhalten der vorigen Familien an, indem auch hier gut entwickelte Athemhörner vorhanden sind; doch weichen diese dadurch ab, dass die Knospen hier am Ende nicht einen einzigen, sondern mehrere Tüpfel besitzen, ein Verhalten, welches sich, wie wir sehen werden, in der Familie der Syrphiden wiederfindet.

Nach den spärlichen Angaben in der Literatur zu urtheilen, besitzen auch die *Pipunculus*-Arten durchbrechende Athemhörner.

Dagegen werden diese bei den Platypeziden vielleicht vermisst. Bei der von mir untersuchten Puppe von *Callomyia amoena* MEIG. findet sich wenigstens das Prothorakalstigma auf breiten, scheibenförmigen Lappchen und zeigt auch einen abweichenden Bau, wie aus Fig. 37 hervorgeht. Die Filzkammer ist hier am Ende in ein Paar Röhren verzweigt, welche an der Aussenseite zweireihig angeordnete Tüpfel aufweisen.

Was die Syrphiden anlangt, so kommen hier zweierlei Verhältnisse vor: bald sind die Stigmenhörner lang und durchbrechen die erstarrte Larvenhaut, bald sind sie ganz wenig entwickelt und kommen nicht zum Durchbruch.

Ersteres Verhalten findet sich z. B. bei *Merodon* (Fig. 40—42) und bei *Eristalis* (Fig. 43), deren absonderliche Athemhörner schon im 18. Jahrhundert die Aufmerksamkeit RÉAUMUR's auf sich lenkten (38). Er beschreibt ausführlich, wie diese Hörner zunächst unter der Wand des Pupariums angelegt werden und im Anfang gerade nach vorn gerichtet sind; dann hebt sich später ihre Spitze nach oben, indem zugleich das ganze Vorderende der Puppe etwas nach hinten bewegt wird, gerade so weit, dass die Spitzen der Hörner bequem zwei schon zuvor erkennbare dünnere, kreisförmige Stellen durchbrechen können. Bald ragt dann das ganze Horn aus dem Puparium hervor und zeigt sich als C-förmig gebogenes Gebilde, dessen concave Seite nach vorn schaut. Schon dem unbewaffnetem Auge erweist sich die Oberfläche als mit Wärzchen bedeckt, von welchen BUCKTON (1) in seiner Monographie über diese Fliege (1895) noch nichts weiter mittheilen konnte als „their use is unknown“. Die mikroskopische Untersuchung lässt erkennen, dass an diesen kleinen Wärzchen die Knospen enden; dieselben sind hier complicirt gebildet, indem jede am Ende mehrere Tüpfel besitzt, welche im Kreise angeordnet sind. Die Anzahl der Tüpfel wird hier also eine bedeutend grosse. Am untern Ende der Hornfilzkammer setzt sich eine lange und sehr geräumige Narbenfilzkammer an; der Filz in derselben ist sternartig angeordnet; in der Mitte eines jeden Sternes findet sich ein ziemlich dickes Chitinhaar mit rauher Oberfläche. Die Stigmennarbe, welche sich wie gewöhnlich am proximalen Ende dieser Narbenfilzkammer befindet, liegt somit in bedeutender Entfernung von der Hornbasis.

Indem gerade bei diesen *Eristalis*-Puparien die Prothorakalstigmen der Larve bedeutend mehr hervorragen, als dies bei der lebendigen Larve der Fall war, bemerkt man also am Vorderende derselben 4 hornartige Gebilde, welche scharf aus einander zu halten sind. Die 2 kleinern vordern sind die Larvenstigmen und liegen also am Prothorax des Pupariums; die 2 hintern sind die Puppenstigmen. Dieselben befinden sich am Prothorax der Puppe, durchbrechen aber die Wand des Pupariums im 1. Abdominalring. Ich wiederhole dies hier darum noch besonders, weil mehrere Autoren, so auch BRAUER (2), die zweierlei Gebilde nicht genügend aus einander gehalten haben; ich habe hierauf schon an anderer Stelle hingewiesen (26, p. 122).

RÉAUMUR hat in seinem citirten Mémoire die Bemerkung gemacht, dass die sich am larvalen Vorderstigma ansetzende Trachee mit dem hintern Bruststigma der sich bildenden Imago zusammenhinge. Das wäre aber von vorn herein nicht wahrscheinlich und ist auch nicht der Fall. Die betreffende Stelle, bis an welche die Trachee sich verfolgen lässt, ist aber die Stigmennarbe, welche hier aber so weit vom Horn abliegt, dass ihr Zusammenhang mit letzterm dem Blick RÉAUMUR's entging und auch überhaupt nur durch vergleichend-anatomische Untersuchung sicher zu stellen und zu verstehen ist.

*Merodon equestris* F. zeigte mir im Ganzen dasselbe Verhalten, nur sind die Hörner hier bedeutend kürzer und wenig gebogen; ihre Knospen tragen auch hier je mehrere Tüpfel.

Ebenso gut entwickelte Stigmenhörner kommen auch unter anderm bei *Xylota* (nach PERRIS), *Eumerus* (nach LÉON DUFOUR), *Microdon* (nach ELDITT), *Chilosia* (nach BELING), *Spilomyia* (nach GIRSCHNER), *Volucella* (nach KÜNCKEL D'HERCULAIS) vor.

Als Beispiel eines ganz andern Verhältnisses in dieser umfangreichen Familie möchte ich *Syrphus* (Fig. 46, 47) näher besprechen. An dem bekannten birnförmigen Puparium dieser Fliege findet sich äusserlich keine Spur von Hörnern; die Prothorakalstigmen brechen auch überhaupt nicht durch, sondern finden sich nur in der Form kleiner Warzen, an deren Oberfläche ein Tüpfelstigma liegt; die eigenthümliche Form dieses Stigmas und die Anordnung der Tüpfel ist aus Fig. 47 ersichtlich. An ersteres schliesst sich eine geräumige Filzkammer an.

Auch bei *Melithreptus*, *Melanostoma*, *Doros* (ΜΙΚ) kommen keine Hörnchen am Puparium vor.

Es lässt sich nicht sogleich sagen, welches der zwei oben beschriebenen Verhältnisse als primitives aufzufassen ist, doch neige ich dahin, als solches dasjenige mit den langen, durchbrechenden Hörnern zu betrachten; kommen doch auch schon bei den Lonchopteriden und Phoriden eben solche vor. Dagegen sind die innerhalb des Pupariums verbleibenden Stigmen von *Callomyia* sicher stark modificirte Gebilde.

Ich möchte darauf hinweisen, dass wenigstens bei *Syrphus* und *Melithreptus* die Wand des Pupariums auffallend dünner ist als bei *Merodon*, *Eristalis* etc. und also den Athembedürfnissen wohl geringere Hindernisse bietet. Was aber besonders für meine Ansicht spricht, das ist das Verhalten bei *Platychirus*, welche Gattung ganz wie die von *Syrphus* aussehende und von Blattläusen sich ernährende Larven besitzt, wie denn überhaupt beide Gattungen äusserst nahe ver-

wandt sind. Ich habe nun bei *Pl. clypeatus* MEIG. (Fig. 44) beobachtet, dass die äusserste Spitze der Filzkammer die Pupariumwand durchbricht und es hier also zur Bildung winziger, nur dem bewaffneten Auge bemerkbaren Hörnchen kommt, welche nur einige wenige Tüpfel aufweisen.

Es macht dieses Verhalten entschieden den Eindruck des Rudimentären, als Anfangsstadium zur Bildung bedeutender, durchbrechender Hörner möchte ich es jeden Falls nicht betrachten.

Es ist schon mehrfach, so z. B. von ELDITT (7), die Ansicht ausgesprochen worden, dass den langen Stigmenhörnern auch die Function von Brechstangen zum Oeffnen des Pupariums für das Ausschlüpfen der Fliege zukomme (7, p. 389), eine Auffassung, für welche allerdings die oft besonders starre Beschaffenheit dieser Hörner spricht. Wenn wir dies erwägen, so lässt sich sehr gut verstehen, dass bei weniger harten Puparien, wie denen von *Syrphus*, Brechstangen überflüssig wurden und es in Folge dessen zum Schwund der Hörner kam, indem dieselben überdies als Athmungsorgane weniger nöthig waren, da ja diese Puparien nicht in der Erde, sondern in freier Luft zu finden sind. Dass sie in letzterer Hinsicht bei *Eristalis* von beträchtlicher Bedeutung sind, wird wohl unzweideutig durch die Anzahl und die complicirte Bildung der Knospen bewiesen.

Eben solche mehrere Tüpfel besitzende Knospen kommen auch bei Dipterenlarven in vereinzeltten Fällen vor. So sind die Hinterstigmen der erwachsenen Larve von *Thrixion halidayanum* ROND. nach PANTEL (35, p. 183, tab. 5, fig. 75) aus je 14—16 Knospen zusammengesetzt, welche je 12—16 Tüpfel führen. Neuerdings habe ich auch an den Hinterstigmen von *Conops*-Larven einen sehr schönen Fall von zusammengesetzten Knospen kennen gelernt, welchen ich an anderer Stelle zu beschreiben gedenke. Im erstern Falle scheint mir aber das Verhalten in so fern ein anderes als bei *Eristalis* zu sein, als bei diesen Larven die primäre Knospe sich am Ende in mehrere äusserst kurze Aeste spaltet, welche je einen Tüpfel besitzen, während bei *Eristalis* die Tüpfel unmittelbar der primären Knospe aufsitzen.

Es bleibt jetzt noch die grosse Gruppe der schizophoren Cyclorrhaphen übrig.

Bei mehreren derselben kommen Stigmenhörner zum Durchbruch, aber dieselben sind niemals besonders auffallend, meistens geradezu sehr winzig, was wohl veranlasst hat, dass sie bis jetzt fast ganz der Beobachtung entgangen sind.

Zunächst hat L. DUFOUR (5, p. 34, tab. 2, fig. 57) die Hörner bei *Aricia testacea* ROB. DESV. (= *Ariciu denominata* ZETT.) beobachtet.

Nach ihm ist die Puppe dieser Art „remarquable, surtout par l'existence de chaque côté de la région dorsale du quatrième segment d'une petite corne, grêle et à peine arquée“.

Dann finden sich in einer ältern Abhandlung von LABOULBÈNE (21) über *Tachina villica* ROB. DESV. (= *T. larvarum* L.) einige Angaben über dieselben. Dieser Autor theilt Folgendes mit: „Sur le quatrième segment [d. h. des Pupariums] on trouve de chaque côté, près du bord postérieur et un peu en haut (fig. 9 et 10) un tubercule répondant au stigmate thoracique de la nymphe incluse. . . . Le point le plus remarquable, à mon avis, de la configuration de la puppe chez notre *Tachina*, c'est la présence sur le quatrième segment, en dessus et près du bord latéral d'un tubercule stigmatifère. C'est là un organe vestigiaire, un représentant des cornes des *Phora*, des *Aricia* etc. Les stigmates uniques de la nymphe paraissent naître aux dépens des stigmates antérieurs de la larve, suivant les beaux travaux de M. LÉON DUFOUR; ces stigmates sont thoraciques et leurs grandes trachées s'anastomosent à la partie inférieure du corps. Beaucoup de nymphes de Diptères appartenant aux premières tribus . . . offrent à l'observateur ces prolongements dorsaux de leurs stigmates. Beaucoup de pupes parmi les Muscides en sont privées, MM. LÉON DUFOUR et PERRIS ne les signalent point dans les *Sarcophaga* qu'ils ont étudiées. C'est pour moi un vrai bonheur de trouver sur la puppe de la *Tachina villica*, ce vestige d'un organe arrivé au summum de développement pour les Muscides chez les pupes des *Phora*. Il faut avoir tourné et retourné dans la main ces berceaux d'une simple Mouche, pour comprendre la joie qu'éprouve l'observateur qui finit par découvrir sur ce corps inerte la trace d'un organe dont l'importance physiologique est si haute. Cette petite saillie, ce point élevé, si insignifiant pour le vulgaire, nous révèle le mode de formation des cornes dorsales des pupes chez les *Aricia*, les *Eristalis*, les *Eumerus*, les *Phora*, etc.“

Dieselbe Freude erfuhr ich, als ich ebensolche Rudimente von Athemhörnern bei vielen andern Muscidenpuppen auffand und überdies das eigenthümliche Gebilde, welches in dieser Gruppe meistens ihre Function übernommen hat.

Von spätern Autoren scheint dieser Fund LABOULBÈNE's wenig beachtet zu sein und werden überhaupt etwaige Hörner in dieser Gruppe fast nirgends erwähnt. So hat auch PANTEL (35) sie bei dem von ihm untersuchten *Thrixion halidayanum* ROND. nicht aufgefunden, und er fand dieselben in der Literatur über Tachinidenlarven auch nur in dem von mir citirten Falle erwähnt. Es scheint ihm auch

überhaupt nicht klar zu sein, was er aus den Mittheilungen LABOULBÈNE's machen soll.

Ganz kurz hat noch PACKARD in einer Abhandlung über die Metamorphose von *Musca domestica* L. (32) die äusserst kleinen Hörner am Puparium dieser Fliege erwähnt, indem er schreibt: „In both genera [d. h. *Stomoxys* und *Musca*] the prothoracic spiracles of the pupae connect with similar projecting, slightly twisted, long acute points which are situated on each side on the hinder edge of the meta-thoracic segment of the puparium“. Dass diese „points“ nur die Pupariumwand durchbohrende Anhänge der Puppe sind, ist ihm also nicht aufgefallen; auch möchte ich hier gleich bemerken, dass dieselben nicht am Metathorax, sondern am 1. Abdominalring liegen.

Wenn also die Stigmenhörner in dieser Gruppe nicht ganz unbeachtet geblieben sind, so fehlt doch bis jetzt jede genauere Untersuchung derselben, welche sich ausserdem über eine grössere Artenzahl erstreckt. Auch das Verhältniss der hiesigen Vorkommnisse zu denjenigen der primitivern Dipterengruppen blieb unaufgeklärt. Es freut mich daher besonders, dass ich diese Lücke wenigstens zum Theil ausfüllen kann, indem ich eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Puparien in dieser Hinsicht zu untersuchen in der Lage war. Es waren mir für diese Untersuchungen viele leere Puparien besonders werthvoll, welche ich mir von gezüchteten Fliegen meiner Sammlung aufbewahrt hatte, indem dieselben im Innern die leere Puppenhaut enthielten; an letzterer liess sich das Verhalten der Stigmen fast noch besser und leichter beobachten als an einer noch in der Entwicklung begriffenen Puppe. Doch hat mir das Auffinden mancher wünschenswerthen Dipterenpuppe keine geringe Mühe gemacht, wie überhaupt die Larven und Puppen vieler sonst gemeinen Dipteren fast niemals bei entomologischen Excursionen aufgefunden werden, indem dieselben an sehr verborgenen Stellen ihr Dasein fristen.

Durchbrechende Stigmenhörner habe ich nun besonders bei den Calyptraten beobachtet, so bei mehreren Tachininen, Muscinen und Anthomyinen.

Immer sind dieselben sehr klein; relativ am grössten waren sie unter den von mir untersuchten Arten bei der Anthomyine *Ophyra leucostoma* WIED. (Fig. 57), wo sie überdies stark gekrümmt erschienen. Die Knospen an denselben sind immer einfach, also nur mit 1 Tüpfel versehen, und überhaupt wenig zahlreich. Die Hörnchen sind meistens sehr derb, was ihre Benutzung zum Oeffnen des Pupariums sehr wahrscheinlich macht.

Unter den Acalyptraten habe ich ebensolche Hörnchen bis jetzt

nur bei *Leria fenestralis* FALL. (Fig. 60) beobachtet. Auch hier sind es wieder sehr winzige Gebilde. Die Puppen der nahe verwandten Gattung *Helomyza*, welche mehrere grössere Arten enthält, standen mir leider nicht zur Verfügung; hier lässt sich aber wohl ein gleiches Verhalten erwarten<sup>1)</sup>.

Besonders wichtig scheint es mir nun, dass in allen diesen Fällen, wo es bei Schizophoren zur Bildung durchbrechender Hörnchen kommt, sich am untern Ende der langen Filzkammer ein zweites Tüpfelstigma entwickelt hat.

Als Beispiel für dieses Verhalten möge auf Fig. 55, welche sich auf *Cyrtoneura stabulans* FALL. bezieht, hingewiesen sein. Es ist hier zunächst das kleine Horn zu sehen, mit den Tüpfeln und der Hornfilzkammer; an letztere schliesst sich die Filzkammer an, an deren unterm Ende wieder die Stigmennarbe liegt. Gerade oberhalb dieser Narbe findet sich nun an dieser Filzkammer ein Auswuchs, welcher am Ende das 2. Tüpfelstigma trägt. Dieses Stigma bildet eine flache Scheibe, die mit einer bedeutenden Anzahl von Tüpfeln besetzt ist, welche je einer kleinen, fast ungestielten Knospe aufsitzen. Da der erwähnte Auswuchs am Ende zweilappig ist, zerfallen die Tüpfel in zwei Gruppen. Weil dieses Tüpfelstigma immer innerhalb des Pupariums eingeschlossen bleibt, möge es als inneres Tüpfelstigma unterschieden werden, dem äussern oder Horntüpfelstigma gegenüber. Von der Filzkammer unterscheide ich den zwischen den beiden Stigmen liegenden Theil als Zwischenfilzkammer; auf das innere Stigma folgt nach innen zu die Narbenfilzkammer.

Alle diejenigen Schizophoren, bei welchen die Hörnchen fehlen, besitzen nur diese innern Tüpfelstigmigen. Es sind dies die Tachininen zum Theil, die Sarcophaginen, mehrere Anthomyinen und alle von mir untersuchten Acalyptraten ausser *Leria fenestralis* FALL.

Es scheint mir hier nicht überflüssig, meine Befunde einmal zusammenzustellen, da es doch bei der immerhin relativ geringen Anzahl der untersuchten Arten verfrüht erscheint zu generalisiren.

Von Tachininen fand ich folgende im Besitz von Hörnchen: *Exorista lucorum* MEIG., *Tachina larvarum* L. (Fig. 48), *Phorocera concinata* MEIG. (Fig. 50), *Thryptocera pilipennis* FALL., *Roeselia antiqua* MEIG.; dagegen sind bei *Masicera pratensis* MEIG. (Fig. 49) die Hörner rudimentär, und bei *Echinomyia grossa* L. und *Baumhaueria vertiginosa* F. sind nur die innern Stigmen vorhanden. Letzteres ist auch der Fall bei *Gastrophilus equi* F. (Oestridae), *Sarcophaga*

1) Diese Vermuthung hat sich mir seitdem als richtig erwiesen.

*atropos* MEIG. (*Sarcophaginae*, Fig. 51) und allen untersuchten Acalyptraten mit Ausnahme von *Leria fenestralis*, also bei *Hydromyza livens* FALL. (Fig. 62), *Sepedon spegeus* F. (Fig. 63), *Piophilæ casei* L., *Tephritis arnicæ* L. (Fig. 64), *Acidia heraclei* L., *Lonchæa palposa* ZETT. (Fig. 65), *Drosophila fenestrarum* FALL., *Hydrellia* sp., *Lipara lucens* MEIG. (Fig. 66), *Agromyza amoena* MEIG. (Fig. 67) und *Agromyza flava* MEIG.

Die untersuchten Muscinen (*Mesembrina meridiana* L., *Calliphora erythrocephala* MEIG., Fig. 52, *Lucilia coerulea* MACQ., Fig. 54, *Musca corvina* F. und *Cyrtoneura stubulans* FALL., Fig. 55) zeigten sich alle im Besitz sowohl von Hörnchen als auch von innern Stigmen, ebenso wie *Hyedotesia serva* MEIG. (Fig. 56), *Ophyra leucostoma* WIED. (Fig. 57) und *Hydrotæa dentipes* F. unter den Authomyinen; *Pegomyia mitis* MEIG. (Fig. 58), *Homalomyia canicularis* F. (Fig. 59) und *scalaris* F. besitzen nur die innern Stigmen, und auch diese sind nicht besonders stark entwickelt.

Wie gesagt, fand sich bei einer Tachinine (*Masicera pratensis* MEIG., Fig. 49) von dem Hörnchen nur noch ein sehr kleines Rudiment übrig, während das innere Stigma hier stark entwickelt war. Letzteres ist bei vielen Schizophoren ohne Stigmenhörnchen der Fall. Dem entsprechend wird dann die Zahl der Tüpfel oft sehr gross; so kommen deren z. B. bei *Tachina larvarum* L. je 200 vor. In solchen Fällen habe ich unten die Tüpfel im Allgemeinen als „zahlreich“ angegeben.

Was nun die innern Tüpfelstigmen anlangt, so neige ich zu der Ansicht, dass wir hierin eine neue Erwerbung zu sehen haben, welche sich im Interesse der Athmung bei denjenigen Arten entwickelte, wo die Hörnchen wegen ihrer Function als Brechstangen dafür weniger tauglich wurden. Während bei den Syrphiden hier in vielen Fällen die complicirten Knospen diesem Bedürfniss entgegenkamen, entstand bei den Schizophoren ein ganz neues Gebilde am untern Ende der Filzkammer.

Nachdem dieses sich einmal entwickelt hatte, kamen dann die Hörnchen bei denjenigen Arten immer mehr in Wegfall, wo eine dünnere Puparienwand die Brechstangen überflüssig machte. Während dasselbe bei vielen Syrphiden (z. B. *Syrphus*) dadurch erreicht wurde, dass das Horn nicht mehr zum Durchbruch gelangte, aber dennoch am Ende das Tüpfelstigma behielt, sind hier, wie aus dem Vorkommen von beiden Stigmen bei vielen Arten erhellt, die Hörner ganz verloren gegangen, während die innern Stigmen sich besonders ausbildeten.

So möchte ich mir die phylogenetische Entwicklung dieses Athmungsapparats vorstellen. Es thut sich aber hier die merkwürdige Thatsache auf, dass wir gerade das primitivste Verhalten bei denjenigen Dipteren finden, welche von den Autoren gewöhnlich als höchst entwickelte bezeichnet werden, d. i. bei den Muscinen, Tachininen etc. Dagegen erreichten dann bei den einfachern Acalyptraten diese Stigmen ihre höchste Entwicklung. Obgleich hier einige Schwierigkeit besteht, so scheint mir dies doch ein entscheidendes Argument gegen meine Auffassung nicht zu sein. Es kommen Beispiele der Art nicht nur überhaupt oft genug vor, sondern es erscheint mir auch fraglich, ob denn überhaupt die Acalyptraten im Ganzen tiefer stehen. Auch ist nicht zu vergessen, dass ich, wenigstens bei *Leria*, die Hörnchen noch aufgefunden habe. Es kommt mir nicht unwahrscheinlich vor, dass wir die primitiven Schizophoren etwa unter den Anthomyinen zu suchen haben; aus diesen entwickelten sich einerseits die doch nahe verwandten Cordularinen, Helomyzinen, welche zu den übrigen Acalyptraten führen, andererseits die Muscinen, Tachininen etc. Letztere behielten grössten Theils das primitivere Verhalten der Stigmen bei, während es bei erstern zum Verlust der Hörnchen und grösserer Entwicklung des innern Tüpfelstigmas kam.

Einen parallelen Fall zeigen die Larvenstigmen, indem dieselben nach meiner Beobachtung bei den Anthomyinen im Allgemeinen von einfacher Bildung sind, während sehr zusammengesetzte Stigmen sich einerseits bei den höhern Calyptraten (z. B. Hinterstigmen von *Musca domestica* L., von mehreren Tachininen, z. B. von *Thrixion*), andererseits bei vielen Acalyptraten (Vorderstigmen von *Hydromyza*, Hinterstigmen von Agromyzinen) finden.

Für die primitive Stellung der Anthomyinen liesse sich auch die habituelle Aehnlichkeit mit den Platypeziden anführen, dann möchte ich auch in den in verschiedenen Abtheilungen der Cyclorrhaphen auftauchenden eigenthümlichen derbhäutigen, platten Larven (*Lonchoptera*, *Platypeza*, *Volucella*, *Homalomyia*) einen primitiven Zustand erblicken. Doch würde es hier zu weit führen, nähere Gründe für letztere Ansicht anzuführen.

Die erwähnten innern Stigmen sind schon seit längerer Zeit bekannt. So beschreibt z. B. DUFOUR (6, tab. 1, fig. 10) dieselben von *Sarcophaga haemorrhoidalis* MEIG. Die radienartige Verzweigung des Tracheenendes hat er richtig beobachtet; dagegen entgingen ihm die Tüpfel, welche diesen Radien aufsitzen.

WEISMANN hat für seine Studien über die Entwicklung der Mus-

ciden (46), was das Puppenstadium anlangt, *Sarcophaga carnaria* L. der Untersuchung unterzogen. Diese Art besitzt eben nur das innere Tüpfelstigma, und es bezieht sich auch seine Mittheilung über die Entwicklung des Stigmas auf p. 257, ebenso wie seine fig. 37, tab. 24 offenbar auf dieses.

Besonders interessant muss es auch erscheinen, was LOWNE (22) in seinem umfangreichen Buch über die blaue Fleischfliege (*Calliphora erythrocephala* MEIG.) bezüglich der Puppenstigmen angiebt. Das ist aber freilich nicht viel. Dieser Autor hat allerdings beide Stigmen, die innern und äussern, welche bei dieser Art vorhanden sind, beobachtet, aber er scheint dieselben doch keiner grossen Beachtung würdig erachtet zu haben. Sehr kurz finden sie sich auf p. 319 des 1. Bandes in folgender Weise beschrieben: „The stigmatic cornua of the pronymph [unsere äussern Tüpfelstigmen] have a simple trumpet-like orifice, rapidly become highly chitinized, and acquire a yellow colour. They are subsequently shed, and are replaced by intersegmental spiracles developed between the pro- and mesothorax. These are the anterior spiracles of the nymph. They resemble the anterior spiracles of the larva in having digitate extremities, but differ in possessing only four or five digitations. WEISMANN confounded them with the stigmatic cornua, and it is only recently that I discovered that the two are distinct and exist simultaneously“. Ich möchte hierzu bemerken, dass LOWNE zunächst immer die Stigmenhörner mit abgebrochener Spitze zu Gesicht bekommen hat, wie es auch aus mehreren seiner Figuren (tab. 20, fig. 3, tab. 21, fig. 7) hervorgeht, sonst ist es mir unverständlich, wie er von einer trompetenförmigen Oeffnung am Ende reden kann. Die Spitze ist innen wohl immer in der Wand des Pupariums stecken geblieben; dass hier durchbrechende Stigmenhörner vorkommen, findet sich auch überhaupt in seinem Buch nirgends angegeben und kann man also bei dem sonstigen Umfang des Buches wohl als ihm unbekannt betrachten.

Auch scheint mir der Vergleich der innern Stigmen mit denen der Larve nicht glücklich gewählt, indem doch bei letztern das Stigma aus einigen fächerartig angeordneten, lang gestielten Knospen gebildet wird, während diese Puppenstigmen den in meiner Fig. 53 dargestellten Bau zeigen: es lassen sich hier wohl einige Radien erkennen, aber diese tragen die eigentlichen Tüpfel, welche LOWNE's Aufmerksamkeit entgangen sind.

Von grösserer Bedeutung ist es aber, dass LOWNE die 2 Stigmen als von einander getrennte Bildungen auffasst, von welchen die äussere

als Respirationsorgan der neu gebildeten Puppe (seine „pronymph“), die innere als eben solches der fertigen Puppe („the nymph“) dienen sollen. Ja, er geht so weit, dass er das Auftreten letzterer als Anzeichen einer Häutung betrachtet, welche sich aber eben auf die bezügliche Thoraxregion beschränken soll, indem er — wie es ja nicht Wunder nehmen kann — an andern Körperstellen keine Abhebung einer Chitiummembran wahrnehmen konnte. Wenn diese Behauptung der Wahrheit entspräche, so hätten wir es hier mit einer sehr überraschenden, einzeln dastehenden Thatsache zu thun, denn sonst würde eine ebensolche Häutung im Anfang des Puppenstadiums bei keinem Insect mit vollkommener Metamorphose beobachtet. Da sich annehmen lässt, dass wegen der Bedeutung des LOWNE'schen Buches seinen Angaben in weitem Kreise Beachtung geschenkt wird, möchte ich hier diese Behauptung seinerseits, welche mir durchaus falsch erscheint, eingehend erörtern.

Es seien hier zunächst die eigenen Worte LOWNE's wiederholt: „The order of succession of the anterior spiracles in the larva, nymph and imago, is as follows: The stigmatic cornu of the prothorax of the larva is shed with the larval integument which forms the pupa-case, but is replaced by the newly-formed stigmatic cornu of the pronymph. This resembles the respiratory siphon of *Culex* very closely; it is developed from the dorsal prothoracic imaginal disc, and is shed with the pupa-sheath. Before the stadium of the pupa-sheath however, a third spiracular apparatus appears behind and below the stigmatic cornu of the pronymph. This is the intersegmental spiracle of the nymph. It is a digitate cornu similar to, but more simple than, the stigmatic corner of the larva, inasmuch as it has fewer digitations. It is developed in relation with a new tracheal vessel given off behind the prothoracic spiracular trunk of the larva. . . . The existence of two sets of spiracles which are shed in the pupa stage, the stigmatic cornua of the pronymph, and the digitate intersegmental spiracles of the nymph, indicate the existence of two virtual ecdyses, resulting in the pupa-sheath, and not one as has hitherto been supposed — the separation of the stigmatic cornu from the prothorax certainly occurs at an earlier period than that of the intersegmental spiracle, and the latter appears to be covered by the pupa-sheath in some preparations. In other preparations the pupa-sheath is seen to be connected with the base of the intersegmental spiracular cornu. I am inclined to believe that the pupa-sheath of WEISMANN is the result of a second ecdysis, and, in parts at least, the pupa-

sheath is distinctly formed of several layers closely pressed together. It is probable, I think, that two or more ecdyses occur, which are either partial or complete; but owing to the extreme thinness of the shed layers it is extremely difficult to trace them. It appears to me probable that the first ecdysis is only partial, and is limited by the extent of the disc at the time of its occurrence, as there is no appearance of a continuous membrane enclosing the whole of the limbs in a single sheath, an condition which could hardly fail to exist if a complete ecdysis occurred before their evolution. The only indications of more than one ecdysis in the pupa are the early separation of the prothoracic stigmatic cornua, and the laminated structure of the pupa sheath“ (22, V. 2, p. 372).

Ich glaube, dass aus diesen Auseinandersetzungen schon von vorn herein das Problematische der Annahme LOWNE's hervorgeht. Es war offenbar bloss die ihm sonst räthselhafte Anwesenheit der beiden Stigmen, welche ihn dazu veranlasste, eine zweite Häutung anzunehmen. Der Bau dieser Stigmen ist freilich ein so eigenthümlicher, dass es nicht so sehr Wunder nehmen kann, wenn jemand dadurch irre geleitet wird. Doch hätte eine genauere Beobachtung der beiden Stigmen im Zusammenhang auch LOWNE gelehrt, dass sie nur ein einheitliches Gebilde darstellen, wobei von einem Häutungsprocess gar nicht die Rede ist, und welches nur darin von dem einfachen Verhalten abweicht, dass hier die Tüpfelbildung an zwei verschiedenen Stellen der Filzkammer auftritt, von welchen die eine ausserhalb des Pupariums zu liegen kommt, die andere aber ganz in der Nähe des zukünftigen imaginalen Stigmas sich befindet. Die ganze Reihe von Befunden an andern Dipterenpuppen, wie ich sie oben erörtert habe, bestätigt diese Thatsache, und es ist also ganz überflüssig, hier etwaige bei andern Insecten fehlende Häutungsprocesses zu Hülfe zu ziehen.

Die von Schnitten entlehnten Figuren LOWNE's (z. B. tab. 20, fig. 3, tab. 22, fig. 7) geben keinen richtigen Einblick in die Verhältnisse, wie denn überhaupt diese Methode der Untersuchung für diesen Fall wenig geeignet ist.

An dieser Stelle möchte ich noch die Arbeit KRANCHER's: „Ueber die Stigmen der Insecten“ (20) erwähnen, weil darin auch über die Stigmen der Puppe von *Musca (Calliphora) vomitoria* L. und von *Musca domestica* L. abgehandelt wird (20, p. 533). Doch zeigt sich sogleich, dass dieser Autor statt der Puppe nur das Puparium untersucht hat. Es ist ihm nicht aufgefallen, dass er es also mit denselben

Stigmen zu thun hatte, welche die erwachsene Larve besitzt. Wenn er behauptet, dass diese Puppen zwei Paare Stigmen besitzen und „nicht, wie WEISMANN fälschlich angiebt, nur eines“, so ist der Fehler ganz auf seiner Seite.

Bei den Pupiparen habe ich von den Prothorakalstigmen wenig auffinden können. Bei *Melophagus ovinus* L. wenigstens kommen nur ganz kleine Rudimente von denselben vor. Eigentliche Knospen und Tüpfel habe ich hier nicht beobachten können, es scheint nur noch eine breite Narbe vorhanden zu sein (Fig. 68).

Um einen Ueberblick über die verschiedenen Formen zu gewinnen, möchte ich hier folgende als Beispiel anführen:

1) *Bolitophila* (Fig. 12): Filzkammer kurz, Knospen nicht zahlreich, mit je einem Tüpfel. Im Ganzen der Bau wie bei vielen Dipterenlarven. Die Stigmen bilden keine eigentlichen Athemhörner, sondern treten nur als unbedeutende Vorsprünge auf.

2) *Ceratopogon* (Fig. 21, 22): Athemhörner gut entwickelt, Hornfilzkammer aber lang, mit kurz gestielten Knospen.

3) *Simulia* (Fig. 18): Athemhörner kurz, aber am Ende mit gebelnten Fortsätzen, welche am Ende je eine Knospe tragen; diese also sehr lang gestielt.

4) *Merodon* (Fig. 40—42): Schema wie bei 2, aber Knospen mit je mehreren Tüpfeln. Narbenfilzkammer oft lang, also die äussere Stigmennarbe weit von der Hornbasis entfernt.

5) *Phorocera* (Fig. 50): Stigmenhorn mit einigen einfachen Tüpfeln. Ueberdies ein inneres Tüpfelstigma. Es ist also von einer Zwischenfilzkammer die Rede.

6) *Sepedon* (Fig. 63): Nur das innere Tüpfelstigma vorhanden.

7) *Anopheles* (Fig. 30): Hornfilzkammer sehr kurz, von dem trichterförmig eingestülpten Horn umgeben. Narbenfilzkammer sehr lang.

8) *Orthocladius* (Fig. 23): Die Hörner vorhanden, aber ohne Filzkammer. In der Nähe findet sich die Narbe.

9) *Orthocladius diversus* v. d. W.: Narbe wie bei 8; Hörner nicht entwickelt.

10) *Chironomus* (Fig. 25): Wie bei 9, überdies aber secundär entwickelte echte Tracheenkiemen am Prothorax.

Es geht aus den oben erörterten Befunden hervor, dass die Athmungsapparate am Prothorax der Dipterenpuppen mit einer einzigen

Ausnahme (Arten von *Chironomus*) als Modificationen von den „Tüpfelstigmen“ aufzufassen sind, welche in einfacherer Form auch bei Dipterenlarven und am Abdomen der Dipterenpuppen eine weite Verbreitung haben. In einigen Fällen sind sie von letztern nur wenig verschieden, indem sie nur etwas grösser und reicher an Tüpfeln sind, in andern Fällen kommt es zu weit gehender Complication, welche in den vieltüpfeligen Knospen mehrerer Syrphiden und besonders in den doppelten Stigmen vieler schizophoren Cyclorrhaphen ihren Gipfel erreicht. Auch begegneten wir Fällen, in welchen die Stigmen sich in rudimentärem Zustand befanden.

Da die Anwesenheit der Tüpfel eine besondere Eigenthümlichkeit dieser Athmungsapparate bildet, so scheint es mir am besten, sie im Allgemeinen als „Tüpfelstigmen“ zu bezeichnen.

In einigen Fällen wurden denselben von andern Autoren schon andere Namen beigelegt. So findet sich sehr allgemein die Bezeichnung Tracheenkiemen, welche besonders für die betreffenden Gebilde bei *Simulia* und *Chironomus* angewendet wird.

Wir haben aber schon oben gesehen, dass zwischen diesen beiden Gattungen in dieser Hinsicht nur eine ganz oberflächliche Uebereinstimmung besteht, indem sich wohl bei beiden büschelartige Organe am Prothorax vorfinden, diese aber einen ganz verschiedenen Bau zeigen. Als „Tracheenkiemen“, d. h. Integumentaustülpungen, in welchen Tracheen verlaufen, sind nur die von *Chironomus* zu deuten, welche überhaupt mit den eigentlichen Prothorakalstigmen nichts zu thun haben, sondern ganz secundäre Bildungen sind, wie echte Tracheenkiemen an entsprechender Stelle z. B. bei der Perlide *Nemura* (vgl. 8, tab. 23, fig. 1) vorhanden sind.

Nach WEISMANN (47) sind die Prothorakalanhänge der *Corethra*-Puppe eine Mittelform zwischen einfachen Stigmenhörnern, wie sie den Musciden, und wirklichen Tracheenkiemen, wie sie vielen Tipuliden-Puppen zukommen; an anderer Stelle heisst es von diesen Gebilden: „Als Kieme charakterisirt es sich durch die starke, doppelte (als Intima und äussere Haut vorhandene) Chitinhaut, verbunden mit bedeutender Flächenausdehnung, als Stigma legitimirt es sich durch eine mit dem Lumen zusammenhängende Oeffnung an der Spitze“. Letztere Oeffnung ist aber gerade sehr fraglich und wäre, wie aus meinen Befunden hervorgeht, doch immer nur eine secundäre. Wenn aber WEISMANN der Zeit das Vorhandensein der Oeffnung annahm, so wäre doch die Bezeichnung als „Kieme“ eben dadurch nicht entsprechend. Ich habe oben dargethan, dass auch diese Gebilde sich als modificirte

Tüpfelstigmahalter deuten lassen; in diesem Falle ist das Stigma selbst rudimentär geworden. Auch PALMÉN (34) hat bereits, WEISMANN gegenüber, ausführlich seine Ansicht vertheidigt, dass diese von WEISMANN als „Stigmenkiemen“ bezeichneten Gebilde mit den gewöhnlichen, offenen Stigmen der Insecten nichts zu thun haben. Auch nach seiner Ansicht aber sind die Prothorakalkiemen bei *Corethra* identisch mit den „Prothorakalhörnern“ oder den oft sogar ganz stattlich verzweigten wahren Tracheenkiemen. In letzterm, wobei er offenbar wieder die Büschel von *Chironomus* im Auge hatte, kann ich ihm nicht beitreten, auch nicht da, wo er an den trompetenförmigen Prothorakalanhängen von *Culex* jede Oeffnung am Ende leugnet und denselben nur oben eine Vertiefung zuschreibt. Ich meine, dass die Vertiefung sich bis an die Basis des Organs erstreckt; an dieser Stelle nehme aber auch ich eine Membran an, welche die darauf folgende Filzkammer oben abschliesst.

Doch scheint mir auch die Bezeichnung „Kiemen“ für die Prothorakalanhänge bei *Corethra* und *Culex*, wie PALMÉN sie anwendet, wenig zutreffend. Schon HURST (14, p. 55) ist hierin PALMÉN entgegengetreten, und ich kann ersterm nur beistimmen, wenn er schreibt: „Each is a thick chitinous tube, the cavity guarded by numerous hooked spines, the walls consisting of hardly anything but the chitinous cuticle.“ Wenn er aber hinzufügt: „the epidermis (hypodermis)“ between its two layers being barely recognizable on account of its thickness“, so muss ich darauf hinweisen, dass hier von einer Hypodermis bald nach der Verpuppung gar nicht die Rede ist, indem dieselbe sich an der bezüglichen Stelle zurückzieht, bis wo später das imaginale Stigma entsteht. An Mikrotomschnitten habe ich wenigstens bei *Anopheles* weder an den Hörnern noch an der ganzen Narbenfilzkammer eine Spur von Zellen mehr auffinden können. Die Bezeichnung „Kieme“ setzt aber eine mit Blut gefüllte Hypodermisausstülpung voraus, und hiermit haben wir es hier jeden Falls nicht zu thun.

Ganz unlängst hat VÖGLER (42) in einer Abhandlung über die Metamorphose von *Teichomyza fusca* MACQ. den Namen „Röhrenkiemen“ vorgeschlagen. Obgleich derselbe, wie für die betreffenden Gebilde bei *Simulia* und überhaupt in Fällen, wo die Knospen lang gestielt sind, wie an den Vorderstigmen der Larve von *Teichomyza*, nicht unzutreffend erscheint, so stützt sich doch VÖGLER bei der Wahl dieses Namens auf eine meines Erachtens unrichtige Annahme. Er ist nämlich der Ansicht, dass wir es bei *Simulia* u. s. w. mit primitiven Verhältnissen zu thun haben, von welchen die mit wenig vortretenden Knospen versehenen ähnlichen Organe der Dipterenlarven

herzuleiten seien; letztere seien als verkümmerte Organe aufzufassen, da bei dem Uebergang zur terrestrischen Lebensweise die langen Röhren nicht mehr nöthig waren. Für diese Ansicht scheinen mir aber genügende Gründe zu fehlen; ich möchte mir die Phylogese gerade in umgekehrter Richtung vorstellen. Finden sich doch die sehr einfachen Tüpfelstigmen schon in den niedrigsten Dipterenfamilien, für welche keine Gründe vorliegen, um sie als directe Abkömmlinge von Wasserthieren zu betrachten. Auch finden sich diese Organe bei den Muscidenlarven in so verschiedenartiger Ausbildung und in offenbarem Zustande der Vervollständigung, dass wir sie doch nicht als Rudimente betrachten können.

Wenn dieser Autor LABOULBÈNE den Vorwurf macht, dass er fälschlich ein geschlossenes Gebilde als Stigma bezeichnet, da doch das Wesentliche eines Stigmas, zu deutsch: eines Athemlochs, das Loch, die Oeffnung ist, so möchte ich bemerken, dass dies wohl für „Athemloch“ nicht aber für „Stigma“ zutrifft. Das Wort „στίγμα“ bedeutet eben nur „Punkt“<sup>1)</sup>.

In andern Insectenordnungen sind ähnliche Stigmen noch wenig beobachtet worden. Am nächsten würden wohl hier die „Gitterstigmen“ der Lamellicornierlarven zu erwähnen sein. Auch diese haben eine ausgiebige Discussion veranlasst, was die Frage anlangt, ob sie offen oder geschlossen sind. Doch scheinen mir diese Stigmen überhaupt nach einem andern Princip gebaut zu sein. Wir finden hier wohl auch eine laterale Stigmennarbe, aber der mit der Filzkammer übereinstimmende Theil zeigt keine Knospen, sondern ist über die ganze halbmondförmige Fläche, mit welcher er mit der Haut zusammenhängt, mit gleichmässig angeordneten Tüpfeln übersät.

### Die Entwicklung der Prothorakalstigmen.

Für das Verständniss der Entwicklung der Prothorakalanhänge ist immer zunächst zu beachten, dass dieselben sich als weitere Ausbildungen der Larventüpfelstigmen ergeben haben; es sind eben auch die Abdominalstigmen der Puppen noch fast ganz wie letztere gebildet.

Da sich also im Ganzen derselbe Entwicklungsgang erwarten lässt, möge daran erinnert werden, was bei der Häutung der Larve mit den Stigmen stattfindet. Es entsteht da zunächst eine Wucherung an dem

1) Ich möchte hier nebenbei bemerken, dass der VOGLER fraglich gebliebene Eindruck *x* in seiner fig. 3 (Hinterstigma der Larve von *Teichomyza*) die Stigmennarbe zu sein scheint, welche wohl in die 5. Oeffnung (fig. 4) endet. Letztere wäre also die „äussere Stigmennarbe“.

Epithel der Trachee eine Strecke unter der Basis der Filzkammer, also an einer Stelle, wo die echten Tracheentänidien vorhanden sind. Gleichzeitig zieht sich die Hypodermis von ihrer Chitinschicht zurück, etwa bis an dieselbe Stelle, wo die Wucherung sich bildet, und wird bei der allmählichen Vergrößerung derselben dort etwas vorgewölbt. Um dies zu ermöglichen, muss aber hier auch an ihr eine Zellenwucherung vorhanden sein. Wenn dann beide Epithelschichten, also die Hypodermis und das Tracheenepithel, eine neue Chitinschicht gebildet haben, ist alles für die Häutung fertig. Die alte Chitinschicht der Haut wird dabei entfernt, und mit den alten Stigmen werden auch die daran sich anschliessenden alten Tracheen entfernt, was also durch den kurzen Abschnitt geschehen muss, welcher oberhalb des neuen Stigmas liegt. In diesem Abschnitt kam es aber nur zur Bildung einer äusserst feinen neuen Chitinschicht. Sobald also die alte Trachee durch denselben entfernt ist, fällt er zu einem soliden Strang, dem Narbenstrang, zusammen. Die beiden Enden desselben haben wir als äussere und innere Narbe kennen gelernt.

Es geht aus dieser Entwicklungsweise hervor, dass immer auch der alte Narbenstrang entfernt wird und dass die Bildung des neuen Tüpfelstigmas immer mehr proximalwärts an der Trachee stattfindet.

Der Narbenstrang ist also ein geschlossenes Tracheenende und offenbar identisch mit den von PALMÉN (34) bei vielen Insectenlarven nachgewiesenen Stigmenfäden; hier befand sich aber kein secundäres Athmungsorgan, kein Tüpfelstigma, in ihrer unmittelbaren Nähe. So verhält es sich z. B. bei den Ephemeridenlarven, woselbst auch schon PALMÉN richtig beobachtete, dass jeder neugebildete Stigmafaden zunächst für die Entfernung alter Tracheen von Nutzen ist und sich erst nach diesem Process zum soliden Strang zusammenzieht. Auch theilt derselbe Autor mit, dass sich die Hypodermis von der Stelle, wo dieser Faden mit der Körperoberfläche zusammenhängt, zurückzieht, und ich kann hinzufügen, dass dies oft über eine ziemlich lange Strecke geschieht, indem z. B. bei der Larve von Chironomiden vor der Häutung der lange Stigmafaden am Prothorax schon ganz ausserhalb der Hypodermis zu liegen kommt.

Was die Tüpfelstigmen selbst anlangt, so bestehen diese nach Obigem immer aus 2 Chitinschichten, von welchen die äussere der Haut, die innere dem Tracheensystem angehört. Nur in den Knospen pflegen diese besonders nahe bei einander zu liegen oder sogar verschmolzen zu sein.

Weil nun die Prothorakalanhänge der Puppen meistens bedeutend

stärker hervortreten als die Larvenstigmen, lässt sich erwarten, dass dem entsprechend die Wucherungen von der Trachee und von der Haut hier viel stärker entwickelt sind. Welche von beiden die grössere ist, hängt von dem Bau der fertigen Stigmen ab. So lassen sich bei den langen Stigmenhörnern von *Eristalis* beide Wucherungen als sehr gross erwarten, während bei den breiten, flachen, innern Tüpfelstigmen vieler Musciden die Oberflächenvergrösserung der Haut nicht so besonders stark ist. In dieser Hinsicht ist es nun gleich erwähnenswerth, dass WAHL (44) für *Eristalis* nachdrücklich behauptet, dass hier die Imaginalscheiben für die Prothorakalhörner mit der Hypodermis zusammenhängen und nicht mit dem Tracheenepithel. Es stimmt dies sehr gut mit dem spätern Bau der betreffenden Organe, nur bin ich der Ansicht, dass sich hier doch auch an der Trachee nicht unbedeutende Imaginalscheiben bilden müssen für die Bildung der Hornfilzkammer; vielleicht aber entstehen diese in einem spätern Stadium als das von WAHL untersuchte.

Andere Autoren, wie WEISMANN (46) und VAN REES (39), beobachteten gerade, dass die obern Prothorakalscheiben Anhänge der Trachee sind. Bei der von ihnen untersuchten *Calliphora* müssen also die trachealen Wucherungen mehr auffällig sein.

Die einander scheinbar ganz widersprechenden Befunde von WEISMANN, VAN REES u. A. einerseits und von WAHL andererseits können also ganz gut alle auf richtiger Beobachtung beruhen und stehen gar nicht in so schroffem Gegensatz, wie es WAHL meint.

Nach WEISMANN (47) sollen bei *Corethra* die beiden Zellenwucherungen im Anfang eine einheitliche Masse bilden. Er theilt hierüber Folgendes mit: „Offenbar gehen hier zwei Vorgänge neben einander her, die Bildung einer Ausstülpung der Hypodermis (eines Segmentanhangs) und die Bildung einer Kieme im Innern dieser Ausstülpung. Letzteres geschieht durch Wucherung der Peritonealhaut einer Trachee, geht also vor sich wie jede Neubildung am Tracheensystem. Nun geschieht aber beides, die Ausstülpung der Hypodermis und die Wucherung der Peritonealhaut, gleichzeitig, beide bilden zusammen eine einzige Zellenmasse, wie ja schon vor Beginn der Neubildung, an der Stelle, wo Tracheenanlage und Hypodermis sich berührten, beide in Continuität standen.“ Erst später finde dann die Spaltung statt. Aus seiner fig. 9 A, tab. 4 lässt sich entnehmen, dass, wie zu erwarten, diese Wucherung in unmittelbarer Nähe des Endes des Stigmafadens auftritt; es findet sich nämlich bei der *Corethra*-Larve am Prothorax kein Stigma, sondern nur dessen Rudiment, der

Stigmafaden. Während schon bei der Häutung der Dipterenlarven die Hypodermis sich in der Region der Stigmenfäden ziemlich weit von ihrer Chitinschicht zurückzieht, ist dies noch in viel grösserm Maasse bei der Bildung der Prothorakalhörner der Fall. Es kommt dadurch die Basis des Horns oft weit von der äussern Stigmennarbe zu liegen, und eine lange Narbenfilzkammer liegt dann also ganz ausserhalb dieser Hypodermis (Fig. 30b). An diesem ganzen Abschnitt, wie überhaupt an den Hörnern, ist dann ebenso wenig etwaiges Tracheenepithel mehr vorhanden. Dieses Verhalten findet sich auch z. B. bei *Eristalis* und hat bei WAHL grosses Befremden veranlasst. Seine Beobachtung: „die Matrixschicht des Tracheenstammes, der die Stigmenhörner mit den persistirenden Tracheen verbindet, geht zu Grunde, und nur die dicke Intima mit ihrem Spiralfaden bleibt während der Puppenzeit noch erhalten, und ein zellenloses, nur chitinöses Luftleitungsrohr bildet sich zwischen dem Stigma und dem persistirenden Theil der Tracheen“, ist sehr richtig, aber nur ein Beispiel eines Verhaltens, welches allen Tüpfelstigmen in grösserm oder geringerm Maasse eigenthümlich ist. Auch bei der Bildung der Imago zieht sich die Hypodermis wieder nicht unbedeutend zurück und bildet dann da, wo sie mit dem Tracheenepithel zusammenhängt, das imaginale Stigma.

### Das Verhalten der Prothorakalanhänge zu den Flügeln.

Es ist von mehreren Autoren die Meinung vertreten worden, dass wir es in den auffallenden Anhängen am Prothorax vieler Dipterenpuppen mit Homologa der Flügel zu thun hätten.

Zunächst hat WEISMANN, der Begründer unserer Kenntnisse von den Imaginalscheiben, die Ansicht vertheidigt, dass die hornartigen Zapfen, welche die Puppenstigmen tragen, morphologisch den Flügeln und Schwingern entsprechen, also die Rückenanhänge des Prothorax sind (46, p. 304). Dann will ich hier PAUL MAYER nennen, der in seiner Abhandlung (23) „Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten“ die Prothorakalhörner der Dipteren wenigstens als Stütze für die Annahme, dass auch am Prothorax flügelartige Anhänge dereinst bestanden haben, anführt. Doch fügt er hinzu: „Zwar lässt sich hier bestimmt nachweisen, dass diese ‚Hörner‘ nachträglich erworben sind, doch könnte man dabei an Atavismus denken.“

Bestimmter hat sich HAMMOND (12) für die erwähnte Homologie ausgesprochen. Er führt einerseits ihre Anordnung, dann auch besonders ihre Entwicklung aus einer eben solchen Imaginalscheibe wie die der Flügel als Gründe für diese Ansicht an. In einer spätern

Arbeit (13) stützt er sich überdies auf die Erwägung, dass eine andere Bedeutung für diese Organe nicht bekannt ist, die also sonst in phylogenetischer Hinsicht ganz räthselhaft bleiben.

HURST (15) hat sich besonders mit der Entwicklung von *Culex* beschäftigt. Nach ihm sind hier die trompetenförmigen Organe am Prothorax nur dadurch von den Flügeln verschieden, dass erstere zu Röhren aufgerollt sind, während letztere flach ausgebreitet werden. Er betrachtet sie also auch als homologe Bildungen.

MIALL (28) schliesst sich mit einigem Zweifel dieser Ansicht an, indem er ausdrücklich hinzufügt, dass ihm die entscheidenden Beweise noch zu fehlen scheinen. Dass sie auch je als Flügel functionirt haben, scheint ihm besonders zweifelhaft. Er sagt ja: „What was its original purpose, we can not even conjecture. No insect is known with a functional prothoracic wing, and it is hard even to imagine an insect with three pairs of wings.“

KORSCHULT u. HEIDER (19, p. 862) lassen sich in ihrem bekannten Lehrbuch nicht ganz bestimmt über diese Frage aus, indem sich daselbst nur folgende dürftige Mittheilung findet: „Von den dorsalen Paaren der Imaginalscheiben wandelt sich das des Mesothorax in die Flügel, das des Metathorax in die Halteren um, während aus der entsprechenden Anlage des Prothorax bei *Corethra* der stigmentragende Dorsalfortsatz der Puppe, bei *Simulia* dagegen ein Büschel von Tracheenkiemen hervorgeht.“ Ich möchte nebenbei bemerken, dass weder bei *Corethra* am Ende des Horns von einem Stigma im gewöhnlichen Sinne, noch bei *Simulia* von Tracheenkiemen die Rede ist, wie aus meinen obigen Auseinandersetzungen hervorgeht.

Dagegen fanden diese Anschauungen bei PALMÉN durchaus keinen Beifall, wie er sich besonders WEISMANN und PAUL MAYER gegenüber ausgesprochen hat (34, p. 64). Nach ihm sind die Hörner von *Corethra* „accessorische Hautduplicaturen, denen man keineswegs, wie es bisweilen geschieht, den hohen morphologischen Werth dorsaler Gliedmaassen zuerkennen darf“. Für die bezüglichen Anhänge von *Musca* kann er dieser Deutung noch weniger beistimmen, „da diese Zapfen nur die stark chitinisirten Insertionsstellen eines hypodermalen Tracheenastes (Stigmenastes) bezeichnen (64, p. 86, Anm.). Obgleich letzteres freilich nicht richtig ist, so möchte ich mich doch im Allgemeinen seiner Ansicht anschliessen.

Obgleich also mehrmals die Entwicklung der Athemhörner aus Imaginalscheiben als Argument angeführt wurde für ihre Homologie mit den Flügeln, so ist doch WEISMANN schon gleich die Verschieden-

heit zwischen den obern Prothorakal- und den übrigen obern Imaginalscheiben nicht entgangen (46, p. 237). Er hat schon beobachtet, dass erstere die einzige Bildungsscheibe ist, welche nicht schon im Embryo angelegt wird, sondern welche im Wesentlichen ganz ebenso entsteht wie die neuen Stigmen bei den Häutungen der Larve. Unsere vergleichend-anatomischen Befunde bestätigen in schönster Weise diese Angaben WEISMANN'S.

Auch spätere Autoren, welche die nachembryonale Entwicklung der Dipteren studirten, haben das eigenthümliche Verhalten dieser obern Prothorakalscheiben beobachtet. So weist z. B. auch VAN REES besonders darauf hin, dass diese von vorn herein durch den weiten Längstracheenstamm selbst mit der Hypodermis im Zusammenhang stehen, während für die übrigen nur mit Schwierigkeit die dünnen Stiele nachweisbar sind, welche dieselben mit der Hypodermis verbinden.

Es ist in dieser Frage besonders zu beobachten, dass die Entwicklung aus einer Imaginalscheibe für die Homologie nichts sagt, indem sich doch eine solche Scheibe in der Larve für jedes Organ bildet, welches in der Imago eine beträchtliche Vergrößerung erwerben wird oder bei der Larve überhaupt fehlt, es mag dies ein Flügel oder ein Bein oder etwas anderes sein. Somit könnte allein die übereinstimmende Anordnung zur Annahme der Homologie verleiten. Das ist aber für sich allein doch immer ein unbedeutendes Argument.

Von Bedeutung ist auch, dass bei *Encyrtus* (Hymenoptere) nach BUGNION und bei Lepidopteren nach GONIN keine Spur der betreffenden Scheiben am Prothorax zu finden ist, was aber durchaus nicht Wunder nehmen kann, da hier gewöhnliche, offene Stigmen vorkommen und also bei der Häutung die Bildung von etwaigen Imaginalscheiben für dieselben ganz überflüssig ist. Es wäre doch immerhin befremdend, wenn gerade bei der hoch stehenden Ordnung der Dipteren die Reste der Prothorakalflügel bewahrt geblieben wären.

Auch scheint mir hier noch eine Mittheilung von WAHL über die Imaginalscheiben bei den *Eristalis*-Larven von Interesse. Er hat beobachtet, dass je die obern und untern Imaginalscheiben des Mesosp. Metathorax durch einen Zellenstrang mit einander verbunden sind; dagegen vermochte er im Prothorax einen solchen Verbindungsstrang nicht aufzufinden. Er sagt hierüber Folgendes: „Es wäre dies damit zu erklären, dass die Stigmenhörner nur eine vorübergehende Bildung sind, die Imago aber am Prothorax keinen Anhang besitzt, der den Flügeln und Schwingern analog wäre. Doch ist auch die Möglichkeit vorhanden, dass der Verbindungsstrang im ersten Thorakal-

segment sehr zart ist und sich dadurch meiner Beobachtung entzogen hat“ (44, p. 42). Bei der isolirten Stellung dieser Prothorakalscheiben kann aber das Fehlen dieses Strangs nicht Wunder nehmen.

Aus meinen Befunden geht hervor, dass die Prothorakalanhänge den Athmungsapparaten der Abdominalsegmente von den Dipterenpuppen homolog sind. Wären also erstere die Homologa von Flügeln, so müsste man diese Homologie auch für die Abdominalstigmen gelten lassen. Man könnte also noch fragen, ob doch nicht alle diese Tüpfelstigmen, welche doch auch geschlossene Anhänge der Körpersomite sind, mit den Flügeln resp. Kölbchen homolog sind, indem sie doch gerade am Meso- und Metathorax zu fehlen pflegen. Es liesse sich dann hier die bekannte Ansicht mancher Autoren in Betracht ziehen, dass auch die Tracheenkiemen der Ephemeriden u. s. w. Homologa der Flügel sind, woraus wieder die Frage hervorgehen würde, ob die Tüpfelstigmen nicht etwa als Reste dieser Tracheenkiemen aufzufassen wären. Von vorn herein wäre es doch nicht unmöglich, dass die Dipterenlarven von im Wasser lebenden, mit Tracheenkiemen athmenden Insecten herzuleiten seien.

Diese Ansicht scheint mir aber sofort dadurch widerlegt zu werden, dass die betreffenden Tracheenkiemen an ganz anderer Stelle des Tracheenlängsstammes vorkommen als die Tüpfelstigmen. Die in erstere eintretende Trachee entspringt aus dem Längsstamm selbst, während die dem Tüpfelstigma angehörige Filzkammer immer als Wucherung an einem Stigmafaden (Funiculus PALMÉN) auftritt. Diese Stigmafäden der Ephemeridenlarven sind dieselben Gebilde, welche wir bei den Dipteren als Narbenstränge bezeichnet haben. Das eine Ende derselben (die äussere Stigmennarbe) ist aber dem offenen Stigma anderer Insecten homolog, und es liegen also die Tüpfelstigmen unmittelbar neben den hier geschlossenen echten Stigmen, was mit den Tracheenkiemen der Neuropteren nicht der Fall ist, ebenso wenig wie mit den Flügeln. Auch die Ansicht, dass die offenen Stigmen mit den Flügeln homolog seien, hat Anhänger gefunden. Es wurde dies zunächst, freilich aus wenig sagenden und der Zeit schon von GERSTAECKER (8, p. 223, Anm.) zurückgewiesenen Gründen, von PLATEAU behauptet (37, p. 33). Später hat VERNON (40) eine ähnliche Hypothese vertheidigt: er will beobachtet haben, dass bei Raupen die Imaginalscheiben der Flügel gerade an der Stelle entstehen, wo in den jüngsten Räupecn noch die soliden Stigmenäste — also die Reste der offenen Stigmen — erkenntlich sind. Dieser Auffassung, dass die Flügel unmittelbar dem Tracheensystem als besondere Ent-

wicklungen der Stigmen angehören, wurde schon von GONIN (10, p. 111) widersprochen; dieselbe wird auch schon dadurch wiederlegt, dass es Insecten giebt, welche wenigstens an einem der zwei hintern Thorakalringe gut ausgebildete Stigmen besitzen.

Unter den Dipteren finden sich solche Fälle bei den Bibioniden. Von diesen ist es seit langem bekannt, dass die Larven nicht nur am Pro-, sondern auch am Metathorax ein Stigma zu besitzen pflegen. So soll auch bei einigen Käfer- und Hymenopteren-Larven entweder am Meso- oder am Metathorax ein Stigmenpaar vorhanden sein; dasselbe ist auch bei den Larven der Insecten mit unvollständiger Verwandlung der Fall. Ein Verzeichniss der bezüglichen Fälle findet sich in der schon mehrmals citirten Arbeit PALMÉN's (34, p. 92).

Ich möchte hier noch auf einige Thatsachen hinweisen, welche, obschon dem eigentlichen Thema ferner liegend, sich nebenbei aus meinen Untersuchungen ergeben haben.

Zunächst geht aus denselben hervor, dass das vordere Stigma des Dipterenothorax ein echtes Prothorakalstigma ist, indem es immer rings um die Filzkammer des Prothorakalstigmas der Puppe angelegt wird, welches wieder unmittelbar von dem demselben Körperabschnitt angehörigen Stigma der Larve herzuleiten ist. Wenn in mehreren Fällen diese Stigmenanlage weit von der Basis der Hörner entfernt liegt, wie bei *Eristalis*, so ist daran nur die ausserordentliche Länge der Narbenfilzkammer schuld. Durch letzteres Verhalten wurde schon RÉAUMUR getäuscht, als er meinte, dass die mit den larvalen Prothorakalstigmen des Pupariums zusammenhängenden alten Tracheen aus den hintern Thorakalstigmen der sich bildenden Fliege heraustraten; diese Stelle ist offenbar die Stigmennarbe, welche aber trotz aller Entfernung zum Prothorakalhorn gehört.

Es ist aber auch nicht ganz richtig, wenn PALMÉN (34) und auch später MEINERT (24) behaupten, dass die Stigmenkiemen bei *Corethra* weder bei der Puppe noch bei der Imago etwas mit der Stigmenbildung zu schaffen haben. Die Hörner selbst lassen allerdings bei der schliesslichen Metamorphose an ihrer Basis keine Oeffnung zurück, aber es ist doch nichts desto weniger eine vorhanden; diese findet sich aber ganz unten an dem zweiten Theil der Filzkammer, d. h. der Narbenfilzkammer.

Nur die Tracheenkiemen von *Chironomus* haben mit der Stigmenbildung nichts zu schaffen, aber ebenso wenig mit etwaigen Tüpfelstigmen.

Ueber die Frage, welchem Segment das vordere Stigma des Fliegen-

thorax angehört, wurden sehr verschiedene Ansichten ausgesprochen. WEISMANN<sup>1)</sup> und PALMÉN deuten dasselbe als mesothorakal; es soll ja nach ihnen überhaupt kein ausgebildetes Insect Stigmen am Prothorax besitzen. Nach HAMMOND findet es sich dagegen am Prothorax, während LOWNE es zwischen Pro- und Mesothorax liegen lässt. Ebenso unsicher ist, nebenbei gesagt, die Stelle des hintern Stigmas, welche nach LOWNE zwischen Meso- und Metathorax, nach HAMMOND am Mesothorax liegt, während sie sonst gewöhnlich dem Metathorax zugeheilt wird.

Es hat besonders BRAUER darauf hingewiesen, dass die Larvenstigmen der Stratiomyiden und der Cyclorrhaphen, in welchen Abtheilungen es bekanntlich zur Bildung eines Pupariums kommt, noch mit der Puppe durch Tracheen verbunden bleiben und also die „Tonne mit der Puppe in ‚vitaler Verbindung‘ bleibt“. Wenn dies so zu verstehen ist, dass der Puppe durch diese Tracheen noch Luft zugeführt werden soll, dann scheint mir dies nicht ganz richtig zu sein. Es kommt in diesen Fällen allerdings vor, dass die alten Tracheen nicht gleich aus dem Körper der Puppe entfernt werden, wie dies denn überhaupt nicht möglich ist bei der in der Larvenhaut verbleibenden Puppe; die vordern Theile der Tracheenstigmen werden, wie PALMÉN (34, p. 87) richtig erörtert hat, allmählich und passiv aus der Puppe herausgezogen, indem bei der Entfaltung des Kopfes der Thorax in der Larvenhaut weiter zurückgedrängt wird. „Das hintere Stück wird beim Ausschlüpfen der Fliege ebenfalls aus dem Körper entfernt. Die Oeffnungen aber, die die Tracheenröhren durchtreten liessen, schliessen sich wieder und verwachsen.“ Diese Durchtrittsstellen sind aber die Stigmennarben, welche bald fast ganz verschlossen sind; auch sind die alten Tracheen so bald zusammengeschrumpft, dass ihnen für die Athmung der Puppe wohl, wenigstens in den spätern Stadien, keine Bedeutung beigemessen werden kann.

Noch einige Worte mögen dem eigenthümlichen Durchbruch der Hörner durch die Pupariumwand gewidmet sein. Es kommt dies nur bei Cyclorrhaphen vor, indem bei den Stratiomyiden (der einzigen Familie der Orthorrhaphen, wo es ebenfalls zur Bildung eines Pupariums kommt) die Prothorakalstigmen auf nur sehr wenig hervortretenden, conischen Warzen aufsitzen. Schon RÉAUMUR hat beobachtet, dass die Stellen des Durchbruchs bei der Larve von *Eristalis* bereits vorge-

1) LOWNE schreibt irrthümlich WEISMANN die entgegengesetzte Meinung zu (22, V. 1, p. 181).

bildet und besonders deutlich wahrnehmbar sind, wenn die Larvenhaut sich einmal zur Pupariumhaut erhärtet und gleichzeitig verdunkelt hat; diese nur mit dünner, hyaliner Membran verschlossenen Stellen treten dann nämlich als helle Kreise auf diesem dunkeln Grunde hervor. Es gelang RÉAUMUR nicht, den Act des Durchtritts zu beobachten; doch hat er vermittels mehrerer Versuche an theilweis geöffneten Puparien feststellen können, dass die Hörner zunächst parallel nach vorn gerichtet liegen, sich nachher aufrichten, so dass sie mit der Spitze gerade gegen die dünnen Stellen zu liegen kommen, und dann nach oben durch diese hervorgepresst werden. Auch entging es ihm nicht, dass diese Hörner schon bei der erwachsenen Larve wahrnehmbar sind, indem sie dann schon dunkelbraun gefärbt sind und durch die Larvenhaut durchschimmern.

Ferner theilt dieser Autor mit, dass es nach der Jahreszeit verschieden lange dauert, ehe diese Hörner hervortreten; im Sommer können dieselben schon innerhalb 24 Stunden nach der Bildung des Pupariums ganz fertig sein, während darüber im März 3 oder 4 Tage vergehen können.

Es gelang PERRIS (36, p. 335) bei einer andern Syrphide, *Xylota nigra* F., die Hörner gerade hervortreten zu sehen. Dieser Process geht nach ihm in einigen Secunden von Statten. Auch hier waren die betreffenden Stellen schon vorher als „deux cercles transparents et fermés seulement par une fine membrane“ vorhanden. Auch beim Puparium von *Phora* (36, p. 357) hat er das Hervortreten beobachten können, ebenso wie die bei diesem Act durchbrochenen, dünnen und durch hellere Farbe ausgezeichneten Stellen am neugebildeten Puparium. Auch die *Lonchoptera*-Larve zeigte mir selbst, schon halb erwachsen, diese Stellen (26).

Es findet dieser Durchbruch nicht immer an demselben Segment des Pupariums statt. Während ich bei den Eumyiden die winzigen Hörner immer am 1. Abdominalring derselben fand, an derselben Stelle, wo sie auch bei *Eristalis*, *Merodon*, *Platycheirus* und wohl bei mehreren Syrphiden zu finden sind, kommen sie bei den Phoriden weiter hinten, am 2. Abdominalring, zum Vorschein.

Bei *Lonchoptera* liegen dieselben am 1. Ring des Abdomens; doch ist hier nicht zu vergessen, dass bei dieser Larve die Deutung der Abdominalringe nicht ganz sicher erscheint, indem vielleicht der 1. mit dem Metathorax verschmolzen ist. Wäre dies so, dann ist der Ring, der die Hörner trägt, also das 2. Abdominalsegment, wie bei *Phora*. Es hat bei dieser aberranten, nur wenige deutlich erkennbare

Segmente zeigenden Larve offenbar Verschmelzung stattgefunden, aber die verwandten Larven sind noch zu wenig untersucht, um die verschiedenen Ringe mit Sicherheit zu deuten. Vielleicht werden hierfür die neuerdings von KIEFFER auch bei der *Phora*-Larve nachgewiesenen Papillen von Bedeutung sein. Die Anordnung dieser Gebilde bei der Larve von *Lonchoptera* spricht wohl dafür, dass der von mir als „Metathorax“ angeführte Abschnitt auch das eigentliche 1. Abdominalsegment mit umfasst, während die Reihe von als „Dorsalpapillen“ zu deutenden Gebilden, welche sich gerade oberhalb der Analöffnung findet, auf ein 8. Abdominalsegment hindeutet. Doch wird erst genauere vergleichend-anatomische Untersuchung der verwandten Formen die erwünschte Sicherheit geben können. In meiner erwähnten Abhandlung habe ich mich darauf beschränkt, die deutlich als solche erkennbaren Körpersegmente anzugeben.

Es ist einigermaassen schwierig zu verstehen, in welcher Weise die vorgebildeten Stellen bei den Larven entstanden und ererbt sind. Wir haben es hier doch mit Gebilden zu thun, welche bei der Larve selbst überhaupt keine Function besitzen; erst nach dem Uebergang in Puparien ist ihre Anwesenheit für den Durchtritt der Hörner von Nutzen. Bei der Larve liegen sie nicht einmal in der Region, wo die Stigmenhörner angelegt werden, so dass an irgend welchen durch dieselben auf die Haut ausgeübten Reiz, welcher die Bildung dieser Stellen veranlasst haben könnte, nicht zu denken ist. Auch lässt die Vergleichung von Fällen mit kürzern Hörnern, welche in aufgerichtetem, fertigem Zustand gerade mit ihren Spitzen die Wand des Pupariums berührten, im Stiche, da alsdann doch immer die Wand schon eine todte Substanz ist. Wir haben hier wieder einen sehr schönen Fall des Angepasstseins, aber wie dieser entstand, bleibt uns wie in so vielen Fällen räthselhaft. Wollte man das DARWIN'sche Princip der natürlichen Zuchtwahl zu Rathe ziehen, so scheint mir die Auffassung noch am meisten plausibel, dass die Hörner zunächst bei solchen Arten zum Durchbruch gelangten, welche eine verhältnissmässig dünne Pupariumwand besaßen, die dem Durchtritt nirgends grossen Widerstand leistete. Bei der allmählichen Erhärtung derselben gelang die Entwicklung der Imago nur bei denjenigen, welche noch dünne Stellen beibehalten haben, während die übrigen zu Grunde giengen. Doch hiesse es wohl diese Theorie DARWIN's zum Dogma erheben, wenn ich behauptete, hiermit den richtigen Entwicklungsgang getroffen zu haben. Nur möchte ich noch darauf hinweisen, dass diese Erscheinung durchaus nicht allein steht; es finden sich speciell bei den Insecten

eine Reihe von Eigenthümlichkeiten, welche nur für ein späteres Entwicklungsstadium irgend welche Bedeutung haben. Sind doch auch die Nähte, mit welchen das Puparium sich öffnet, schon bei der Larve vorgebildet. Was die Erklärung derartiger Thatsachen anlangt, so befindet sich unser Wissen eben noch am Anfang.

### Specielle Angaben über die von mir untersuchten Puppen.

#### *Mycetophilidae.*

##### *Sciara quinquelineata* MACQ. (Fig. 9, 10.)

Larven und Puppen im Mulm der von dem Coleopteron *Cryptorhynchus lapathi* L. angefertigten Gänge in Weidenzweigen. Abdominalstigmen nur mit einer Knospe; in ihrer nächsten Umgebung fehlen die dreieckigen Wärzchen, mit welchen sonst die Seiten des Abdomens besetzt sind. Die Filzkammer dieser Stigmen ist  $75 \mu$  lang und  $9 \mu$  breit; die Länge der Knospe beträgt  $12 \mu$ .

Prothorakalstigmen mit 6 Knospen, welche verschieden lang gestielt sind; die am längsten gestielte ist mit dem Stiel  $15 \mu$  lang. Das ganze Stigma ist  $85 \mu$  breit.

##### *Sciara* sp.

Larven unter Rinde. Puppen kleiner als bei voriger Art.

Prothorakalstigmen  $30 \mu$  breit, mit nur 4 Knospen. Abdominalstigmen wieder mit je einer einzigen Knospe.

##### *Mycetophila lunata* MEIG.

Larven und Puppen in einem Agaricus, die Puppe in einem Cocon.

Von den Abdominalstigmen besitzt das 1. Paar 4, die übrigen 5 oder 6 Knospen; die Knospen sind in einem Bogen angeordnet; das ganze Stigma ist etwa  $24 \times 15 \mu$  gross.

Prothorakalstigmen ähnlich gebildet, mit 12 Knospen, welche nicht alle gleich gross sind. Die Länge der Stigmen beträgt  $45 \mu$ .

##### *Bolitophila cinerea* MEIG. (Fig. 11, 12.)

Larven in Pilzen, Puppen auf der Erde, ohne Cocon.

Abdominalstigmen an den 7 ersten Abdominalsegmenten, mit etwa 7 Knospen von  $6 \mu$  Länge. Der Durchmesser dieser Stigmen beträgt  $15 \mu$ .

Prothorakalstigmen wenig hervortretend,  $30 \times 18 \mu$  gross mit 12 Knospen, sonst wie die übrigen Stigmen gebildet.

*Cecidomyiidae.**Cecidomyia (Perrisia) heterobia* Löw.

Prothorakalhörner lang und schmal, etwas gebogen; die Länge beträgt  $150 \mu$ , die Breite  $12 \mu$ . Von unten bis oben führen dieselben an der einen Seite eine Anzahl sehr kleiner, runder Tüpfel; nach oben hin werden diese zahlreicher. Die Narbenfilzkammer ist  $45 \mu$  lang und zeigt sehr feine Querstrichelung.

*Cecidomyia rosaria* Löw.

Puppe in den bekannten Gallen an der Spitze von Weidenzweigen.

Wie bei voriger Art, aber die Hörner relativ kürzer,  $150 \mu$  lang, auf einem grossen Theil ihrer Oberfläche mit dicht beisammen liegenden dünnen Stellen.

*Hormomyia (Mikiola) fagi* HARTIG. (Fig. 14.)

Puppe in den Gallen auf den Blättern von *Fagus sylvatica* L.

Hörner  $325 \mu$  lang. Zahlreiche Tüpfel über seine ganze Länge, welche unmittelbar neben einander liegen und nicht scharf begrenzt sind. Es ist also fast die ganze Wand an der einen Seite durchlässig.

Cecidomyiden-Puppe, mir unbekannter Art, zwischen faulen Weidenblättern in der Nähe von Amsterdam (Fig. 1). An dieser Puppe sind die Hinterstigmen eigenthümlich. Dieselben finden sich am 2. bis incl. 6. Abdominalsegment und sind nur wenig kürzer (Länge  $130 \mu$ ) als die Prothorakalhörner (Länge  $180 \mu$ ). Wie bei letztern finden sich die nicht zahlreichen (ca. 12) Knospen nur am Ende der Hornfilzkammer 2reihig angeordnet.

*Monardia van-der-wulpi* DE MEIJ.

Puppen in vermodertem Weidenholz.

Prothorakalhörner als conische Warzen vortretend: an der dorsalen Seite liegt das eiförmige Tüpfelstigma, welches etwa 20 Tüpfel besitzt. Man vergleiche die Abbildung in meiner Arbeit: *Sur un cas de dimorphisme chez les deux sexes d'une Cecidomyide nouvelle* (in: Tijdschr. Entomol., V. 42, p. 144, tab. 10, fig. 17 u. 18).

*Miastor metraloas* MEIN.

Hörner wenig entwickelt, stumpfe, conische Vorsprünge am Prothorax bildend. Im Innern liegt die am Ende etwas erweiterte Filzkammer, welche keine deutliche Tüpfel zeigt, sondern über einen längern terminalen Abschnitt überhaupt dünnwandig zu sein scheint, wie das auch z. B. von *Hormomyia fagi* HART. beschrieben wurde.

*Bibionidae.**Dilophus vulgaris* MEIG. (Fig. 15.)

Puppen in der Erde, peripneustisch. Prothorakalstigmen nur als kleine Höcker hervortretend, wie die Abdominalstigmen gebildet. Letztere mit  $27 \mu$  Durchmesser; ihre Filzkammer ist  $12 \mu$  breit.

Prothorakalstigmen am Ende von  $135 \mu$  langen, kegelförmigen Höckern als Scheiben von  $48 \mu$  Durchmesser. Am Rande letzterer liegen ca. 25 Knospen. Ueberdies trägt die ganze Oberfläche des Scheibchens eine Anzahl kleiner Kreischen, welche ich ebenfalls für Tüpfel zu halten geneigt bin. Doch bin ich darüber nicht ganz sicher; es könnten auch einfache Wandverdickungen sein. Eventuelle Untersuchung einer grössern *Bibio*-Puppe, welche mir zur Zeit aber nicht zur Verfügung steht, wird wohl die erwünschte Entscheidung ermöglichen.

Die Abdominalstigmen sind ganz wie die des Prothorax gebildet, nur kleiner und mit weniger Knospen am Rande.

*Scatopse notata* L. (Fig. 16.)

Larven und Puppen in Gartenerde.

Die Prothorakalstigmen treten als geweihartig verzweigte Hörnchen hervor; am Ende der Zweige, von welchen die obern nur sehr kurz sind, finden sich die kleinen Tüpfel.

Die Hörnchen sind  $190 \mu$  lang und unten ca.  $25 \mu$  breit. Die gleichmässig mit dichtem Filz bekleidete Narbenfilzkammer ist  $120 \mu$  lang<sup>1)</sup>.

*Tipulidae.**Tipula irrorata* MACQ. (Fig. 26.)

Puppen in Baummoder.

Prothorakalhörner ziemlich lang, etwas gebogen, quer geringelt. Das Ende ist sattelförmig eingebogen, daselbst schmiegt sich die Wand der Hornfilzkammer dicht an diejenige des Horns an; zur Bildung von Knospen oder Tüpfeln kommt es jedoch nicht. Die Länge des Horns beträgt ca. 1 mm bei einer Breite von  $130 \mu$ . Die Narben-

1) Ich erlaube mir hier zu bemerken, dass das von mir in der Abhandlung: „Ueber zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven“ (in: Tijdschr. Entom., V. 38) von der *Bibio*-Larve beschriebene Doppelstigma sich am letzten (9.) Hinterleibsring befindet, also das hinterste und nicht das vorderste der diesen Larven eigenthümlichen 10 Stigmenpaare ist, wie aus Versehen daselbst gesagt wird.

filzkammer ist nur wenig kürzer als das Horn ( $780 \mu$ ) und  $80 \mu$  breit; die Innenseite zeigt unregelmässige, dicht auf einander folgende und an vielen Stellen durch Zwischenstücke mit einander verbundene Chitinquerringe. Sehr deutlich lässt sich auch der Narbenstrang erkennen.

*Ctenophora (Dictenidia) bimaculata* L.

Puppen in Baummoder.

Schema wie bei voriger Art. Die sattelförmige Vertiefung ist aber schmaler und tiefer, so dass dieselbe eine Spalte vortäuscht. Auch hier ist aber weder eine Oeffnung, noch sind etwaige Tüpfel vorhanden.

*Trichocera regelationis* L. (Fig. 27 u. 28.)

Larven und Puppen in der Erde.

Athemhörnchen kurz ( $165 \mu$  lang und  $75 \mu$  breit), mit 2 reihig angeordneten Knospen von  $3 \mu$  Länge. Die Hornfilzkammer, welche viel weniger breit als das Horn ist, wird von unregelmässigen Querringen gestützt. Die Narbe liegt  $75 \mu$  von der Basis des Hornes entfernt.

*Limnobia bifasciata* SCHRANK. (Fig. 29.)

Diese Art züchtete ich unlängst aus Pilzen; die Puppen befanden sich dicht an der Erdoberfläche.

Die Prothorakalhörner sind hier besonders kurze und breite Scheiben (Breite  $500 \mu$ , Länge  $390 \mu$ ) von dunkelbrauner Farbe. Am Rande findet sich eine Reihe von Knospen, welche sich an der Aussenfläche des Horns fortsetzt; im Ganzen sind ca. 20 Knospen da. An jeder Knospe lässt sich in der Mitte ein Tüpfel als weisser Fleck beobachten; gerade hier war es an den Randknospen sehr deutlich wahrnehmbar, dass dieser Tüpfel keine einfache Oeffnung ist, sondern ein conischer Vorsprung, welcher im Allgemeinen geschlossen erschien, nur hier und da zeigte dieselbe einige Fetzen, wodurch eine secundäre Oeffnung entstanden sein mag.

Die Wand der Hornfilzkammer zeigt schuppenartige Felderung; vor dem obern Rande jeder Schuppe findet sich eine Reihe kleinster Zähnchen.

*Psychodidae.*

*Psychoda.* (Fig. 17.)

In faulender, sehr feuchter Substanz.

Prothorakalhörnchen ziemlich lang, an der Innenseite, namentlich

an der untern Hälfte, mit einer Anzahl Knospen. An einem Horn kommen deren etwa 90 vor.

### *Chironomidae.*

*Ceratopogon bipunctatus* L. (Fig. 19, 20.)

Larven und Puppen unter Rinde.

Hörner weit abstehend; die zweite Hälfte kolbenartig erweitert, namentlich an der Hinterseite stark gewölbt. Dasselbst finden sich 2 Reihen, je von etwa 15 Knospen. Narbenfilzkammer kurz, weitläufig geringelt.

Hornfilzkammer mit zerstreuten, nach innen vorspringenden Verdickungen. Die Hörner erreichen eine Länge von 180  $\mu$ , die des eigentlichen Stigmas beträgt 75  $\mu$ .

*Ceratopogon lineatus* MEIG. (Fig. 21.)

Larven und Puppen im Wasser.

Prothorakalhörner cylindrisch, braun, nach oben hin wenig erweitert, 520  $\mu$  lang und 65  $\mu$  breit mit, einer gebogenen Reihe von Knospen am obern Ende. Die untere Knospe befindet sich ca. 100  $\mu$  von der Spitze des Horns entfernt. Bei oberer Ansicht zeigen die Knospen einen Durchmesser von 12  $\mu$ .

Die Hornfilzkammer wird von einer weitmaschigen, netzartigen Wandverdickung gestützt; in der nicht besonders langen Narbenfilzkammer finden sich wieder unregelmässige Chitinringe.

*Ceratopogon bicolor* MEIG. (Fig. 22.)

Larven und Puppen im Wasser.

Schema wie bei voriger Art. Hörner am Ende mehr kolbenartig, gebogen. Die Knospenreihe enthält deren ca. 40.

*Tanytus culiciformis* L. (Fig. 2.)

Larven und Puppen im Wasser.

Prothorakalhörner 550  $\mu$  lang, nach der Spitze hin allmählich erweitert, gerade unter der flachen, runden Endplatte aber etwas verjüngt. Die Aussenseite trägt spitze Zähnen, welche dem Ende schuppenartiger Vorsprünge aufsitzen. Am untern, quer geringelten Theil des Horns fehlen diese Zähne.

Die Hornfilzkammer ist an der Innenseite mit einem sehr dichten, kurzen Filz besetzt, am Ende des Horns, also an der Endplatte, ist ihre Wand mit der Hornwand verschmolzen. Dasselbst finden sich die

Filzfäden nur gruppenweise, so dass dieser Theil bei schwacher Vergrößerung getüpfelt aussieht.

*Tanypus nervosus* MEIG. (Fig. 3.)

Larven und Puppen im Wasser.

Wie bei voriger Art, aber die Endplatte grösser, die breiteste Stelle des Horns bildend. Hörner 650  $\mu$  lang. Auch die Endplatte ist innen mit einer homogenen Filzschicht bekleidet; sie schaut schräge nach hinten und medianwärts.

*Tanypus sp.* (Fig. 4.)

Larven und Puppen im Wasser.

Schema wie bei den vorigen Arten, aber die Endplatte sehr scharf von dem übrigen Theil der Hornfilzkammer getrennt. Dieser birnförmige Endtheil ist 120  $\mu$  lang, der übrige Theil 180  $\mu$ , das ganze Horn also etwa 300  $\mu$ , bei einer grössten Breite von 60  $\mu$ . Endplatte oval, am Rande gezähelt.

*Tanypus monilis* L. (Fig. 5.)

Larven und Puppen frei im Wasser.

Hörner schwarzbraun, sehr gross, eiförmig, die eigentliche Hornwand hyalin mit zerstreuten, braunen Zähnen. Darunter liegt die Wand der Hornfilzkammer, welche netzartig verdickt ist. Die Maschen dieses Netzes sind an der Innenseite mit einem sehr kurzen, aber dichten Filz besetzt.

Während hier der untere Theil der Filzkammer sehr bedeutend entwickelt ist, fast das ganze Horn ausfüllt und dicht gegen die Wand letzterer anliegt, findet sich hier als Homologon des die Endplatte tragenden Theils nur ein kleiner Anhang, welcher am Ende gegabelt erscheint.

Die Narbenfilzkammer ist 180  $\mu$  lang und nur 20  $\mu$  breit, also relativ schmal. Die zum Horn ziehende Trachee ist oben nur 6  $\mu$  breit.

*Orthocladius sordidellus* ZETT. (Fig. 23.)

Larven und Puppen in Blattminen von *Potamogeton natans* L.

Hörner lang gestreckt (400  $\times$  48  $\mu$ ), etwa S förmig gebogen, schwarzbraun, mit schwacher, netzartiger Zeichnung an der Oberfläche.

Eine Filzkammer findet sich im Horn nicht. Die Stigmennarbe ist ganz gesondert von letzterm. Das Tüpfelstigma ist hier also ganz rückgebildet.

Kurz vor der Verpuppung sind die Hörner unter der Haut der Larve schon ganz gut erkennbar. Sie liegen dann schräge nach unten und vorn gerichtet und fallen schon durch die dunkelbraune Färbung auf.

*Orthocladius diversus* v. D. W.

Larven und Puppen im Wasser.

An den winzigen Puppen dieser Art fehlen auch die Hörner ganz. Stigmennarbe wie bei voriger Art.

*Orthocladius ictericus* MEIG.

Larven und Puppen im Wasser.

Hörner für die 4 mm lange Puppe nicht stark entwickelt, 400  $\mu$  lang, am Ende kolbenartig erweitert, etwas gebogen, mit leichtem bräunlichen Anflug; die Oberfläche ist mit scharfen Zähnchen besetzt. Keine Filzkammer im Horn; die Basis desselben liegt 120  $\mu$  von der Stigmennarbe entfernt.

*Cricotopus ornatus* MEIG.

Larven und Puppen im Wasser. Die Puppen in Röhren, woraus sie nur gegen das Ausschlüpfen der Imago nach der Wasseroberfläche aufsteigen.

Hörner schwarzbraun, fast gerade, am Ende kolbenartig erweitert, 400  $\mu$  lang und 45  $\mu$  breit, mit glatter Oberfläche, wie bei *Orthocladius* nicht mit dem Tracheensystem zusammenhängend. Die Narbe liegt 130  $\mu$  von der Basis des Horns entfernt.

*Cricotopus sylvestris* F.

Hörner am Ende nur wenig erweitert, mit leichtem bräunlichen Anflug, 325  $\mu$  lang, 18  $\mu$  breit. Im Uebrigen wie bei voriger Art.

*Camptocladius byssinus* SCHR.

Die Larven in Pilzen; Puppen in der Erde.

Von Hörnchen konnte ich keine Spur auffinden. Die Stigmennarbe findet sich an gewöhnlicher Stelle.

*Chironomus aprilius* MEIG. (Fig. 6—8, 24, 25.)

Puppen in von den Larven angefertigten Schlammröhren, aus welchen sie kurz vor dem Ausschlüpfen der Imago zur Wasseroberfläche hinaufsteigen. Die Prothorakalhörner fehlen ganz, dagegen findet sich hier jederseits ein Büschel echter Tracheenkiemen.

Die breite Stigmennarbe liegt an gewöhnlicher Stelle, ganz wie bei *Orthocladius* u. s. w. An dieselbe schliessen sich einige grössere Tracheen an, von welchen ein Paar im Anfangstheil dicht mit sehr feinen, unverzweigten und keine Tänädien aufweisenden Tracheen besetzt sind. Dieselben biegen sich zunächst nach innen, dann, immer einander parallel verlaufend, wieder nach aussen und treten in 3 dicken Bündeln in die Tracheenkiemen ein. Hier vertheilen sie sich

über die verschiedenen Fäden, in welche sich die Kiemen verzweigen, und enden blind gerade vor dem Ende eines feinsten Zweiges. In letzterm finden sich immer noch 2—3 dieser Tracheen. Diese Tracheen sind über ihre ganze Länge ca. 3  $\mu$  breit. Die Basis der Tracheenkieme ist von einem dunklen Chitinring umgeben und hat ca. 24—30  $\mu$  Durchmesser.

#### *Culicidae.*

*Corethra plumicornis* F. (Fig. 31.)

Larven und Puppen frei im Wasser.

Die Prothorakalanhänge sind gross, spindelförmig. Die äussere Chitinschicht ist zart und fast hyalin, überall mit kurzen Querstrichelchen besetzt, welche in der Mitte ein wenig entwickeltes Zähnchen führen.

Im Innern liegt die geräumige Hornfilzkammer, welche durch eine netzartige Wandverdickung gestützt wird; dieses Netz besteht aus ziemlich regelmässigen Vielecken und ist braun gefärbt; in jeder Ecke findet sich ein gerades, nach innen vorspringendes Chitinhaar.

Am obern Ende ist die Filzkammer stark verjüngt und hängt da mit der Hornwand zusammen; in diesem Abschnitt trägt sie einen feinen Filzbelag, welcher an einer länglich ovalen Stelle fehlt. Diese Stelle kann als der einzige Tüpfel des rudimentären Stigmas betrachtet werden; eine Oeffnung scheint es mir nicht zu sein.

Der ganze Bau des Horns erinnert stark an den von *Tanypus monilis*.

Am untern Ende des Horns setzt sich die Narbenfilzkammer an. Dieselbe ist 450  $\mu$  lang (das ist noch nicht die halbe Länge des Horns), und 50  $\mu$  breit. Die Wand ist quer geringelt, die Ringe sind aber an vielen Stellen mit einander verbunden; namentlich am obern Ende stehen die Querringe einander sehr nahe, während am untern Ende die Haut glatt erscheint. Diese ganze Filzkammer ist gelblich gefärbt. Dadurch und durch die eigenthümliche Wandverdickung unterscheidet sich dieselbe von einer echten Trachee. Am untern Ende liegt der kurze Narbenstrang.

Es wird sich auch hier unmittelbar unter dieser Stelle das Stigma der Imago bilden, welches also eine Strecke weit von der Basis des Horns entfernt liegt. Dadurch wurden mehrere Autoren zu der Behauptung veranlasst, dass diese Hörner bei der Imago keine Spur hinterliessen; die bezügliche Stigmenöffnung findet sich eben nicht an der Basis des Horns, sondern an der ebenso ganz ausserhalb des imaginalen Körpers liegenden Filzkammer, welche aber von diesen Autoren für einen Tracheenstamm angesehen wurde.

*Anopheles claviger* F. (= *maculipennis* MEIG.). (Fig. 30.)

Larven und Puppen frei schwimmend im Wasser.

Hörner trichterförmig, an der dem Körper zugewandten Seite mit einem tiefen Einschnitt; die Aussenseite ist schuppig gefeldert, mit scharfen Zähnen am Ende eines jeden schuppenartigen Vorsprungs. Die Innenseite ist mit am Ende gegabelten Haaren bekleidet: die Gabeln von je 3 oder 4 hängen am Ende mit einander zusammen, wie dies auch schon von MEINERT (24) angegeben wurde.

Eine Filzkammer findet sich in diesem Prothorakalanhang nicht; die sich unten daran anschliessende Narbenfilzkammer ist am obern, etwas zipfelartig vorspringendem Ende durch eine dünne Membran verschlossen, welche also am Boden des trichterförmigen Horns liegt.

Diese Narbenfilzkammer ist sehr lang und geräumig (600  $\mu$  lang und 130  $\mu$  breit), die Wand ihrer untern Hälfte ist unregelmässig quer gestreift, indem in derselben eben solche Verdickungen (Taenidia) vorhanden sind wie in gewöhnlichen Tracheen, aber in unregelmässiger Anordnung. Die obere Hälfte ist fast glatt. An der Basis dieser Filzkammer lässt sich die Narbe erkennen; sie ist als schmales Band zwischen derselben und der Körperoberfläche ausgespannt; unten setzt sie sich noch etwas weiter als die Filzkammer fort und tritt dort also mehr hervor.

*Culex* sp.

Larven und Puppen frei schwimmend im Wasser.

Hörner länger und schmaler als bei *Anopheles*, im Ganzen aber dasselbe Verhalten. Es findet sich hier an der dem Körper zugewandten Seite nur ein untiefer, breiter Einschnitt, so dass das Horn ein kurzes Rohr darstellt mit dreieckiger Oeffnung am Ende. Die obere Hälfte zeigt an der Innenseite einen eben solchen Filz, wie er von *Anopheles* beschrieben wurde. In der untern Hälfte finden sich nur hier und dort Filzfäden. An der Aussenseite ist das Horn unten quer geriefelt, die Riefel laufen nicht um das ganze Horn herum und tragen in der Mitte je ein kleines Zahnchen.

Die Narbenfilzkammer erreicht die halbe Länge des Horns; auch hier ist dieselbe an ihrem Ende, d. h. ganz unten im Horn, durch eine dünne Membran geschlossen.

*Rhyphidae.*

*Rhyphus fenestralis* SCOP. (Fig. 32.)

Puppe in Mulm, Dünger u. s. w.

Die Prothorakalstigmen treten sehr wenig vor; sie sind ca 380  $\mu$  lang und zeigen etwa 40 in einer geschlängelten Reihe angeordnete,

ovale Knospen, deren längster Durchmesser  $12 \mu$  beträgt; Narbenfilzkammer mit Querstreifen und überdies mit zahnartigen Vorsprüngen an der Innenseite.

### Orthorrhapha brachytera.

*Odontomyia ornata* MEIG. (Fig. 33.)

Puparium an der Wasseroberfläche schwimmend.

Puppe peripneustisch; die Prothorakalstigmen wenig vortretend und von demselben Bau wie die des Abdomens. Letztere sind etwa  $160 \times 60 \mu$  gross und besitzen etwa 40 Knospen; erstere sind  $220 \times 100 \mu$  gross, während die Zahl ihrer Knospen ca. 56 beträgt. Die Knospen sind ungestielt. Der weichhäutige, farblose Vorsprung, auf welchem dieses Stigma sich am Prothorax befindet, ist etwa  $650 \mu$  hoch; derselbe repräsentirt hier also das Stigmenhorn.

*Stratiomyia furcata*. (Fig. 34.)

Dasselbe Verhalten wie bei voriger Art.

*Leptis scolopacea* L. (Fig. 35.)

Prothorakalstigmen wenig vorragend, von ovaler Gestalt,  $90 \mu$  lang. Filzkammer  $325 \mu$  lang und  $80 \mu$  breit.

*Thereva* sp. (Fig. 36.)

Puppen in der Erde.

Stigmen des Prothorax etwas mehr vortretend als bei *Leptis*, von ähulicher Bildung. Grösster Durchmesser derselben  $65 \mu$ .

*Hirnoneura obscura* MEIG.

Die Larven parasitiren in denen von *Rhizotrogus solstitialis* L.; Puppen in der Erde.

Die Stigmen treten am Prothorax und an den 7 ersten Abdominalringen als glänzend dunkelrothbraune, knospenartige Gebilde auf der matt weisslichen Puppenhaut scharf hervor. Die des Abdomens, welche vor dem Quergürtel von starken Borsten liegen, haben einen längsten Durchmesser von  $550 \mu$ ; auch die Prothorakalstigmen sind von ovaler Gestalt, aber etwas grösser (längster Durchmesser  $700 \mu$ ).

An der Aussenfläche tragen alle diese Stigmen, parallel ihrer längsten Axe, eine nur wenig geschlängelte Reihe von kleinen, länglichen Knospen (längster Durchmesser  $9 \mu$ ); die Knospen sind mit ihrem längsten Durchmesser je einander parallel angeordnet.

Die Filzkammer des Prothorakalstigmas ist  $650 \mu$  lang und  $230 \mu$  breit.

## Cyclorrhapha aschiza.

*Lonchoptera lutea* PANZ.

Puparien an verwesenen Blättern auf der Erde.

Puppen propneustisch. Prothorakalhörnchen klein, conisch, mit mehreren sehr kleinen, einfachen Tüpfeln. Die Hörnchen durchbrechen die Wand des Pupariums im Anfang des 1. Abdominalrings (vgl. S. 665).

Thorakallappen für die Narbenfilzkammer stark entwickelt, vier-eckig. Die Filzkammer, welche dieselben bei weitem nicht ausfüllt, ist an der Innenseite mit dicht beisammen liegenden kurzen Vorsprüngen besetzt.

Eine Abbildung dieser Prothorakalanhänge findet sich in meiner Abhandlung über die Larve dieser Gattung (26). Ich kann noch hinzufügen, dass am untern Ende der Filzkammer sich auch hier ein kurzer Narbenstrang erkennen liess.

*Callomyia amoena* MEIG. (Fig. 37.)

Larven zwischen Schimmelpilzen unter der Rinde.

Prothorakallappen scheibenartig, gerundet, mit kurzem, breitem Stiel dem Thorax angeheftet. Die Filzkammer verzweigt sich am Ende in 2 Röhren, welche selbst auch wieder sich gabeln können; die Aussenseite dieser Röhren führt 2reihig angeordnete, ovale ( $3 \times 6 \mu$  grosse) Tüpfel, während die Breite der Röhre selbst  $30 \mu$  beträgt.

Der proximalwärts von der Stigmennarbe gelegene Theil wird von Chitinringen gestützt; dieselben werden distalwärts immer spärlicher und fehlen in den Gabeln ganz; letztere zeigen innen nur kurze, steife Härchen.

Zur Bildung von eigentlichen Hörnchen kommt es also hier nicht, und die Pupariumwand wird nicht durchbrochen.

*Phora rufipes* MEIG. (Fig. 39.)

Puppen in oder auf der Erde.

Hörner lang und spitz ( $195 \mu$  lang), mit einem spiralförmig das Horn umgebenden Streifen von 2reihig angeordneten Tüpfeln; die 2 Reihen gehen an der Spitze des Horns in einander über. Die eine Reihe erstreckt sich fast bis an die Hornbasis; die andere beschränkt sich auf die obere Hälfte desselben.

Die auf das Horn nach innen zu folgende Narbenfilzkammer ist sehr lang ( $260 \mu$ ) und überall gleich breit.

*Ateleneura spuria* FALL. (Fig. 38.)

Die winzige Puppe findet sich in der Erde.

Hörnchen ziemlich lang ( $45 \mu$ ), fast gerade, durch die Pupariumwand hervorbrechend. Jederseits kommen, wie aus der Figur ersichtlich, kurz gestielte Knospen vor, welche mir am Ende je mehrere Tüpfel zu besitzen schienen. Für die eigenthümliche Weise des Oeffnens dieses Pupariums vergleiche man meine Arbeit über *Lonchoptera* (26, p. 121, tab. 7, fig. 43—45).

### *Syrphidae.*

*Merodon equestris* F. (Fig. 40—42.)

Puparien in der Erde, schwarzbraun, derbhäutig.

Prothorakalhörner mässig lang, aus dem Puparium hervorragend, fast gerade, mit je ca. 30 Knospen, welche am Ende je einen Kreis von Tüpfeln aufweisen.

Die 2 mm lange Narbenfilzkammer ist innen mit einem dichten, aus mehrfach gegabelten und mit einander zusammenhängenden Haaren bestehendem Filze bedeckt. Der untere Theil derselben, von der Einmündung der Narbe bis zum Anfang der eigentlichen Trachee, ist fein quer gestreift und bräunlich gefärbt.

*Eristalis tenax* L. (Fig. 43.)

Puparien in der Erde, derbhäutig.

Hörner gross, nach vorn gebogen; sie brechen durch den 1. Abdominalring des Pupariums hervor, in der Mitte zwischen dem Vorder- und Hinterrande dieses Ringes. Sie sind mit zahlreichen Knospen besetzt, welche als kleine Wärzchen schon dem unbewaffneten Auge erkennbar sind; bei oberer Ansicht zeigen diese einen Durchmesser von ca.  $20 \mu$ . Diese Knospen finden sich besonders an den Seiten des Horns, wo sie in Querbändern angeordnet sind, dann auch zerstreut auf der Oberseite, während die Unterseite knospenlos ist. Sie besitzen je am Ende einen Kreis von 5—6 ovalen Tüpfeln, deren längster Durchmesser  $6 \mu$  beträgt.

Die Hornfilzkammer verjüngt sich oben bedeutend und trägt an den Seiten dickere Zweige, welchen je mehrere Knospen aufsitzen; die Knospen an der Oberseite entspringen jede für sich aus dieser Filzkammer. In den Stielen der Knospen ist der Filz sehr kurz.

Die Narbenfilzkammer ist sehr geräumig; es ist die „vésicule“ RÉAUMUR's, von welcher dieser Autor schon richtig beobachtet hat, dass sie zwischen dem Stigmenhorn und dem Stigma der sich entwickelnden Fliege eingeschaltet ist. Der Filz in derselben zeigt sternartige Anordnung; in der Mitte eines jeden Sterns von Filzfäden ragt ein gerades, ca.  $30 \mu$  langes, ziemlich dickes Haar mit runzlicher

Oberfläche hervor. Die Chitinplatte, welche die Narbenfilzkammer überdeckt, ist intensiv rothbraun gefärbt und fast glatt.

Die stark verdickte Wand des Horns zeigt senkrechte Canäle, welche aber weder innen noch aussen sich bis zur Oberfläche fortsetzen; an der Innenseite trägt diese Wand, wenigstens im untern Theil des Horns, sehr feine, am Ende mehrfach gegabelte Härchen. Ein optischer Durchschnitt der mittlern Schichten dieser Wand erinnert stark an ein Gewebe von dickwandigen Pflanzenzellen. Die Hornfilzkammer ist innen gleichmässig von einem sehr kurzen Filz bekleidet.

*Platychirus clypeatus* MEIG. (Fig. 44, 45.)

Die Larve ernährt sich von Blattläusen.

Puparien wie die von *Syrphus* gebildet. Hörnchen bräunlich, äusserst winzig, fast rudimentär, nur 60  $\mu$  lang bei einer Breite von 30  $\mu$ , also nur als kleine Warzen aus dem Puparium hervortretend. Es sind an denselben nur einige wenige Tüpfel erkennbar. Viel länger ist die Narbenfilzkammer (400  $\mu$ ), welche wieder einen eben solchen Filzbelag besitzt wie die von *Merodon*.

*Syrphus balteatus* DEG. (Fig. 46, 47.)

Larven zwischen Blattläusen; Puparien an Blättern u. s. w.

Narbenfilzkammer wie bei *Platychirus*, gross und geräumig, der Filz etwas feiner als bei voriger Art.

Am Ende liegt das ungefärbte Tüpfelstigma, welches hier nicht aus dem Puparium hervortritt. Die Anordnung der Knospen ist in Fig. 47 zu sehen.

*Melithreptus scriptus* L.

Larven zwischen Blattläusen; Puparien an Blättern u. s. w.

Dasselbe Verhalten wie bei *Syrphus*.

Narbenfilzkammer 450  $\mu$  lang und 200  $\mu$  breit, mit starkem Filz. Am Ende findet sich das Tüpfelstigma in der Form eines 180  $\mu$  langen Bandes von 2reihig angeordneten, sehr kleinen Tüpfeln (Durchmesser 4,5  $\mu$ ).

## Cyclorrhapha schizophora.

### Oestridae.

*Gastrophilus equi* F.

Puparien in der Erde.

Nur das innere Tüpfelstigma ist vorhanden; dasselbe ist sehr gross, etwas gelb gefärbt, also lichter und auch überhaupt weicher als

bei vielen andern Cyclorrhaphen. Die Knospen sind, wie gewöhnlich in diesen Stigmen, 2reihig in Radien angeordnet, deren Anzahl hier am Rande des Stigmas ca. 22 beträgt. Doch wird diese Zahl durch mehrfache Gabelung der vom Centrum ausgehenden Radien beeinflusst. Das ganze Stigma ist  $715 \times 520 \mu$  gross; die Tüpfel sind oval,  $9 \mu$  lang und  $6 \mu$  breit, etwas grösser als in den meisten andern Fällen.

Gleich neben dem Stigma findet sich die sehr breite ( $780 \mu$ ) Narbe.

### *Tachininae.*

#### *Echinomyia grossa* L.

Nur die innern Tüpfelstigmen vorhanden, diese aber sehr gross ( $650 \times 450 \mu$ ), mit sehr vielen und verschiedenen grossen Knospen. Am Rande sind etwa 12 Radien von 2reihig angeordneten Knospen erkennbar.

#### *Exorista lucorum* MEIG.

Mit innern und äussern Tüpfelstigmen. Letztere (die Hörner) sind  $180 \mu$  lang,  $36 \mu$  breit und zeigen am Ende mehrere kleine, ovale Knospen, deren längster Durchmesser  $6 \mu$  beträgt. Inneres Stigma  $340 \times 220 \mu$ , mit zahlreichen Knospen. Zwischenfilzkammer lang, geschwungen.

#### *Tachina larvarum* L. (Fig. 48.)

Mit innern und äussern Tüpfelstigmen. Hörnchen  $150 \mu$  lang,  $40 \mu$  breit, mit etwa 30 einfachen Knospen; dieselben liegen alle oben an der einen Seite des Horns.

Inneres Tüpfelstigma  $195 \times 270 \mu$  gross, mit ca. 200,  $6 \mu$  langen, Tüpfeln.

#### *Masicera pratensis* MEIG. (Fig. 49.)

Inneres Tüpfelstigma  $400 \times 325 \mu$  gross, mit zahlreichen grossen Tüpfeln (Durchmesser  $12 \mu$ ). Zwischenfilzkammer  $450 \mu$  lang und  $130 \mu$  breit. Dieselbe trägt am Ende ein sehr winziges, durch die braune Färbung auffälliges Hörnchen, an welchem aber keine Tüpfel erkennbar sind und welches auch nicht die Wand des Pupariums durchbohrt. Wir haben es hier also mit einem rudimentären Stigmenhorn zu thun.

#### *Phorocera concinnata* MEIG. (Fig. 50.)

Schema dasselbe wie bei *Exorista*, nur ist die Zwischenfilzkammer relativ kürzer. Die Hörnchen sind  $150 \mu$  lang und  $40 \mu$  breit. Das innere Stigma ist  $195 \times 170 \mu$  gross und besitzt zahlreiche Knospen.

*Baumhaueria vertiginosa* F.

Nur das innere Stigma ist vorhanden. Dasselbe ist  $260 \times 230 \mu$  gross und zeigt zahlreiche Knospen.

*Thryptocera pilipennis* FALL.

Puppe mit innern und äussern Tüpfelstigen. Erstere sind  $90 \times 105 \mu$  gross und zeigen am Rande ca. 7 Tüpfelradien. Im Ganzen kommen ca. 50 Tüpfel in einem Stigma vor. Die Umgebung des Stigmas ist gelblich gefärbt. Während der unter demselben liegende Theil der Filzkammer noch breiter ist als das Stigma selbst, ist die Zwischenfilzkammer hier entschieden schmal; ihre Breite beträgt nur  $24 \mu$ . Dem entsprechend sind auch die äussern Stigmen (die Hörnchen) sehr winzig. Ihre Länge beträgt nur  $45 \mu$ , ihre Breite  $24 \mu$ ; sie zeigen nur einige wenig deutliche Knospen. Die Oeffnung in der Wand des Pupariums, aus welcher sie hervortreten, hat einen Durchmesser von  $36 \mu$ .

*Roeselia antiqua* MEIG.

Puppe in der Erde.

Mit innern und äussern Stigmen, letztere aber in der Form winziger ( $40 \mu$  langer), gerader Hörnchen.

Die innern Stigmen sind stark entwickelt und von gewöhnlichem Bau, sie sind  $130 \times 110 \mu$  gross und besitzen zahlreiche Tüpfel.

*Sarcophaginae.**Sarcophaga atropos* MEIG. (Fig. 51.)

Die Puppe zeigt nur das innere Tüpfelstigma. Dasselbe ist hier  $150 \times 210 \mu$  gross und besitzt zahlreiche Knospen. Die Narbenfilzkammer ist  $165 \mu$  lang.

*Muscinae.**Mesembrina meridiana* L.

Innere und äussere Stigmen sind vorhanden. Erstere sind  $325 \times 390 \mu$  gross und zeigen an der Peripherie etwa 11 Radien von Tüpfeldoppelreihen. Im Ganzen sind etwa 200 Tüpfel da von  $9 \times 12 \mu$  Grösse.

Die Hörner sind fast schwarz, ca.  $150 \mu$  lang und  $40 \mu$  breit. Am Ende tragen sie nur einige wenige kleine Tüpfel. Die Zwischenfilzkammer ist sehr lang und stark geschwungen.

*Calliphora erythrocephala* MEIG. (Fig. 52, 53.)

Die Stigmenhörner sind ca.  $30 \mu$  lang und  $12 \mu$  breit, mit wenigen ovalen Knospen, deren längster Diameter  $6 \mu$  beträgt. Die Hörner sind gerade bei dieser Art öfters am Ende mehr oder weniger zerbrochen; sie treten nur wenig aus dem Puparium hervor. Die innern Stigmen sind nur schwach entwickelt. Sie sind  $180 \times 90 \mu$  gross, die Anordnung ihrer Knospen ist aus Fig. 53 ersichtlich.

Am neu gebildeten Puparium lassen sich die Durchbruchstellen der Hörner als weisse, runde Stellen von  $90 \times 100 \mu$  Grösse erkennen.

*Lucilia coerulea* MACQ.

Die Hörner sind  $120 \mu$  lang und zeigen je ca. 15 kleine Tüpfel. Die Zwischenfilzkammer ist  $400 \mu$  lang und  $85 \mu$  breit. Im breitesten Abschnitt entspringt der Filz von einer Anzahl zerstreut angeordneter Würzchen, sonst ist die Wand gleichmässig mit demselben besetzt.

*Musca corvina* F.

An dem durch seine weisse Farbe ausgezeichneten Puparium treten die äussern Stigmen als schwarze, kurze Hörnchen von etwa  $80 \mu$  Länge hervor. Die bezüglichlichen Oeffnungen sind ebenfalls schwarz gerandet.

Das innere Stigma ist relativ klein, am Ende zweitheilig.

*Cyrtoneura stabulans* FALL. (Fig. 55.)

Puppe mit innern und äussern Stigmen. Hörnchen klein,  $260 \mu$  lang und  $195 \mu$  breit, mit mehreren einfachen Knospen. Die Zwischenfilzkammer ist  $390 \mu$  lang.

*Anthomyinae.**Hyedotesia serva* MEIG. (Fig. 56.)

Innere und äussere Stigmen sind vorhanden; letztere zeigen sich als etwas gebogene, schwarze Hörnchen von  $225 \mu$  Länge am 1. Abdominalsegment des Pupariums. An der convexen Seite tragen dieselben mehrere einfache Tüpfel. Die Zwischenfilzkammer ist von mittlerer Länge ( $325 \mu$ ) und  $150 \mu$  Breite; die Narbenfilzkammer ist  $180 \mu$  lang. Die innern Stigmen sind am Ende nur untief eingeschnitten, so dass an denselben eine Vertheilung in 2 Lappen nur eben angedeutet ist; ihr Durchmesser beträgt  $115 \mu$ ; jedes Stigma besitzt etwa 38 Knospen.

*Ophyra leucostoma* WIED. (Fig. 57.)

Hörner relativ gross, stark Cförmig gekrümmt, mit zahlreichen

Streifen von 2reihig angeordneten Knospen an der convexen Seite. Die Hörner sind  $450 \mu$  lang und  $120 \mu$  breit.

Die Zwischenfilzkammer ist kurz ( $260 \mu$ ); auch die innern Stigmen sind wenig entwickelt; jedes Stigma ist  $60 \mu$  breit und deutlich 2lappig; die Zahl der Knospen ist nur gering.

*Hydrotaea dentipes* F.

Puppen in der Erde.

Mit innern und äussern Tüpfelstigmen; letztere treten als  $100 \mu$  lange, gerade Hörner vor, welche einige wenige Tüpfel zeigen.

Die innern Stigmen sind deutlich 2lappig, jeder Lappen mit ca. 20 Tüpfeln.

Narbenfilzkammer  $130 \mu$  lang und  $90 \mu$  breit; die sehr deutliche äussere Narbe ist ca.  $100 \mu$  breit.

*Pegomyia mitis* MEIG. (Fig. 58.)

Es ist bloss ein wenig entwickeltes und wenig vortretendes inneres Stigma da, indem dasselbe nur aus einem Tüpfel tragenden Streifen am Ende der Filzkammer besteht. Letztere ist  $160 \mu$  lang und  $120 \mu$  breit. Die Tüpfel sind oval.

*Homalomyia scalaris* F.

Dasselbe Verhalten wie bei voriger Art, aber das Stigma doch mehr entwickelt. Die Filzkammer ist  $260 \mu$  lang; das Stigma  $200 \mu$ , mit ca. 60 Knospen. Es ist deutlich 2lappig und trägt am Einschnitt selbst keine Tüpfel. Jeder Lappen führt die Tüpfel in einem hier und da kurz verzweigten Streifen.

*Homalomyia canicularis* F. (Fig. 59.)

Dasselbe Verhalten wie bei voriger Art. Die radienartige Verzweigung des Doppelstreifens von Tüpfeln ist hier etwas besser erkennbar als bei letzterer. Grösse des Stigmas  $160 \times 30 \mu$ .

*Helomyzinae.*

*Leria fenestralis* FALL. (Fig. 60, 61.)

Puppen in der Erde.

Mit innern und äussern Stigmen. Letztere bilden  $96 \mu$  lange Hörnchen, von  $24 \mu$  Breite; am Ende besitzen sie einige wenige Knospen. Narbenfilzkammer und Zwischenfilzkammer fast gleich lang; beide stark entwickelt. Das innere Stigma ist deutlich 2lappig; jeder Lappen führt etwa 14 Knospen.

*Cordylurinae.**Hydromyza livens* FALL. (Fig. 62.)

Die Larven und Puppen in den Stengeln von *Nuphar luteum* SM.

Nur die innern Stigmen sind vorhanden. Sie sind deutlich 2lappig. mit ca. 50 Knospen an jedem Lappen. Letztere sind  $120 \times 75 \mu$  gross und schwarz gerandet.

*Sciomyzinae.**Sepedon sphaeus* F. (Fig. 63.)

Larven und Puppen zwischen *Lemna* an der Wasseroberfläche.

Die allein vorhandenen innern Stigmen sind stark entwickelt. Sie sind wie auch die an denselben sich anschliessende Trachee dunkel gefärbt, namentlich sind die Tänäidien letzterer fast schwarz.

Jedes Stigma ist ca.  $120 \times 300 \mu$  gross und deutlich 2lappig; an der Oberfläche kommen zahlreiche Knospen führende Radien vor; die Tüpfel sind relativ klein.

*Sepsinae.**Piophila casei* L.

Larven in Käse.

Nur die innern Stigmen vorhanden; wieder deutlich 2lappig, die Lappen kurz und breit, je mit mehreren Knospen.

Die Narbenfilzkammer ist  $104 \mu$  lang und  $48 \mu$  breit.

*Trypetinae.**Tephritis arnicae* L. (Fig. 64.)

Die allein vorhandenen innern Stigmen schwach und ungefärbt, mit 2 sehr kurzen und breiten Lappen. Die Narbenfilzkammer ist  $240 \mu$  lang.

*Acidia heraclei* L.

Ganz dasselbe Verhalten wie bei voriger Art.

*Sapromyzinae.**Lonchaea palposa* ZETT. (Fig. 65.)

Nur die innern Stigmen vorhanden. Die Filzkammer zeigt am Ende das aus 2 kurzen, breiten Lappen bestehende Stigma, welches mehrere kleine Tüpfel trägt.

*Drosophilinae.**Drosophila fenestrarum* FALL.

Nur die innern Stigmen sind da. Das Schema wie bei voriger Art.

*Ephydrinae.**Hydrellia (griseola FALL.?).*

Die Larve minirt in den Blättern von *Hydrocharis morsus ranae* L.

Die allein vorhandenen innern Stigmen 2lappig; beide Lappen führen einen Streifen von 2reihig angeordneten Tüpfeln. Letztere sind länglich,  $3 \mu$  lang. Narbenfilzkammer 2mal länger als breit ( $90 \times 45 \mu$ ).

*Chloropinae.**Lipara lucens* MEIG. (Fig. 66.)

Die allein vorhandenen innern Stigmen sind gross ( $340 \times 135 \mu$ ) und deutlich 2lappig. In der ebenfalls geräumigen,  $325 \mu$  langen und  $140 \mu$  breiten Filzkammer ist der Filz wenig entwickelt.

*Agromyzinae.**Agromyza amoena* MEIG. (Fig. 67.)

Puppe nur mit innern Tüpfelstigmen. Die Filzkammer ist sehr lang und trägt am Ende das  $45 \mu$  lange, sehr schmale Stigma, an welchem 2 Reihen sehr kleiner Knospen erkennbar sind. Das Stigma liegt weit ( $150 \mu$ ) von der äussern Stigmennarbe entfernt.

*Agromyza flava* MEIG.

Im Ganzen dasselbe Verhalten wie bei voriger Art. Auch hier also eine lange Filzkammer ( $300 \mu$  lang und  $90 \mu$  breit).

*Pupipara.**Melophagus ovinus* L. (Fig. 68.)

Bei dieser Art, welche ich als Vertreter der aberranten Familie der Hippobosciden untersuchte, fand ich von den Prothorakalstigmen nur noch Spuren, welche sich bei schwacher Vergrösserung als schwarze Punkte jederseits am Rücken, ziemlich weit vom Kopf entfernt, zeigten. Dieselben springen fast nicht vor, so dass von Hörnchen jeden Falls nicht die Rede ist. Es scheinen dieselben nur aus einem ziemlich breiten Narbenstrang zu bestehen; von Knospen oder Tüpfeln habe ich wenigstens nichts auffinden können. Das ganze Gebilde ist  $72 \times 56 \mu$  gross.

Nachdem ich meine Arbeit schon abgefasst hatte, kam mir die neu erschienene Monographie von MIALL u. HAMMOND über *Chiro-*

*nomus*<sup>1)</sup> zu Gesicht. Dieselbe enthält auch einige für unser Thema wichtige Mittheilungen. Was den Zusammenhang zwischen den Tracheenkiemen der Puppe und dem Tracheensystem anlangt, decken sich die Beobachtungen und Figuren (p. 141 ff., fig. 111) mit den meinigen. Nur darin weiche ich ab, dass ich an den feinen, in die Tracheenkiemen eintretenden Tracheolae keine Verzweigung habe beobachten können. Der fundamentale Unterschied zwischen diesen echten Tracheenkiemen und den „respiratory trumpets“ von andern Chironomiden ist den Autoren nicht aufgefallen; *Chironomus* und *Simulium* stimmen nach ihnen noch durch den Besitz von „filamental gills“ überein (p. 146). Auch dass die Hörner bei mehreren Chironomiden nicht mehr mit dem Tracheensystem zusammenhängen, finde ich nicht erwähnt und blieb ihnen also wohl unbekannt. Die von der Tracheenkieme bei der Imago zurückgebliebene Narbe wurde beobachtet. Nicht deutlich wurde es mir, was mit den 3 Narben an der Puppenhaut gemeint ist. Es heisst dort p. 143: „The cast pupal skin in the prothorax and fore part of the mesothorax is marked by three scars, nearly in a line. The uppermost scar, which is also in front of the others, is oval and has a sieve-like appearance, which we are unable to explain. Next comes the base of the tracheal gill, fringed by innumerable broken tubes. Last and lowest is a pit-like depression of the pupal skin, which looks rather like a pupal spiracle, though we believe it is impervious; it is in close relation to the imaginal spiracle beneath, and the pupal tracheae are withdrawn at this point.“ Letzteres ist offenbar unsere Stigmennarbe; dann ist mir auch die Basis der Tracheenkieme als zweite Narbe deutlich; was aber mit der dritten gemeint ist, weiss ich nicht.

Ueber die Auffassung der Athemhörner als rudimentäre Prothorakalflügel lassen die Autoren sich (p. 125) sehr skeptisch in folgender Weise aus: „The possibility that they were once wing-like is not to be lost sight of till it is disproved, but it is at least possible that they have never existed in any other form than the bunch of filaments, the tube open or closed, or some other pupal respiratory organ.“

Das vordere Stigma am Thorax wird als das mesothorakale betrachtet. Doch wird (p. 109) zugegeben, dass es liegt „in the groove

1) MIALL, L. C., and A. R. HAMMOND, The structure and life-history of the harlequin-fly (*Chironomus*), Oxford 1900.

between the pro- and mesothorax“. Dieser Lage nach kann es also ebenso gut das prothorakale sein, wie ich es auffasse.

Ich will noch erwähnen, dass auch HAMMOND sich laut einer Anmerkung auf p. 100 der Meinung anschliesst, dass das zweite Stigma dem Metathorax angehört und nicht dem Mesothorax, wie er in seiner Abhandlung: „On the thorax of the Blow-Fly“ behauptete.

Noch sind die in fig. 6 dargestellten äusserst kleinen Hörnchen von *Chironomus (Orthocladius) minutus* ZETT. bemerkenswerth; es scheinen diese eine kleine, ovale Endplatte zu besitzen, über deren Beschaffenheit sich weiterhin aber nichts sagen lässt. Diese Art verbringt ihr Puppenstadium innerhalb einer gallertartigen Hülle, welche an Steinen in mehr oder weniger fliessenden Gewässern festhaftet.

### Literaturverzeichniss.

- 1) BUCKTON, G. B., Natural history of *Eristalis tenax* or the drone-fly, London 1895.
- 2) BRAUER, FR., Die Zweiflügler des K. Museums zu Wien. III. Systematische Studien auf Grundlage der Dipteren-Larven u. s. w., in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., V. 47, 1883.
- 3) DEWITZ, Beschreibung der Larve und Puppe von *Liponeura brevis-rostris* Löw., in: Berlin. entom. Z., V. 25, 1881, p. 64
- 4) —, Einige Betrachtungen betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insectenlarven, in: Zool. Anz., V. 13, 1890, p. 500 resp. 525.
- 5) DUFOUR, LÉON, Mémoires sur les métamorphoses de plusieurs larves fongivores appartenant à des Diptères, in: Ann. Sc. nat. (2), V. 12 Zool., 1839.
- 6) —, Recherches anatomiques et physiol. sur les Diptères, in: Mém. div. Sav. Acad. Sc., V. 9, p. 573.
- 7) ELDTT, Beitrag zur Verwandlungsgeschichte von *Microdon mutabilis* L., in: Stettin. entom. Z., V. 6, 1845, p. 384.
- 8) GERSTAECKER, A., Ueber das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 24, 1874.
- 9) GIRSCHNER, Zur Metamorphose der Dipteren-Gattung *Dixa*, in: Wien. entom. Z., V. 3.
- 10) GONIN, Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères: in: Bull. Soc. Vaudoise Sc. nat., V. 31.

- 11) GROBBEN, C., Ueber bläschenförmige Sinnesorgane und eigenthümliche Herzbildung der Larve von *Ptychoptera contaminata*, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., V. 72, 1876.
- 12) HAMMOND, On the metamorphosis of the crane-fly and the blow-fly, in: J. Queckett microsc. Club London.
- 13) —, On the thorax of the Blowfly (*Musca vomitoria*), in: J. Linn. Soc. London, Zool., V. 15, 1881, p. 9—31.
- 14) HURST, The pupal stage of *Culex*, in: Stud. Owens Coll. Manchester, V. 2, p. 47.
- 15) —, The postembryonic development of *Culex*, in: Proc. Liverpool biol. Soc., V. 4, 1890.
- 16) KIEFFER, J., Beobachtungen über die Nymphen der Gallmücken, in: Wien. entomol. Z., V. 14, 1895.
- 17) —, Neuer Beitrag zur Kenntniss der Epidosis-Gruppe, in: Berlin. entomol. Z., V. 41, 1896.
- 18) —, Diagnoses de trois Cécidomyies nouvelles, in: Bull. Soc. entomol. France, V. 65, 1896.
- 19) KORSCHULT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, V. 2, 1891.
- 20) KRANCHER, O., Der Bau der Stigmen bei den Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 35, 1881, p. 504.
- 21) LABOULBÈNE, AL., Métamorphoses d'une mouche parasite (*Tachina villica*), in: Ann. Soc. entomol. France, 1859, p. 231.
- 22) LOWNE, B. TH., The anatomy, physiology and development of the Blow-Fly, 2. ed. London 1892—95.
- 23) MAYER, PAUL, Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten, in: Jena. Z. Naturw., V. 10, 1876.
- 24) MEINERT, FR., De encephale Myggelarver, in: Vidensk. Selsk. Skr. Kjöbenh., (6) naturv.-math. Afd., V. 3, No. 4, 1886.
- 25) DE MEIJERE, J. C. H., Ueber zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven, nebst einem Beitrag zur Metamorphose von *Hydromyza livens*, in: Tijdschr. Entom., V. 38.
- 26) —, Ueber die Larve von *Lonchoptera*. Ein Beitrag zur Kenntniss der cyclorrhaphen Dipterenlarven, in: Zool. Jahrb., V. 14, Syst., p. 85.
- 27) MIALL, L. S., Dicranota, a carnivorous Tipulid larva, in: Trans. entom. Soc. London, 1893.
- 28) —, The natural history of aquatic insects, 1895.
- 29) MIALL and WALKER, The life history of *Pericoma canescens*, in: Trans. entom. Soc. London, 1895.
- 30) MIK, J., Zur Biologie von *Rhagoletis cerasi* L., in: Wien. entomol. Ztg., V. 17, 1898, p. 279.
- 31) MÜLLER, FRITZ, Contributions towards the history of a new form of larvae of Psychodidae from Brazil, in: Trans. entomol. Soc. London, 1895.
- 31a) OSTEN SACKEN, C. R., Characters of the larvae of Mycetophilidae, in: Proc. entomol. Soc. Philadelphia, 1862.

- 32) PACKARD, A. S., On the transformation of the common house-fly, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., V. 16, 1873/4, p. 136.
- 33) —, Textbook of entomology, 1898.
- 34) PALMÉN, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems, 1877.
- 35) PANTEL, Le Thrixion halidayanum ROND. Essai monographique sur une larve parasite du groupe des Tachinaires, in: Cellule, V. 15, 1898.
- 36) PERRIS, Histoire des insectes du pin maritime, in: Ann. Soc. entomol. France, (4) V. 10, 1870.
- 37) PLATEAU, Qu'est ce que l'aile d'un insecte? in: Stettin. entomol. Ztg., V. 32, 1871.
- 38) DE RÉAUMUR, R. A. F. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, 1734—42, V. 4, Mém. 11.
- 39) VAN REES, J., Beiträge zur Kenntniss der innern Metamorphose von *Musca vomitoria*, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat.
- 40) VERNON, Der Schmetterlingsflügel, in: Zool. Anz., V. 13, 1890, p. 116.
- 41) VOGLER, C. H., Die Tracheenkiemen der Simulienpuppen, in: Mitth. Schweiz. entomol. Ges., V. 7, 1887.
- 42) —, Beiträge zur Metamorphose der *Teichomyza fusca*, in: Illustr. Z. Entomol., V. 5, 1900, p. 1.
- 43) — Weitere Beiträge zur Kenntniss von Dipterenlarven, *ibid.* p. 273.
- 44) WAHL, BRUNO, Ueber das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von *Eristalis tenax*, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 12, 1899.
- 45) WANDOLLECK, B., Zur Anatomie der cyclorrhaphen Dipterenlarven, in: Abh. Ber. zool. Mus. Dresden, 1899, Festschr. A. B. MEYER, No. 7.
- 46) WEISMANN, A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden, in: Z. wiss. Zool., V. 14, 1864.
- 47) — Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*, *ibid.* V. 16, 1866.

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 32—35.

Alle Figuren (ausser Fig. 10, 11 u. 69) beziehen sich auf die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen.

In allen Figuren bedeutet:

<i>tr</i> die zum Stigma führende Trachee	<i>nf</i> Narbenfilzkammer
<i>h</i> Athemhorn	<i>zf</i> Zwischenfilzkammer
<i>ns</i> Narbenstrang	<i>ts</i> Tüpfelstigma
<i>an</i> äussere Stigmennarbe	<i>at</i> äusseres Tüpfelstigma
<i>in</i> innere Stigmennarbe	<i>it</i> inneres Tüpfelstigma
<i>f</i> Filzkammer	<i>k</i> Knospe
<i>hf</i> Hornfilzkammer	<i>t</i> Tüpfel

## Tafel 32.

Fig. 1. Abdominalstigma einer zwischen faulen Blättern aufgefundenen Cecidomyidenpuppe.

Fig. 2. *Tanypus culiciformis* L. *ep* Endplatte.

Fig. 3. *Tanypus nervosus* MEIG. *ep* Endplatte.

Fig. 4. *Tanypus*, mit *T. ferrugineus* nahe verwandt. *ep* Endplatte.

Fig. 5. *Tanypus monilis*. Das Ende des Stigmenhorns.

Fig. 6. *Chironomus aprilius* MEIG. Querschnitt durch die Thoraxregion der Puppe. *chp* Chitinschicht der Puppe, *chi* Chitinschicht der Imago, *trp* Tracheenintima der Puppe, *tri* desgl. der Imago, *si* Rand des Stigmas der Imago.

Fig. 7. Längsschnitt durch die Basis der Tracheenkieme derselben Art. *chp* Chitinschicht der Puppe, *chi* desgl. der Imago, *trk* grössere Zweige der Tracheenkieme, *trach* Tracheolae.

Fig. 8. Querschnitt durch den Prothorax derselben Art. *tr* die grossen Tracheenstämme, aus welchen die Tracheolae ihren Ursprung nahmen; *trach* Tracheolae. In der Mitte sind mehrere derselben quer durchschnitten angegeben. Zwischen den Tracheolae liegen grosskernige Zellen.

## Tafel 33.

Fig. 9. *Sciara quinquelineata* MACQ.

Fig. 10. Abdominalstigma derselben Art.

Fig. 11. *Bolitophila cinerea* MEIG. Abdominalstigma der Puppe. *si* neu gebildetes Stigma der Imago, *trp* Trachee der Puppe, *tri* neu gebildete Trachee der Imago, *wp* Warzen der Puppenhaut, *wi* gruppierte Härchen der imaginalen Chitinschicht.

- Fig. 12. Prothorakalstigma derselben Art.  
 Fig. 13. *Cecidomyia (Perrisia) heterobia* LÖW.  
 Fig. 14. *Hormomyia (Mikiola) fagi* HARTIG.  
 Fig. 15. *Dilophus vulgaris* MEIG.  
 Fig. 16. *Scatopse notata* L.  
 Fig. 17. *Psychoda*, von beiden Seiten abgebildet.  
 Fig. 18. *Simulia* (nach VOGLER).  
 Fig. 19. *Ceratopogon bipunctatus* L.  
 Fig. 20. Dasselbe Stigmenhorn, von der andern Seite.  
 Fig. 21. *Ceratopogon lineatus* MEIG.  
 Fig. 22. *Ceratopogon bicolor* MEIG.  
 Fig. 23. *Orthocladius*.  
 Fig. 24. *Chironomus aprilinus* MEIG. Stigmennarbe am Prothorax, *chr* Chitinring an der Basis der Tracheenkieme.  
 Fig. 25. Schema des Tracheenverlaufs zur Tracheenkieme von derselben Art. *trach* Tracheolae, *trk* Tracheenkieme, *chr* Chitinring an der Basis der Tracheenkieme.  
 Fig. 26. *Tipula irrorata* MACQ. *s* sattelförmige Einsenkung am Ende des Athemhorns.  
 Fig. 27. *Trichocera regelationis* L.  
 Fig. 28. Prothorakalstigma derselben Art, von der andern Seite.  
 Fig. 29. *Limnobia bifasciata* SCHRANK.  
 Fig. 30. *Anopheles claviger* F. a Prothorax, von der Seite; *si* neu gebildetes Stigma der Imago, *fl* Flügel. b Schematischer Querschnitt durch den Prothorax; *chi* Chitinhaut der Imago, *chp* desgl. der Puppe.

## Tafel 34.

- Fig. 31. *Corethra plumicornis* F. *rts* das rudimentäre Tüpfelstigma am Ende des Horns, von der Seite.  
 Fig. 32. *Rhyphus fenestralis* SCOP.  
 Fig. 33. *Odontomyia ornata* MEIG. *si* das neu gebildete Stigma der Imago.  
 Fig. 34. *Stratiomyia furcata* F. Tüpfelstigma mit dem umgebenden Hautstück.  
 Fig. 35. *Leptis scolopacea* L.  
 Fig. 36. *Thereva*.  
 Fig. 37. *Callomyia amoena* MEIG.  
 Fig. 38. *Ateleneura spuria* FALL.  
 Fig. 39. *Phora*.  
 Fig. 40. *Merodon equestris* F.  
 Fig. 41. Dieselbe Art. Das Horn mit der Hornfilzkammer und den Knospen.  
 Fig. 42. Dieselbe Art. 2 Knospen bei oberer Ansicht, beide mit mehreren Tüpfeln.  
 Fig. 43. *Eristalis tenax* L. Knospe des Prothorakalhorns, a im optischen Durchschnitt, b von oben; *ks* Stiel der Knospe, *w* dicke Chitinwand des Horns.

Fig. 44. *Platychirus clypeatus* MEIG. Oberer Deckel des Pupariums. *h* die durchgebrochenen Stigmenhörner, *III* Metathorax, *1, 2, 3* die 3 ersten Abdominalringe.

Fig. 45. Dieselbe Art. Stigmenhorn mit den Tüpfeln. *chl* Chitinschicht der Larve (= Wand des Pupariums).

Fig. 46. *Syrphus balteatus* DEG.

Fig. 47. Dieselbe Art. Das Tüpfelstigma mit den Tüpfelradien.

Fig. 48. *Tachina larvarum* L. Das durchbrechende Stigmenhorn (= äusseres Tüpfelstigma).

Fig. 49. *Masicera prothoracis* MEIG. Inneres Tüpfelstigma, *a* der ganze Athemapparat des Prothorax, *b* das innere Tüpfelstigma desselben.

#### Tafel 35.

Fig. 50. *Phorocera concinnata* MEIG. *a* die durch dunklere Farbe ausgezeichnete Chitinhaut rings um die Basis des Horns.

Fig. 51. *Sarcophaga atropos* MEIG.

Fig. 52. *Calliphora erythrocephala* MEIG.

Fig. 53. Das innere Stigma derselben Art.

Fig. 54. *Leucilia coerulea* MACQ.

Fig. 55. *Cyrtoneura stabulans* FALL. Prothorax der Puppe, von der Seite, *si* neu gebildetes Stigma der Imago, *fl* Flügel, *a* Zapfen am Prothorax, an dessen Spitze das Stigmenhorn steht.

Fig. 56. *Hyedotesia serva* MEIG. Inneres Tüpfelstigma.

Fig. 57. *Ophyra leucostoma* WIED.

Fig. 58. *Pegomyia mitis* MEIG.

Fig. 59. *Homalomyia canicularis* F.

Fig. 60. *Leria fenestralis* FALL. *chp* Chitinschicht der Puppe, *chl* Chitinschicht der Larve (= Pupariumwand) mit der Oeffnung, aus welcher das Horn hervortritt.

Fig. 61. Dieselbe Art. Das innere Stigma bei oberer Ansicht.

Fig. 62. *Hydromyza livens* FALL.

Fig. 63. *Sepedon sphegeus* F.

Fig. 64. *Tephritis arnicae* L.

Fig. 65. *Lonchaea palposa* ZETT.

Fig. 66. *Lipara lucens* MEIG.

Fig. 67. *Agromyza amoena* MEIG.

Fig. 68. *Melophagus ovinus* L.

Fig. 69. Schema des Häutungsprocesses eines Tüpfelstigmas. Der Einfachheit wegen wurde nur eine Knospe angegeben. *a* das alte, *b* das neue Stigma, *ch*<sub>1</sub> die alte, *ch*<sub>2</sub> die neue Chitinhaut. Die alte Trachee wird durch den neuen Narbenstrang entfernt.

# Lebensweise und Entwicklung von *Lankesterella minima* (Chaussat).

Von

Dr. **Robert Hintze.**

(Aus dem Zoologischen Institut in Berlin.)

---

Hierzu Tafel 36.

Unter den Hämosporidien der Kaltblütler (Reptilien und Amphibien) hat sich eine seit längerer Zeit einer förmlichen Beliebtheit als Untersuchungsobject erfreut. Es ist das die im Blute des Wasserfrosches (*Rana esculenta*) lebende, allgemein unter dem Namen *Drepanidium* oder GAULE'sches Würmchen bekannte Hämosporidie. Diesem *Drepanidium* hat LABBÉ (19) den Namen *Lankesterella* gegeben, zu Ehren des englischen Zoologen RAY LANKESTER, der, wie es scheint, bisher allgemein als ihr erster Entdecker galt. Der Name *Drepanidium* ist nach LABBÉ bereits im Jahre 1861 von EHRENBURG für ein ciliates Infusor vergeben worden.

Der Grund, weshalb ich mich mit dem Studium der *Lankesterella* befasste, war dadurch gegeben, dass unsere Kenntniss von der Fortpflanzung dieser Hämosporidie noch grosse Lücken aufwies, die auszufüllen von Wichtigkeit war. Ueber die Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der *Lankesterella* waren die Mittheilungen der Autoren sehr widersprechend, und eine geschlechtliche Fortpflanzung kannte man bisher gar nicht. Auch wusste man nicht, ob bei *Lankesterella* ein Wirthswechsel vorkommt wie beim *Plasmodium malariae*. SCHAUDINN (29—31) vermuthete, dass die Hämosporidien der Kaltblütler eine einfachere Entwicklung haben, und erwartete von der Auffindung einer solchen interessante Aufschlüsse über die phylogenetische Entwicklung der Hämosporidien.

---

### Historischer Ueberblick der bisherigen Untersuchungen über die Hämosporidaen des Frosches.

Die Geschichte der Hämosporidaenforschung umfasst nur eine kurze Spanne Zeit. Es scheint, dass die Gattung, mit der sich die vorliegende Arbeit beschäftigen soll, bei weitem am frühesten, nämlich schon vor einem halben Jahrhundert, entdeckt worden ist.

Bereits im Jahre 1850 beschrieb ein französischer Forscher, Namens CHAUSSAT (6), in einer Dissertation neben verschiedenen andern Parasiten aus dem Froschblut, wie Nematoden, Trematoden, Amöben, auch unsere *Lankesterella*. Er bildet auf der zweiten, seiner Arbeit beigefügten Tafel ausser andern Parasiten 3 Exemplare der *Lankesterella* deutlich ab. Sie liegen ausserhalb von Blutkörperchen und tragen an ihrem Hinterende ein helles Bläschen. CHAUSSAT bezeichnete sie, weil er sie für Würmer hielt, als *Anguillula minima*. Im Innern der abgebildeten Parasiten finden sich Granulationen; ein Kern und Vacuolen fehlen dagegen.

1854 fand VULPIAN (32) zweimal im Froschblut ganz ähnliche Lebewesen wie diejenigen, welche CHAUSSAT als „Anguillules“ bezeichnet hatte. VULPIAN bezeichnet sie als „animaux fusiformes, granuleux à l'intérieur, sans traces d'organes distincts, les deux extrémités sont semblables entre elles. Leur longueur est de 17 millièmes de millimètre“. Das würde ja wohl auf unsere Hämosporidae passen, aber VULPIAN spricht weiter von einer ziemlichen Schnelligkeit, mit der sie sich um ihre Längsaxe bewegen. Daraus könnte man entnehmen, dass er das *Trypanosoma*, eine im Froschblut lebende Flagellate, beobachtet hat. Da er seiner Arbeit keine Abbildungen beifügt, lässt sich diese Frage nicht mit Sicherheit entscheiden. Möglich wäre es auch, dass er *Lankesterella monilis* vor sich gehabt hat, denn er spricht von „inflexions successives“. Doch sind ja auch diese dem *Trypanosoma* eigen.

Ausgeschlossen scheint es mir, dass die von LIEBERKÜHN 1854 beschriebenen Cysten (24) aus der Froschniere und die Pseudonavicellen aus dem Mastdarm des Frosches irgend eine Beziehung zu *Lankesterella* haben, wie LANKESTER später vermuthete.

Auch EIMER (9) bildete 1870 in seinen „Psorospermien“ Cysten aus dem Froschdarm ab. Leider lässt sich aus der sehr kurzen Beschreibung nicht viel ersehen. Auch weiss man nicht, ob die Gebilde, die im Innern der abgebildeten Oocysten liegen, Sporocysten sind oder ob das Plasma innerhalb der Cysten geschrumpft ist. Wahrscheinlich handelt es sich um Sporocysten. Angabe über die Grösse der Cysten und die Art der Präparation fehlen leider.

1871 beschrieb RAY LANKESTER (20) unter dem Namen *Undulina* die als *Trypanosoma* bekannte grosse Flagellate aus dem Froschblut. Ausserdem fand er ebenda zahlreiche kleine, längliche Körper, die ihn sehr an die Pseudonavicellen erinnerten, welche er in den Cysten einer bei *Tubifex rivulorum* parasitirenden Gregarine gefunden hatte. Er sah die fraglichen Körper häufig angeheftet an einen Pol der rothen Blutkörperchen. LANKESTER hielt es nicht für ausgeschlossen, dass die kleinen Körperchen genetisch mit seiner *Undulina* in Zusammenhang

ständen. Er sah die Parasiten nur an den Blutkörperchen liegen, nicht in ihnen. Seiner Arbeit sind erkennbare Abbildungen beigelegt, welche auch die beiden Vacuolen, nicht aber den Kern der *Lankesterella minima* zeigen. Ein Exemplar ist mit zwei „motionless filaments“ abgebildet, die offenbar nur Blutplasmastränge sind.

1876 berichtete BÜTSCHLI (2), dass er in den rothen Blutkörperchen des Frosches im Januar nicht selten neben dem Kern einen eigenthümlichen Körper antraf, der lang gestreckt, bohnen- oder spindelförmig war und eine protoplasmatische, schwach granulirte Masse darstellte. Er fand ihn etwa in 200 Blutkörperchen ein Mal. Von den beiden, der Arbeit beigelegten Abbildungen zeigt die eine eine *Lankesterella* von plumper Form. In der zweiten Abbildung ist der angebliche Körper dagegen wahrscheinlich ein Riss im Stroma des Blutkörperchens. BÜTSCHLI fällt kein Urtheil über die muthmaassliche Bedeutung des gefundenen Körperchens.

1880 fand GAULE (11) bei seinen Untersuchungen in Leipzig *Lankesterella*, und durch seine Veröffentlichungen wurde sie weitem wissenschaftlichen Kreisen bekannt. Er nannte sie „Würmchen“, erwartete aber, dass Niemand dadurch verführt würde, zu glauben, dass sie mit wirklichen Würmern etwas anderes gemein haben als Gestalt und Bewegung. Die Arbeiten von LANKESTER und BÜTSCHLI waren GAULE unbekannt. Seine Arbeiten bringen manches Neue, gute Abbildungen, aber noch viel mehr Mystisches.

GAULE verwandte für seine Untersuchungen Froschblut, welches durch Schütteln mit Quecksilber defibrinirt und durch Zusatz von physiologischer Kochsalzlösung verdünnt war. Er sah die Parasiten noch bei 36° sich zwischen und in den rothen Blutkörperchen bewegen. Er erkannte die beiden Vacuolen im Innern der Hämosporidie und will ferner beobachtet haben, dass die Blutkörperchen, aus denen die Würmchen hervorgekrochen sind, und ebenso diejenigen, in welche sie sich beim „Spiel“ hineinbohren, Veränderungen erleiden. Sie sollen sich falten, der Blutfarbstoff soll auf der Oberfläche Figuren bilden und sich schliesslich lösen. „Diese Umwandlungen“, bemerkte GAULE richtig, „sind indess die combinirte Wirkung der Auswanderung des Würmchens mit der Erwärmung und der Verdünnung des Blutes.“ Die Methode, nach welcher man die „Wurmchen“ am sichersten zur Anschauung bringen kann, ist nach GAULE folgende: Man wählt einen mittelgrossen, kräftigen Frosch mit hellen Augen und lebhaften Bewegungen. Derselbe darf noch nicht zu lange in Gefangenschaft sein und muss sich vor dem Versuch einige Stunden im Warmen befinden. Das Blut soll man in einem Gefäss auffangen, das einige Cubikcentimeter Quecksilber und 5 ccm 0,6-proc. Kochsalzlösung enthält. Am besten soll sich das „Phänomen“ bei 30° C entwickeln. GAULE spricht sich dann breit über die Variationsmöglichkeit der Methode aus und ist der Ueberzeugung, dass man durch das richtige Treffen der passenden Methode das Erscheinen der Würmchen geradezu hervorrufen kann. „Leider“, sagt er, „kann ich keine weitem Merkmale angeben, um die günstigen Thiere zu unterscheiden, als dass es die kräftigern, gesündern, frischen

sind. Als unser Institut Anfangs December seinen Froschvorrath durch frisch gefangene Thiere ergänzte, stieg die Zahl der gelingenden Versuche mit einem Male auf 100 Proc., und sie nimmt jetzt, wo die besten Thiere bereits ausgelesen und verbraucht sind, rasch ab.“ Zuerst hielt GAULE die Lebewesen, welche er gefunden hatte, für Parasiten. Er will sich dann aber auf das bestimmteste davon überzeugt haben, dass die Würmchen nichts derartiges sind, sondern dass sie aus der Substanz der rothen Blutkörperchen hervorgehen, und zwar aus dem Theile derselben, den wir seither als Protoplasma bezeichneten. Er fasst seine Ansicht in folgenden Sätzen zusammen:

„1) Die Würmchen sind im Blute nicht präformirt, sie entwickeln sich erst allmählich unter den Augen des Beobachters.

2) Die Entwicklung ist abhängig von Bedingungen, die man experimentell variiren kann.

3) Die Würmchen lösen sich in der Flüssigkeit, in der sie leben.

4) Gerade bei den kräftigsten Fröschen trifft man die meisten, und ich habe einige sehr schöne Exemplare gesehen, bei denen die Würmchen aus nahezu allen, jeden Falls aus 90 Proc. der Blutkörperchen hervorkamen.“ GAULE schliesst: „So müssen wir uns denn an den Gedanken gewöhnen, dass das Protoplasma ganz oder zum Theil die Zelle, die es bewohnt, zu verlassen im Stande ist, dass es eine viel freiere und höhere Beweglichkeit sich verschaffen kann, als wir sie seither an den Elementartheilen eines höhern Organismus für möglich gehalten haben.

In seiner zweiten Arbeit (12), die 1881 erschien, neigte GAULE der Ansicht zu, dass die „Würmchen“ Absterberscheinungen, ihr Leben nur ein Scheinleben, ein verlangsamtes Absterben sei. Er nennt sie „Cytozoen“. Auch *Trypanosoma* beobachtete GAULE inzwischen, nennt es „Kymatocyte“ und spricht auch diesem den Rang eines selbständigen Organismus ab. Beide Parasiten sollen aus den weissen Blutkörperchen entstehen. Die Würmchen sollen plötzlich auftauchen und ebenso plötzlich wieder verschwinden können. Ferner will GAULE beobachtet haben, dass die Cytozoen aus den Kernen der Blutkörperchen entstehen. Bei einem und demselben Frosche können sich auch verschiedene „Modelle“ der Cytozoen finden. Aus den unbeweglichen grossen Formen sollen die kleinen hervorgehen. GAULE beobachtete die *Lankesterella* ausser im Blute schon in Leber, Milz und Knochenmark. Er spricht von einem lebhaften Spiel der Cytozoen zwischen den Blutkörperchen.

ARNDT (1), der durch seine Beobachtungen festgestellt zu haben glaubte, dass die Spirochaete obermeieri, der Erreger des Rückfalltyphus, Protoplasmafäden seien, hielt die „Würmchen“ für ganz ähnliche Bildungen und zog die unrichtigen Beobachtungen GAULE's zur Bestätigung der Richtigkeit seiner Ansicht heran. So wenig heute mehr ein Eingeweihter ernstlich an die Entstehung der Spirochaete aus Blutkörperchen glaubt, dürfte Jemand noch von einer ähnlichen Bildung der *Lankesterella* überzeugt sein.

GAULE erklärt (13) schliesslich noch seine Cytozoen für gleich-

werthig den Nebenkernen. Er schickte an WOOLRIDGE Frösche, welche mit *Lankesterella* behaftet waren.

LANKESTER (21) hatte Gelegenheit, diese Frösche zu untersuchen. Er erkannte in den „Cytozoen“ sogleich die Lebewesen wieder, welche er schon 1871 beschrieben hatte. LANKESTER fand sie jedoch nicht in so grosser Anzahl vor, wie er nach der Schilderung GAULE's erwartet hatte. Er nennt die Parasiten Drepanidien, stellt sie zu den Sporozoen und meint, dass sie für den an einfachere Lebensformen gewöhnten Zoologen nichts Seltsames hätten. Er fasst seine Ansicht in folgenden Worten zusammen:

- 1) Das *Drepanidium* ist ein parasitärer Organismus.
- 2) Es ist wahrscheinlich die Jugendform einer Gregarine oder Coccidie.
- 3) Empfiehlt er Untersuchungen zur Entdeckung eines ausgebildeten Gregarinestadiums und von Cysten, die Sporen enthalten, oder von isolirten Sporen, in denen mehrere Drepanidien enthalten sind.

WALLERSTEIN (33) behandelt 1882 in einer Dissertation die Hämosporidien des Frosches. Er giebt an, *Lankesterella* komme bei *Rana esculenta* und *Rana fusca (temporaria)* vor, sagt allerdings nicht, ob er sie selbst bei *Rana fusca* gefunden hat. Nach seinen Angaben war die Milz der Frösche, wenn sie *Lankesterella* enthielt, fast immer verändert. Sie hatte eine dunkelrothe Farbe, eine nicht ganz glatte, mitunter stark höckerige Oberfläche und war stark vergrössert. Bei Umrandung des Deckgläschens mit Vaseline fand WALLERSTEIN die *Lankesterella* noch nach 24 Stunden im Präparat am Leben. Aus bestimmten Gewässern stammende Frösche waren alle frei von Hämosporidien, dagegen solche aus bestimmten andern Gewässern stets mit ihnen versehen. WALLERSTEIN fand in allen Organen, welche Blut enthalten, bei inficirten Fröschen die *Lankesterella*. Im Uebrigen fördert er kaum neue Thatsachen zu Tage. Er machte verschiedene Versuche, um die Möglichkeit der Uebertragung der *Lankesterella* zu beweisen. Seine Fütterungsversuche sind jedoch so eigenthümlich angeordnet, dass ihnen schon deshalb irgend welche Beweiskraft nicht zukommen kann. WALLERSTEIN verfütterte z. B. an Frösche, die auf das Vorhandensein von Hämosporidien vorher gar nicht geprüft waren, *Glomeris*, die in ihrem Darne freie Formen der von AIME SCHNEIDER beschriebenen Sporozoe enthielten, jedoch ohne Erfolg. Ferner fütterte er 4 Frösche und 4 Unken mit Schneckenkieren, welche Cysten von *Klossia helicina* enthielten. Von seinen Versuchsthieren nahm er an, dass sie frei von Hämosporidien seien. Jedes Thier erhielt eine in Muskelfleisch verpackte Schneckenkier, welche die erwähnten Cysten enthielt. Nach 2 (!) Tagen schon fand er in der Milz eines der Frösche *Lankesterella*. Bei den übrigen Fröschen lagen die verfütterten Cysten, zum Theil gesprengt, noch im Darm; ebenso bei dem ersten *Bombinator*. Nach einem weitem Tag ergab sich derselbe Befund für den zweiten *Bombinator*. Nach noch 2 fernern Tagen fanden sich in der Niere des dritten *Bombinator* genau dieselben Cysten, wie sie in der Niere von *Helix hortensis* vorhanden gewesen waren. Bei dem vierten *Bombinator*

waren nirgends Sporozoen oder deren Entwicklungsstadien zu entdecken.

In seinen „Sporozoa“ bespricht BÜTSCHLI (3) auch die GAULE'schen Würmchen. Er lässt die Frage, ob sie als sichelförmige Keime einer Coccidie oder als ausgebildete Sporozoen aufzufassen seien, unentschieden.

MITROPHANOW (25) versucht 1883 vergebens, nach den Angaben GAULE's, *Lankesterella* experimentell zu erzeugen, und spricht deshalb seine Zweifel über die Richtigkeit der Auffassung GAULE's aus.

1885 bestreitet GAULE (14) immer noch den parasitären Charakter seiner Cytozoen. Er erklärt die Gründe, welche für diese Anschauung geltend gemacht wurden, für „nicht stichhaltig“. Inzwischen stellte er fest, dass die Cytozoen eine ziemlich complicirte Structur haben. Er entdeckte bei ihnen einen Kern und beobachtete, dass im Froschblut verschiedene Formen von Cytozoen vorkommen, die theilweise als verschiedene Entwicklungsstufen anzusehen seien. Fast jede Zellart soll, obgleich viel seltener als die Blutkörperchen, eine vollkommen reife Cytozoenform auszubilden im Stande sein. Jede Zellart aber soll ganz gewöhnlich unentwickelte Cytozoenformen bilden, daher der Reichthum an verschiedenen Cytozoenformen in einem Thier ein sehr grosser ist. Besonders interessant ist die Bemerkung GAULE's, dass die Cytozoen selbst in kleine Individuen zerfallen können, eine Beobachtung, die, wie wir sehen werden, bei der Vermehrung der *Lankesterella* thatsächlich zutrifft. Aus den Cytozoen sollen sich auch rothe und weisse Blutkörperchen bilden. „Man könnte nach diesen Mittheilungen glauben“, sagt GAULE, „dass man die Cytozoen anzusehen habe als die Zwischengeneration der rothen Blutkörperchen, gewissermaassen ihr bewegliches, ihr Leukocytenstadium.“ Doch nicht nur zur Blutbildung, sondern auch zu den Geschlechtsfunctionen sollen die Cytozoen in Beziehung stehen; sogar die Schmuckfarbe des Frosches sollen sie hervorrufen. Auch als selbständige Organismen lässt GAULE sie gelten und setzt sie schliesslich den „Geschlechtsthieren der Fadenpilze“ an die Seite. Es würde uns weit führen, wenn wir eine vollständige Darstellung weiterer Einzelheiten der Arbeit geben wollten.

DANILEWSKI (7) erklärt 1885 die Drepanidien für Sporozoen und fasst sie mit andern unter dem Namen „Hämatozoen“ zusammen. Ein Jahr darauf (8) giebt er der Vermuthung Raum, dass die Hämatozoen oder ihre Keime auf dem Wege des Verdauungscanals in das Blut gelangen. Eine sehr wichtige Rolle spricht er dabei den Leukocyten zu, welche jene aus der Darmhöhle in die Blutbahn zu übertragen im Stande sind. Weiterhin verfällt aber DANILEWSKI in schwere Irrthümer. Er glaubt nämlich, dass in den Leukocyten die Keime so lange liegen bleiben, bis die Wirthszelle sich in ein rothes Blutkörperchen umgewandelt hat, Hämoglobin enthält und ihre amöboide Beweglichkeit verloren hat. In Leukocyten mit starker amöboider Beweglichkeit soll man oft stark lichtbrechende gelbliche, ziemlich grosse Körnchen oder stäbchenförmige Gebilde finden, die DANILEWSKI mit den kleinen parasitirenden Protozoen in Zusammenhang brachte.

PLATNER (27) schliesst sich 1886 den Auffassungen LANKESTER's

in Betreff des *Drepanidium* an. Er vermuthet, das GAULE wahrscheinlich zweierlei beobachtet hat, nämlich erstens wirkliche Parasiten, zweitens Nebenkerne. Daher erklären sich zum Theil seine merkwürdigen Beobachtungen. 1889 sagt PLATNER (28) über dasselbe Thema: „Das Durcheinanderwerfen progressiver und regressiver Prozesse hat es GAULE und seinen Anhängern möglich gemacht, eine Verwirrung anzurichten, in die es schwer hält, Ordnung zu bringen. Zellparasiten in der Form von Hämatozoen spielen auch eine Rolle dabei und machen die Verwirrung noch grösser. Endlich ist die Einwanderung von Leukocyten noch ein Factor, der in Betracht gezogen sein will.“

Eine grössere, werthvolle Arbeit (17) über *Lankesterella* veröffentlichte KRUSE 1890. Er fasst das *Drepanidium* nicht als sichelförmigen Keim einer Coccidie, sondern als ziemlich weit vorgeschrittenes Stadium im Entwicklungsgang eines Parasiten auf, der sich ganz und gar innerhalb der rothen Blutscheiben vollzieht. Die kleinsten von KRUSE beobachteten Stadien der *Lankesterella* waren 3—4  $\mu$  lang,  $1\frac{1}{2}$ —2  $\mu$  breit. KRUSE'S Ansicht, dass die Glanzpunkte oder Vacuolen, die man im Innern des Parasiten findet, aus flüchtigem Oele beständen, ist recht gewagt und hat von anderer Seite keine Bestätigung erfahren. In Balsampräparaten stellen nach KRUSE die Vacuolen „nur helle, leicht zu übersehende Fleckchen dar“. Auch die weiterhin beschriebenen chromatoiden und plastischen Granula im Innern unserer Hämosporidie hat KRUSE bereits gesehen. Die erwähnten kleinsten Stadien der *Lankesterella* sind nach ihm fast stets unbeweglich. Die Grösse der ausgewachsenen beträgt zwischen 10—15  $\mu$ . KRUSE beobachtete auch die Bewegung der *Lankesterella* und berechnete, dass sie immerhin 10 Stunden braucht, um das Gesichtsfeld (SEIBERT  $\frac{1}{12}$  Oel-Immersion, Ocular I) zu passiren. Er sah die Hämosporidien im Präparat sich noch nach 24 Stunden bewegen. Ferner beobachtete er, dass die für gewöhnlich lang gestreckten Lankesterellen sich abrundeten und amöboide Bewegungen ausführten. Aus diesen runden Formen sah er durch Zerfall kleine Theilstücke hervorgehen. Der Theilungsvorgang wurde von ihm als Sporenbildung gedeutet. Er beobachtete, dass die Theilung der Mutterzelle regelmässig und unregelmässig mit oder ohne Zurücklassung eines Restkörpers erfolgt. Im ersten Falle traten in regelmässigen Abständen von einander intensiv gefärbte Stellen, die man „vielleicht berechtigt ist als Kerne aufzufassen“, in der durch Methylenblau blass tingirten Masse des Parasiten hervor. Dann beginnt die Abgrenzung länglich-ovaler Bezirke, entsprechend je einem Kern. Die Zahl der Theilungsproducte beträgt nach KRUSE'S Beobachtungen 5—12. Ueber den Bau des Kerns und seine Betheiligung bei der „Sporenbildung“ ist sich KRUSE offenbar nicht ganz klar geworden. Er vermisse einen distincten Kern schon oft bei der Theilung. Das „glänzende Tröpfchen“ soll sich gleichmässig auf die „Sporen“ vertheilen, deren jede eines enthalten soll. Die Zerstreung der Theilungsproducte hat KRUSE nicht direct beobachten können. Er glaubt, dass man den Theilstücken eine gewisse active Beweglichkeit nicht absprechen kann. Die Uebertragung der Parasiten von Frosch zu Frosch ist KRUSE nicht

gelingen. Er erklärt auch die Versuche, welche WALLERSTEIN in dieser Richtung angestellt hat, mit Recht für nicht beweisend. Höchst wahrscheinlich hat KRUSE (sein Untersuchungsmaterial stammte aus Italien) zwei Arten von Lankesterellen beobachtet. Er spricht nämlich ausser der gewöhnlichen Form, die LABBÉ als *Lankesterella princeps* bezeichnet, von einer grossen Art, welche doppelt so gross ist wie die erstere und deren Länge diejenige des von ihr bewohnten Blutkörperchens übertreffen kann. In der Mitte der Hämosporidie ist im frischen Zustand eine helle Zone sichtbar, die sich nach Zusatz von Essigsäure als ein deutlicher Kern kennzeichnet. Nach Färbung mit Methylenblau zeigt er eine erhebliche Anzahl kürzerer Chromatinfäden. Kernkörperchen und färbbare Kernmembran sind nicht vorhanden. KRUSE fasst seine Ansicht über den Entwicklungsgang der *Lankesterella* folgendermassen zusammen: „Die kleinsten Formen von 3—4  $\mu$  Länge wachsen unter geringen Gestaltsveränderungen zu den ‚Würmchen‘ heran, die durch GAULE'S Mittheilungen eine gewisse Berühmtheit erlangt haben. Unter dem Einflusse nicht näher zu bestimmender Umstände können die gestreckten Formen einen andern Entwicklungsgang einschlagen. Sie nehmen amöboide Beweglichkeit an, runden sich ab und bilden später Sporen. Diese verlassen die Blutkörperchen, dringen in andere Blutkörperchen ein und bilden so eine neue Generation des Parasiten.“ KRUSE spricht noch von ovalen, kernhaltigen Formen der *Lankesterella*, die er in der Leber oft in ungeheuren Mengen aufgehäuft fand und über deren Bedeutung er nicht ins Klare kommen konnte. Nachtheile durch die Invasion der *Lankesterella* für das Wirthsthier hat KRUSE nicht feststellen können. Jeden Falls müssen die Frösche der Gegenden, aus welchen KRUSE sein Untersuchungsmaterial erhielt, fast ohne Ausnahme unsere Hämosporidie beherbergt haben. „Nur wenige Frösche“, schreibt er, „die mir aus verschiedenen Gegenden zu Gebote standen, zeigten in den Probepräparaten, welche ich anfertigte, überhaupt keine Parasiten, die meisten wiesen nur wenige in jedem Präparat auf, bei einigen waren in jedem Gesichtsfeld stets mehrere vorhanden.“ In Froschlarven hat KRUSE die Parasiten immer vermisst. Er schlägt für sie den Namen „Haemogregarinida“ vor, da sie sich systematisch weder bei den Coccidien, noch bei den Gregarinen einreihen lassen. Der Arbeit KRUSE'S sind gute Abbildungen beigefügt.

Ebenfalls 1890 erschien noch eine kleine Mittheilung von GABRITSCHESKY (10) über *Lankesterella*, die nichts wesentlich Neues brachte, wohl aber unter andern die Abbildung eines Entwicklungsstadiums, bei welchem die Chromatinkörnchen des Kerns unregelmässig über die ganze Sporozoe vertheilt sind.

Aus der im Jahre 1891 erschienenen Arbeit von CELLI u. SAN FELICE (4) ist ebenfalls mit Wahrscheinlichkeit zu entnehmen, dass die Autoren zwei *Lankesterella*-Arten im Froschblute beobachtet haben. Nach ihren Beobachtungen geht die Entwicklung der Parasiten ziemlich langsam vor sich. Merkwürdig ist es, dass die beiden Forscher eine Locomotion der *Lankesterella* nicht feststellen konnten. Wohl aber beobachteten sie eine amöboide Beweglichkeit der abgerundeten Formen.

deren Bildung auch sie wieder als Beginn einer Sporulation betrachten. Sie sahen wellenförmige Bewegungen an den Randpartien der runden Stadien; auch das Auftreten von Theilstücken in strahlenförmiger Anordnung beobachteten sie, ganz ähnlich wie KRUSE. Auch sie bezeichnen die Theilstücke als in die Länge gestreckte Körperchen mit einem glänzenden Körnchen in der Mitte. Die runden Formen wurden meistens nicht häufig, manchmal jedoch fast allein vorgefunden, während von den „hakenförmigen“ nur wenige vorhanden waren. Ueber die Kernverhältnisse bei *Lankesterella* sind sich auch CELLI u. SAN FELICE nicht klar geworden. Sie versuchten durch Uebertragung von inficirtem Blut in Lunge und Herz anderer Frösche eine Weiterinfection zu vermitteln, doch ohne Erfolg. Sie fanden bei 10 Proc. der untersuchten Frösche Lankesterellen.

L. PFEIFFER (26) glaubte beobachtet zu haben, dass im Frühjahr sehr grosse, im Hochsommer mehr kleine und besonders bewegliche „Würmchen“ vorkommen. Die Grösse der von ihm beobachteten Lankesterellen betrug im Durchschnitt  $13 \mu$ , ansteigend bis auf  $22 \mu$ . Er erwähnt einen Kernfleck in der Mitte der Hämosporidie und zwei „safranophile Glanzpunkte“ an den Polen. Die Bewegung der *Lankesterella* nennt er *Englena*-ähnlich. Er weist ferner richtig darauf hin, dass das „GAULE'sche Würmchen“ weniger als sichelförmiger Keim denn als ein völlig selbständiges Thier aufzufassen sei. Wahrscheinlich hat auch PFEIFFER zwei *Lankesterella*-Arten beobachtet. Er beschreibt nämlich eine Bewegungsart, welche, wie wir später sehen werden, der *Lankesterella monilis* eigen ist. Die von KRUSE und CELLI u. SAN FELICE beschriebenen runden Formen mit amöboider Bewegung hat er in Weimar nicht finden können. PFEIFFER nahm an, dass vielleicht folgender Befund für das Vorhandensein eines Dauersporienstadiums der *Lankesterella* sprechen könnte: Er fand in Fröschen mit grossen „Würmchen“ blass oder nur am Rande gefärbte Blutzellen, die Leukocyten sehr ähnlich sahen und ganz erfüllt waren mit kleinen ( $3:0,7 \mu$ ), bakterienähnlichen, lebhaft tanzenden Spindeln, welche wie Miniatursporocysten aus dem Regenwurmhoden erschienen; ein Restkörper zwischen den zierlichen Spindeln fehlte nicht. Als Wirthsthier nennt PFEIFFER *Rana temporaria*.

1892 erwähnen GRASSI u. FELETTI (15) in einer grössern Arbeit über den Erreger der Malaria auch die Hämosporidien des Froschblutes. Sie sprechen geradezu von einer Froschmalaria. Als Wirthsthier bezeichnen sie ausdrücklich nur *Rana esculenta*. Bei andern Amphibien haben sie Lankesterellen niemals gefunden. Ausser der kleinen, schon von LANKESTER beschriebenen Art, dem „*Drepanidio piccolo*“, unterscheidet GRASSI eine zweite grosse Art, welche an Länge die Blutkörperchen übertrifft und identisch ist mit der auch von KRUSE und CELLI u. SAN FELICE beobachteten. GRASSI nennt sie *Drepanidium magnum*. Sie hat keine Vacuolen und einen grossen, bläschenförmigen Kern. GRASSI beschreibt ausser diesen beiden Hämosporidien noch eine dritte, runde Art, die er *Laverania ranarum* nennt, und ist der Meinung, dass diese mit den wurmförmigen Hämosporidien genetisch nichts zu

thun habe, wie KRUSE und CELLI u. SAN FELICE behaupteten. Es gelang niemals, durch Verfütterung von Sporozoencysten, die sich öfter in der Niere des Frosches finden, bei nicht inficirten Fröschen *Lankesterella* zu erzeugen. Die beiden Autoren sind deshalb überzeugt, dass die fraglichen Cysten in keiner Verbindung zu einer der beiden Lankesterellen stehen.

1894 veröffentlichte LABBÉ (18), nachdem schon einige kleinere Arbeiten über denselben Gegenstand von ihm vorausgeschickt waren, eine grosse Arbeit über die Parasiten der Blutkörperchen der Wirbelthiere. Er behandelt darin auch die Hämosporidien des Frosches. Er nennt sie gregarinenartige „hémocytozoaires“, die eine erste intracelluläre Entwicklungsphase haben, der eine freie Phase im Plasma folgt. Die „Sporulation“, welche nach LABBÉ stets im Innern von Zellen vor sich gehen soll, geschieht durch Cysten zweierlei Art, nämlich solche mit Makro- und andere mit Mikrosporozoiten (diese besonders im Sommer und Herbst). Die Makrosporozoiten sollen sich, ausser durch ihre Grösse, dadurch auszeichnen, dass sie gleich die beiden Vacuolen haben. Ihre Länge giebt LABBÉ auf 5—8  $\mu$  an. Die Cysten mit Makrosporozoiten sollen in den Zellen der hämopoetischen Organe gebildet werden, diejenigen mit Mikrosporozoiten ausschliesslich in den rothen Blutkörperchen. Auch LABBÉ unterscheidet scharf zwischen zwei Arten der *Lankesterella*, nämlich der kleinen mit zwei Vacuolen, einem Kern ohne Membran und ohne Gestaltveränderung bei der Bewegung. Er nennt sie *Lankesterella princeps*. Die grössere Art, ohne Vacuolen, mit grossem, bläschenförmigem Kern, mit Kernmembran und rosenkranzförmigen Einschnürungen bei der Bewegung, nennt er *Lankesterella monilis*. LABBÉ ist wohl der erste, welcher uns eine genaue Beschreibung des feinern Baues der Lankesterellen giebt. Er unterscheidet bei ihnen zwischen Ektoplasma und Entoplasma und weist das Vorhandensein von Epicyt und Myocyt als Schichten des Ektoplasmas nach. Auch die Beschreibung des Kernbaues der Lankesterellen finden wir zuerst bei LABBÉ. Er zeigt uns, dass in dieser Hinsicht grosse Verschiedenheiten zwischen den beiden *Lankesterella*-Arten herrschen. Auch mit den im Innern der Parasiten auftretenden Granulationen verschiedener Art macht er uns bekannt. Er unterscheidet zwischen plastischen, chromatoiden, metachromatoiden und karminophilen Granula. Die chromatoiden Granula färben sich intensiv mit Methylenblau, Hämatoxylin, Safranin und allen anderen Kernfarbstoffen. Die metachromatoiden werden durch die genannten Farbstoffe anders gefärbt, so durch Hämatoxylin und Methylenblau rothviolett. Die karminophilen Granula zeigen besondere Affinität zu den Karminfarben, während sich die plastischen Granula durch ihre Affinität zu den basischen Anilinfarben auszeichnen. Uebereinstimmend mit allen anderen Untersuchern giebt LABBÉ an, dass eine Pigmentanhäufung, bestehend aus reducirtem Blutfarbstoff, wie z. B. bei *Plasmodium malariae*, im Innern der *Lankesterella* nicht vorkommt. Ausser den bekannten schlangenartigen Bewegungen beobachtete LABBÉ bei seiner *Lankesterella princeps* noch „mouvements brusques de ressac alternativement en avant et en arrière“

wie bei Anguilluliden und Nematoden. Er fand *Lankesterella* nur bei *Rana esculenta*. Die jüngsten Formen beschreibt auch LABBÉ als ein kleines, ovales Körperchen, dass in seinem Centrum einen Kernfleck (élément nucléinien) trägt. Darum bildet sich eine Zone fast hyalinen Plasmas, welches bald chromatoide und metachromatoide Körnchen erhält. LABBÉ giebt an, bei seiner *Lankesterella princeps* eine Conjugation beobachtet zu haben. Er bildet verschiedene solcher Conjugationsvorgänge ab und sagt: „Dans cette conjugaison il y a fusion intime des plasmas; il y a également fusion des vacuoles.“ Die Frage, ob es auch zu einem Kernaustausch kommt, lässt LABBÉ unentschieden. Neben den Lankesterellen beschreibt er noch eine andere Parasitenart aus dem Froschblut, ein amöbenähnliches Wesen, welches er *Dactylosoma splendens* nennt. Es ist identisch mit *Laverania ranarum* GRASSI. LABBÉ ist der Meinung, dass *Dactylosoma* nicht zum Entwicklungscyclus der *Lankesterella* gehöre, da in diesem ein amöboides Stadium fehle. „Nous ne croyons pas qu'il soit possible“, sagt LABBÉ, „de les confondre dans le cycle des Drepanidium. Leur protoplasma hyalin, leurs mouvements amoeboïdes, leurs granulations spéciales, leurs sporulations, sont déjà bien différents de la forme grégarinienne si nette des Drepanidium. Ces derniers ont, du reste, leur mode de reproduction spécial, que nous avons décrit dès 1891.“

LABBÉ behauptet auch, dass er durch Transfusion von Blut, welches *Dactylosoma* enthielt, immer wieder *Dactylosoma*, nie *Lankesterella* erhalten habe. Da LABBÉ gar nicht angiebt, in welcher Weise er diese Transfusionen ausgeführt hat, lässt sich darüber weiter nichts sagen.

Die Veröffentlichungen LABBÉ'S finden sich im Auszug in WASIELEWSKI'S „Sporozoenkunde“.

ZIEMANN (35) untersuchte in Italien Frösche auf das Vorhandensein von *Lankesterella*. Er fand die beiden von LABBÉ unterschiedenen Arten oft zusammen, und es wollte ihm nicht gelingen, mit Sicherheit einen Unterschied zwischen beiden herauszufinden. Er weist darauf hin, wie gross der Unterschied zwischen den Anschauungen von CELLI u. SAN FELICE einerseits und LABBÉ andererseits über die Fortpflanzung der *Lankesterella* ist. Auch ZIEMANN fand extraglobulär ovale Formen, die erfüllt waren mit fein vertheiltem Chromatin. Er hielt sie für steril werdende Formen der „amöboiden Blutkörperparasiten“. Es ist eigenthümlich, dass verschiedene Autoren, die sich mit dem Studium der *Lankesterella* befasst haben, Entwicklungsformen, die sie sich nicht erklären konnten, für „steril werdende Formen“ hielten. Wie wir später sehen werden, ist bei verschiedenen Entwicklungszuständen der *Lankesterella* das Chromatin des Kernes über die ganze Hämosporidie vertheilt. ZIEMANN bespricht weiter LABBÉ'S Angaben über die „Cystenbildung“ der *Lankesterella* und wiederholt, dass die von LABBÉ als beginnende Cystenbildung beschriebenen Formen in seinen Präparaten keine Cysten darstellten. Eine Fortpflanzung der „GAULÉ'Schen Würmchen“ konnte ZIEMANN nicht auffinden. „Jedenfalls“, schliesst er, „muss die Bestimmtheit, mit der LABBÉ in sehr schönen Abbildungen eine

Vermehrung der Drepanidien durch Sporozoiten angiebt, zu Nachprüfungen anregen.“

Nach LAVERAN (22) spaltet LABBÉ mit Unrecht die *Lankesterella* in 2 Arten, *Lankesterella monilis* und *princeps*, denn die Bewegungsweise, der Bau des Kerns und des Nucleolus (?) ändern vielfach ab, je nachdem der Parasit lebend oder todt ist, und je nach der Färbung und Fixationsmethode. Deshalb sei die Bezeichnung *Drepanidium ranarum* beizubehalten. Das *Drepanidium magnum* GRASSI hat LAVERAN in Paris nicht gefunden. Wirkliche Conjugation, wie LABBÉ sie beschreibt, hat er bei *Lankesterella* nie beobachten können. Als Fortpflanzungsstadien beschreibt LAVERAN kuglige oder auch unregelmässig gebaute Elemente von 4—8  $\mu$  Durchmesser. Jedes dieser Gebilde enthält 2—6 Kerne, die in der Peripherie liegen. Die Kernflecke sind bald regelmässig, bald unregelmässig vertheilt, wie es ja auch KRUSE angiebt. Bei vorgeschritteneren Stadien sah LAVERAN die Abgrenzung in die einzelnen „éléments embryonnaires“; er bildet ein solches Stadium auch ab. Er beobachtete nur diese „endogene“ Fortpflanzung der *Lankesterella*, welche er niemals im Blute des grossen Kreislaufs, dagegen am häufigsten in der Milz sah. Das Vorkommen einer „exogenen“ Fortpflanzung, wie bei Coccidien, hält LAVERAN für wenig wahrscheinlich. Er fand die Hämosporidien häufig im Sommer und Herbst, im October schon sehr selten, und im Winter konnte er nur ganz ausnahmsweise inficirte Frösche beobachten.

In einer 1899 erschienenen Abhandlung (23) über „Hématozoaires endoglobulaires“ weist LAVERAN noch darauf hin, dass das Vorhandensein von Mikrogameten bisher für keine der Hämosporidien, die in Kaltblütlern (Frösche, Schildkröten, Eidechsen) leben, sicher gestellt ist. Er fand in der Milz auch dann reichlich *Lankesterella*, wenn sie im Blute des grossen Kreislaufs sehr selten war. Von „*Haemogregarina splendens*“, LABBÉ's *Dactylosoma*, sagt LAVERAN, dass es sich schwer von *Lankesterella* trennen lasse, um so mehr, als beide Parasiten oft zusammen vorkommen. Dabei soll es viel seltner sein als *Lankesterella*. Er hat bei dieser „*Haemogregarina*“ auch den Zerfall in Theilstücke (4—16, ja selbst 24) gesehen.

CELLI (5) referirt in seiner zusammenfassenden Abhandlung über die Malaria auch kurz über die Ergebnisse seiner frühern Studien über die Entwicklung der *Lankesterella*. Er bildet neben der kleinen auch die grosse Art mit dem bläschenförmigen Kern ab und sagt: „Welche in dieser Phase die Makro- und Mikrogameten sind, in welchem definitiven Wirth das Leben dieser Hämosporidien fort dauert, wissen wir noch nicht.“

#### Material, Untersuchungsmethoden, Technisches.

Die Frösche, welche ich für meine Untersuchungen verwandte, stammten zum grössten Theil aus der Umgegend Berlins. Bei 2—16 Proc. der untersuchten *Rana esculenta* fand sich *Lankesterella*, und zwar so gut wie ausschliesslich die kleine *Lankesterella minima* (*L. princeps*

LABBÉ). Erst im letzten Sommer habe ich einmal auch *Lankesterella monilis* gefunden. Bei *Rana temporaria* habe ich die Hämosporidie, trotzdem ich weit über 50 Frösche dieser Art darauf hin untersuchte, nicht aufgefunden. Die Untersuchung wurde in der Art vorgenommen, dass mit einer feinen Präparirnadel in ein Blutgefäss des Hinterschensels (Poplitea, Tibialis posterior) eingestochen wurde. Dann wurde vorsichtig ein Tröpfchen Blut herausgedrückt, auf ein Deckgläschen gebracht und mit diesem auf einen Objectträger gelegt. Wenn man beim Anstechen des Blutgefässes vorsichtig verfährt und eine feine Nadel benutzt, so schadet die Blutentziehung dem Frosch gar nicht. Wenn man dagegen eine starke Nadel benutzt, kann es vorkommen, dass sich der Frosch in seine eigenen Lymphräume verblutet. Der Blutstropfen wurde dann bei starker Vergrösserung (Oel-Immersion) genau untersucht. Ergab die Untersuchung das Vorhandensein von *Lankesterella*, so wurde das Deckgläschen mit Paraffin umrandet, um das Eintrocknen des Blutes zu verhindern. So konnten die lebenden Hämosporidien bis zu 24 Stunden aufbewahrt werden. *Lankesterella minima* wurde bei grossen und kleinen Fröschen gefunden, bei wohlgenährten und zum Skelet abgemagerten. Nur bei ganz jungen Fröschen fehlte sie stets. Die Stärke der Invasionen ist sehr ungleich. Im letzten Sommer, 1900, fand sich die Hämosporidie nur in ganz wenig Exemplaren vor. Sonst ist sie am zahlreichsten im Sommer vorhanden, was wohl mit dem gesteigerten Stoffwechsel des Wirtsthiers, in Folge guter Ernährung, zusammenhängt. Noch Anfang October fand ich im vorletzten Jahre Frösche, deren Blut geradezu von *Lankesterella* wimmelte. Gegen den Winter hin nimmt die Zahl der Hämosporidien ab, und im December fand ich bei inficirten Fröschen nur noch wenige, die wohl das Fortbestehen der Parasiten im Wirthsthier sichern. Wenn der Frosch stirbt, kann man die Lankesterellen noch in seinem Blut umhergleiten sehen, wenn er schon deutlichen Fäulnissgeruch ausströmt und die Auflösung der Blutkörperchen bereits stark im Gange ist. Aeussere Anzeichen für das Vorhandensein der Hämosporidie liessen sich niemals auffinden. Ebenso wenig konnte je der geringste pathogene Einfluss auf den Frosch festgestellt werden. Auch Hypertrophie der Blutkörperchen und Gewebszellen, die *Lankesterella* beherbergten, fehlte stets. Die Milz liess jede krankhafte Veränderung, wie Schwellung, Faltenbildung, Hämorrhagien, abnorme Färbung oder Aehnliches, vermissen. Das Studium des feineren Baues und namentlich die Beobachtung des Entwicklungsganges der *Lankesterella* konnte fast ausschliesslich nur an Dauerpräparaten gemacht werden. Die Schwierigkeiten, im Leben die Fortpflanzung zu verfolgen, sind gross; zum Theil ist es wohl kaum möglich. Ich musste mich öfter davon überzeugen, dass in frischen Präparaten die Entwicklung der einzelnen Stadien gar keinen Fortgang nimmt. Ausserdem enthält das kreisende periphere Blut wenig Entwicklungsstadien, während man sich Milz und Leber nur einmal der Untersuchung zugänglich machen kann. So ist man dann mehr oder minder auf die richtige Combination geeigneter Stadien aus gefärbten Dauerpräparaten angewiesen.

Die nöthigen Dauerpräparate wurden in folgender Weise angefertigt: Der Frosch, bei welchem die Probeuntersuchung das Vorhandensein von Lankesterellen ergeben hatte, wurde durch Chloroform getödtet. Dann wurde das schon vorher angestochene Gefäß frei gelegt und weiterhin durch Druck ein Blutstropfen auf ein Deckgläschen ausfliessen gelassen. Auf dieses Deckgläschen wurde ein zweites gelegt und beide vorsichtig von einander abgezogen. Die weitere Behandlung der Präparate war verschieden. Entweder liess ich sie lufttrocken werden, zog sie dann in der bekannten Weise dreimal durch die Flamme des BUNSEN-Brenners und conservirte sie in verschiedener Art, oder die frischen Präparate wurden nach der Methode von EHRLICH auf einer erhitzten Kupferplatte bei etwa 100° C getrocknet und dann in Formalinalkohol conservirt. Nach einer dritten Methode wurden besonders die Ausstriche von Milz, Leber, Darminhalt behandelt. Sie erwies sich für diese Organe als die bei weitem beste. Die frischen Präparate wurden, ohne vorheriges Trocknen, in eine erwärmte Mischung von 2 Theilen gesättigter wässriger Sublimatlösung und 1 Theil absoluten Alkohols gebracht. Die so fixirten Ausstriche wurden dann mit Iodalkohol genügend ausgewaschen und weiter behandelt. Bei Behandlung der Organausstriche nach dieser von SCHAUDINN vorgeschlagenen Methode blieb die Form der Hämosporidien stets gut erhalten.

Von den verschiedensten in Anwendung gebrachten Farbstoffen gab ich bald dem Hämatoxylin nach GRENACHER den Vorzug. Es eignet sich zur Färbung aller Stadien gleich gut. Es färbt die Chromatintheile des Kerns und die chromatoiden Granula tief dunkel violett, das Plasma dagegen hell violett, manchmal fast himmelblau. Das Stroma der Blutkörperchen wird fast gar nicht gefärbt, so dass die Lankesterellen sehr deutlich zu erkennen sind. Ich verwandte Hämatoxylin in gesättigter und in stark verdünnten Lösungen. In letzteren blieben die Präparate 8—16 Stunden liegen. Im Allgemeinen konnte ich besondere Vorzüge gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten nicht herausfinden. Auch EHRLICH'sches Hämatoxylin gab befriedigende Resultate. In mehreren Fällen erwies sich Iodhämatoxylin als vortheilhaft, besonders bei Entwicklungsstadien, die kurz vor der Vermehrung standen. Die im Entoplasma aufgehäuften plastischen Granula werden gelb gefärbt, die chromatoiden dagegen dunkel violett. Neben Hämatoxylin habe ich am häufigsten Methylenblau in gesättigter wässriger Lösung angewandt. Die Färbungsergebnisse waren ähnlich dem mit Hämatoxylin, doch war die Kernfärbung weniger distinct. KRUSE erachtete Methylenblau als das beste Färbemittel für die *Lankesterella*. Nach dem Herausnehmen aus den genannten Farbstofflösungen wurden die Präparate mit etwas ammoniakhaltigem Wasser ausgewaschen, um möglichst den überflüssigen Farbstoff zu entfernen. Gelegentlich wurde als Kerndifferenzierungsmittel auch Essigsäure in sehr verdünnter Form (ein Tropfen auf eine Cuvette) angewandt. Im Allgemeinen ist das überflüssig. Die gefärbten Präparate wurden allmählich in aufsteigenden Alkohol gebracht, in absolutem Alkohol wasserfrei gemacht und in Canadabalsam, dem etwas Xylol zugesetzt wurde, eingebettet. Zur Lösung specieller Fragen

wurden noch verschiedene Färbungsmethoden angewandt, worüber das Nähere an den betreffenden Stellen gesagt werden soll.

Die Untersuchungen wurden vorgenommen mit Hilfe eines LEITZ'schen Mikroskops; später wurde ein solches von SEIBERT benützt. Die Abbildungen wurden fast ausschliesslich nach den Dauerpräparaten mit einem Zeichenapparat von WINKEL-Göttingen hergestellt.

### Lebensweise und Bau der *Lankesterella minima*.

Wenn man einen Tropfen Froschblut, das *Lankesterella* enthält, bei starker Vergrösserung untersucht, so gewahrt man bald reges Leben unter den Hämosporidien. Ein Theil der Parasiten liegt gewöhnlich in den Blutkörperchen, an irgend einer Stelle im Stroma. Sie fallen hier besonders durch ihr opalisirendes Aussehen auf. Bei der freien Bewegung im Plasma erscheint *Lankesterella* als ein wurmförmiges Gebilde, das an Länge etwa zu einem Drittel derjenigen eines rothen Blutkörperchens vom Frosch gleich kommt. Ihr vorderes Ende ist zugespitzt, das hintere Ende mehr abgerundet. Der Kern erscheint im Leben als eine helle, glänzende Zone in der Mitte der Hämosporidie und ist umgeben von einem klaren, structurlosen Plasmahof. Ebenso structurlos ist das Ektoplasma, während das Entoplasma granulirt erscheint. Zu beiden Seiten des Kernes fallen zwei runde, stark lichtbrechende, homogene Gebilde auf, die beiden für *Lankesterella minima* so charakteristischen Vacuolen.

Im Blutplasma kriecht die Hämosporidie schlangenartig. Dabei lässt sie keine Formveränderung ihres Körpers erkennen. Gelegentlich sieht man sie eine Bewegung ausführen, die an die springenden Bewegungen von Fischen, besonders Salmoniden, erinnert. Sie nähern ihre Körperenden und entfernen sie plötzlich wieder von einander. Dadurch schnellen sie vorwärts. Schliesslich kommt noch eine dritte Bewegungsart vor, die, wie es scheint, bisher nicht beobachtet worden ist. Sie hat die grösste Aehnlichkeit mit der von SCHAUDINN von Coccidien beschriebenen Bewegung. Ich beobachtete sie zuerst an Makrogameten im Leberblut, später auch an andern Stadien. Die in Rede stehenden Makrogameten lagen ausserhalb von Blutkörperchen. Da man sie sonst meistens innerhalb von Zellen findet, glaube ich, dass sie irgend ein Unbehagen, das vielleicht die Präparation mit sich brachte, veranlasste, ihre schützenden Zellen zu verlassen. Ein solcher Makrogamet nun glitt ohne Gestaltsveränderung dahin, hielt plötzlich inne, blieb eine Zeit lang regungslos liegen und setzte seine Bewegungen wieder fort. So habe ich ihn wohl eine Stunde lang verfolgt und das-

selbe nachher noch an mehreren andern beobachten können. Bei längerem Zusehen gewährte ich genau das, was SCHAUDINN bei Coccidien auch gesehen hatte. Die Oberfläche des Makrogameten war von einer glashellen, gallertigen Schicht umgeben, welche nur das vordere Körperende frei liess, nach hinten zu aber dicker wurde und direct hinter dem Zellkörper in einer Gallertkugel endete. Ich beobachtete weiter, dass kleine, staubförmige Theilchen, an denen ja das Leberblut reich ist, an der Oberfläche der *Lankesterella* von ihrem Vorderende nach hinten rückten. Bei der Vorwärtsbewegung wurde die Gallertkugel, welche bis dahin dicht hinter der Hämosporidie gelegen hatte, durch einen Gallertfaden, welcher sich zwischen Zelle und Gallertkugel drängte, von der *Lankesterella* entfernt. Der Vorgang ist so zu deuten, dass die gallertige, klebrige Substanz, die an der Oberfläche des Parasiten ausgeschieden wird, nach hinten rückt, sich hier festheftet an der Unterlage und die Hämosporidie vorwärts schiebt. Ich habe diese Bewegungsart mehrfach gesehen, und Herr Dr. SCHAUDINN, dem ich ein solches Präparat vorlegte, bestätigte mir die Gleichartigkeit dieser Bewegungen mit den von ihm bei Coccidien beobachteten. CHAUSSAT, der erste Beschreiber der *Lankesterella minima*, bildet sie bereits mit der Gallertkugel am hintern Körperende ab, hielt diese aber wohl für einen Bestandtheil seiner „*Anguillula minima*“. Eine eigenthümliche, wohl sicher pathologische Gestaltveränderung besteht darin, dass eine oder beide Vacuolen hypertrophisch sind und das ihnen anliegende Protoplasma in Form einer Blase nach aussen drängen. Auch LABBÉ bildet solchen „cas tératologique“ ab. Ich glaubte, als ich diese Eigenthümlichkeit zuerst sah, *Lankesterella monilis* vor mir zu haben.

In manchen rothen Blutkörperchen sieht man 2 Lankesterellen liegen, ja von kleinen Exemplaren öfter sogar 3. In Milz ausstrichen fanden sich auch in Leukocyten einige Male 2 der Parasiten. Beim Verlassen der Blutkörperchen ziehen sie manchmal einen Protoplasmastrang mit sich heraus. Dieser reisst schliesslich von ihnen ab und gleitet wie ein zäher Teig zurück. Auch frei im Plasma schleppen sie öfter fadenförmige Anhängsel mit sich umher, die wohl aus Fibrin bestehen und mit der Bewegung auf einem ausgeschiedenen Gallertfaden nichts zu thun haben. Wie andere Hämosporidien, so ist auch *Lankesterella* im Blut nicht gleichmässig vertheilt. Am zahlreichsten ist sie in der Leber, der Milz und den Darmblutgefässen zu finden. Dann kommt das Herz, die Nieren und das Knochenmark und erst dann das kreisende Blut. Schliesslich findet man sie in jedem Organ,

in welches Blut gelangt. Die Ernährung geschieht wahrscheinlich auf dem Wege der Diffusion. Eine Anhäufung von schwarzbraunem Pigment im Innern der Hämosporidie, wie bei dem *Plasmodium malariae*, kommt bei *Lankesterella* nicht vor. Sie reducirt also nicht Hämoglobin in Melanin. Die Nahrungsaufnahme konnte niemals direct beobachtet werden. Mit Hülfe des zugespitzten Vorderendes ist es *Lankesterella* leicht, Blutkörperchen und Gewebszellen zu durchbohren und sie wieder zu verlassen. Sie winden sich mit Leichtigkeit durch 3 und mehr Blutkörperchen hindurch. Ich konnte durchaus kein so strenges Gebundensein der einzelnen Entwicklungsphasen an freies Leben im Blutplasma und in den Zellen beobachten, wie LABBÉ es angiebt. Nach ihm finden sich die jüngsten Entwicklungsstadien immer intracellulär, ältere Stadien bewegen sich frei im Blutplasma, und die Vermehrung soll immer wieder im Innern von Zellen vor sich gehen. Ich fand nicht selten auch die jüngsten Stadien frei im Plasma und habe die ungeschlechtliche Vermehrung frei in der Milzpulpa ziemlich häufig beobachtet. LAVERAN meint sogar, die ungeschlechtliche Vermehrung nur frei im Milzgewebe gesehen zu haben.

Erst nach Anwendung von passenden Farbstoffen kann man die feinere Structur der *Lankesterella* erkennen. Wendet man z. B. Hämatoxylin oder Methylenblau an, so erscheint *Lankesterella* im kaum gefärbten Stroma eines Blutkörperchens als ein würmchenförmiges Gebilde von durchschnittlich 8  $\mu$  Länge. Das Vorderende ist zugespitzt, das Hinterende mehr abgerundet. Der Körper sondert sich in Entoplasma und Ektoplasma. Das Ektoplasma ist hyalin und wird, wie auch das vordere Körperende, nur ganz schwach gefärbt. Es enthält die Myocytffibrillen, contractile Elemente, die spiralig angeordnet sind und tangential zur Längsaxe stehen.

Die Färbung der Myocytffibrillen mit Goldchlorid und Hämatoxylin schlug stets fehl, obwohl ich sie in verschiedener Art versuchte. Ich habe die Fibrillen nur einmal, unvollkommen, gesehen. Der Kern, welcher im Leben als eine helle, glänzende Zone in der Mitte des Parasiten erschien, lässt nach der Färbung zwei verschiedene Bestandtheile erkennen: die achromatische Substanz, welche sich fast gar nicht färbt, die sich aber durch ihre Structur deutlich gegen den hellen Hof abgrenzt, der den Kern umgiebt, und die chromatische Substanz, die in Form runder Körnchen in der erstern suspendirt ist. Die Chromatinkörnchen, deren Zahl sehr unbeständig ist und etwa 5—15 beträgt, hängen unter einander nicht zusammen und erscheinen ganz homogen. Sie werden besonders durch Hämatoxylin

sehr intensiv gefärbt. Ich musste mich stets davon überzeugen, dass diese einfache Färbung mit Hämatoxylin ebenso schöne Kernbilder gab wie die Färbung nach HEIDENHAIN. Auch Färbung mit gewöhnlicher Kaisertinte gab sehr schöne, distincte Kernfärbung. Es gelang mir nicht, mit Hülfe von Osmiumsäure (als HERMANN'sche Flüssigkeit) und Pikrokarmine, im Kern das Vorhandensein eines Karyosoms nachzuweisen. Eine Kernmembran lässt sich auch durch Färbung nicht nachweisen. Ich habe nicht beobachten können, dass die Vacuolen von *Lankesterella minima* „in Balsampräparaten helle, leicht zu übersehende Fleckchen darstellen“, wie KRUSE angiebt. Ich habe sie auch in Balsampräparaten als glashelle, kuglige, durch die meisten Farbstoffe nicht beeinflusste Gebilde gesehen. Wenn sich eine *Lankesterella* mit Gallenfarbstoff imbibirt hat, so erscheinen sie glänzend gelbgrün. Nigrosin färbt sie matt blauschwarz. Was optische Eigenthümlichkeit und Färbbarkeit anbetrifft, so verhalten sich die Vacuolen ähnlich wie das vordere Körperende der *Lankesterella*. Ich möchte die Vacuolen für Gebilde halten, die in ihrem Innern Reservenernährung in verdichtetem und modificirtem Zustand aufspeichern, um sie später bei der Schizonten- und Sporontenbildung zu verwenden. Welcher Natur die Stoffe sind, ob Proteinstoffe oder Kohlehydrate, weiss ich nicht. Auch LABBÉ, der sich viel mit physiologischen Problemen dieser Art beschäftigt hat, hält sie für „organes de digestion“. Um so merkwürdiger ist es, dass nach seiner Angabe an der Conjugation auch die Vacuolen Theil nehmen. Diese Beobachtung, wie die Conjugation überhaupt, konnte bisher von anderer Seite nicht bestätigt werden.

### Fortpflanzung der *Lankesterella minima*.

Wenn wir uns noch einmal vergegenwärtigen, was bisher über die Fortpflanzung der *Lankesterella* veröffentlicht wurde, so ist es, kurz gesagt, Folgendes:

KRUSE sah *Lankesterella* sich abrunden, die Fähigkeit amöboider Bewegung erlangen und in kleine ovale Theilstücke zerfallen, aus denen wieder Lankesterellen entstanden. Auch CELLI u. SAN FELICE gelangten durch ihre Beobachtungen zu demselben Resultat. LABBÉ leugnet die Zugehörigkeit eines amöboiden Stadiums zum Entwicklungsgange der *Lankesterella*. Er seinerseits schildert als Vermehrungsformen Cysten, in deren Innern sich zwei Arten von Sporoziten bilden sollen. Keiner der Autoren giebt uns darüber Auskunft, wie die Uebertragung der Parasiten auf andere Frösche stattfindet. Auch die Frage, ob sich etwa in einem definitiven Wirth noch sexuelle

Fortpflanzung findet, wie z. B. bei dem *Plasmodium malariae*, blieb unbeantwortet.

Ehe ich mit der Darstellung der einzelnen Entwicklungsvorgänge der *Lankesterella* beginne, will ich erst den gesammten Entwicklungscyclus in einer allgemeinen Uebersicht schildern. Aus der spätern speciellen Schilderung wird man bald die grösste Aehnlichkeit zwischen der Entwicklung unserer Hämosporidie und der anderer Hämosporidien und Coccidien erkennen.

Die jüngsten Entwicklungsstadien der *Lankesterella*, deren Grösse etwa 3—4  $\mu$  beträgt, findet man meistens in Blutkörperchen. Sie entsprechen den sichelförmigen Keimen der Coccidien, trotzdem die ausgewachsene Hämosporidie viel eher sichelförmig genannt werden muss. In den Blutkörperchen, später auch häufig frei im Blutplasma oder in den Milz- und anderen Zellen wachsen sie heran. Schliesslich runden sie sich ab, ihr Kern theilt sich, und der Schizont, wie wir die Mutterzelle nennen, zerfällt in eine verschieden grosse Anzahl von Theilstücken, die Merozoiten. Diese werden durch den Blutstrom zerstreut, suchen sich neue Zellen auf und wachsen wieder heran. Die „Schizogonie“ hat hier, wie überall, den Zweck, die Parasiten im Wirthe zu erhalten und zu vermehren. Neben der Schizogonie, der ungeschlechtlichen Vermehrung, kommt auch bei *Lankesterella* eine zweite Art der Vermehrung vor, die den Zweck hat, die Hämosporidie auf andere, bis dahin nicht inficirte Frösche zu übertragen. Diese Uebertragung geschieht durch Oocysten, welche hervorgegangen sind aus der Vermischung einer männlichen und einer weiblichen Zelle, die also durch einen Geschlechtsact entstanden sind. Man muss diesen Vorgang als „Sporogonie“ bezeichnen. Beide Arten der Vermehrung von *Lankesterella* kommen im Frosche neben einander vor, im Gegensatz zum *Plasmodium malariae*.

Wie bei den Coccidien gehen auch aus den Merozoiten der *Lankesterella* 3 verschiedenartige Zellengebilde hervor. Entweder sie werden wieder zu Schizonten, oder sie wachsen langsam, unter Bildung von Reservahrung in ihrem Entoplasma, zu grossen Zellen heran, die schliesslich einen Theil ihres Kernes ausstossen. Sie repräsentiren die weiblichen Geschlechtszellen, die Makrogameten. Endlich entstehen aus den Merozoiten auch noch die Mikrogametocyten, aus denen durch multiple Kerntheilung und Zerfall die Mikrogameten entstehen. Diese Mikrogameten dringen in die Makrogameten ein, befruchten sie und stellen somit die männlichen Geschlechtszellen dar. Der befruchtete Makrogamet, die Copula, wandert aus dem Blute aus, sucht eine

Darmepithelzelle auf, umgibt sich mit einer Membran, innerhalb derer er schliesslich in Theilstücke, Sporozoitien, zerfällt, und verlässt mit dem Darminhalt sein bisheriges Wirthsthier. Wie gesagt, kommt im Froschblut die Schizogonie neben der Sporogonie vor. Die Verhältnisse sind hier also noch nicht durch einen Wirthswechsel complicirt, sondern gleichen denen, welche wir bei Coccidien finden. Man kann den *Lankesterella*-Schizonten neben dem Makrogameten sehen und die jüngsten Merozoiten neben der Mikrogametocyte. Die Reichhaltigkeit an verschiedenen Entwicklungsformen wird, wie es scheint, noch dadurch vermehrt, dass die Entwicklung der *Lankesterella* nicht mit der Regelmässigkeit vor sich geht wie diejenige des *Plasmodium malariae*, so dass alle Stadien mehr oder weniger gleich weit vorgeschritten sind. Auch mehrfache Infectionen tragen vielleicht das Ihrige dazu bei, die Vielgestaltigkeit des mikroskopischen Bildes zu Stande zu bringen.

### 1. Schizogonie.

Die jüngsten Stadien der *Lankesterella minima* in den Blutkörperchen haben eine Länge von etwa  $3\mu$ . Sie bestehen aus einem ovalen Körperchen mit deutlichem Chromatinfleck in der Mitte, der keine weitere Structur erkennen lässt. Das Plasma des Merozoiten ist fast hyalin und zeigt keinerlei Einschlüsse. Ein heller Ring um den Kernfleck herum fehlt noch. Das ist alles, was man erkennen kann. Ich habe solche kleinen Merozoiten einige Male auch ausserhalb von Zellen angetroffen, und zwar in der Milz und Leber.

Sie waren wohl auf dem Wege, sich eine schützende Zelle zu suchen. Uebereinstimmend geben die Beobachter an, dass diese kleinen Stadien sich nicht bewegen. Und doch müssen sie Eigenbewegung haben, um aus der Zelle, in der ihre Mutterzelle, der Schizont, in Merozoiten zerfiel, heraus zu gelangen. Ebenso müssen sie, wenn sie in das Blutplasma gelangt sind, sich eine neue Wirthszelle aufsuchen. Allmählich streckt sich der ovale Merozoit in die Länge, ohne indessen zuerst an Masse zuzunehmen, das Chromatinkörnchen theilt sich, und es erscheint eine der beiden Vacuolen, der bald die zweite folgt. Das Plasma, welches bisher hyalin war, hat eine fein granulirte Beschaffenheit angenommen. Die Granula sind meistens plastische, die sich mit Anilinfarben stark färben. Daneben kommen auch chromatoide und karminophile vor. So zeigt jetzt die junge *Lankesterella minima* bei einer Länge von ungefähr  $5\mu$  alle Eigen thümlichkeiten ihrer Art. Sie bewegt sich im Blutplasma, dringt in

die Blutkörperchen ein und verlässt sie wieder. Nachdem die Merozoiten eine Grösse von durchschnittlich 8—9  $\mu$  erreicht haben, schicken sie sich zur Schizontenbildung an. Ihre Bewegungen werden träger, man trifft sie häufiger in den Blutkörperchen liegend. Allmählich biegen sie sich hufeisenförmig um, nähern ihre freien Enden, meist von der Spitze her, einander und stellen ein kugliges Gebilde dar, dessen Durchmesser 4—6  $\mu$  beträgt. Jetzt sieht man nur noch an einer Naht, wo die Vereinigung der Körperenden stattgefunden hat. Auch die Naht verschwindet und zugleich mit ihr eine oder auch beide Vacuolen. Die wurmförmige Hämosporidie hat Kugelform angenommen. Der Kern hat bis dahin gewöhnlich gar keine Veränderungen durchgemacht; wenn aber die Abrundung stattgefunden hat, theilt er sich multipel. Die Theilstücke des Kernes, deren Zahl sich wohl nach derjenigen der vorhanden gewesenen Chromatinkörnchen richtet, rücken an die Oberfläche des Schizonten. Die Anordnung der Chromatinkörnchen kann regelmässig radiär sein, wobei es meistens später zur Bildung eines Restkörpers kommt. Doch ist es ebenso häufig, dass sie unregelmässig im Schizonten vertheilt sind und ein deutlicher Restkörper nicht vorhanden ist. Während der Kerntheilungsvorgänge ist nicht selten noch eine der beiden Vacuolen vorhanden, so dass gar kein Zweifel walten kann, welchen Ursprungs der runde Schizont ist. Die Chromatinkörnchen umgeben sich jetzt mit einem Plasmahofe, während das glänzende körnige Protoplasma des Schizonten ein fast hyalines Aussehen annimmt. Diese Veränderung im Aussehen des Protoplasmas, die vor dem Zerfall des Schizonten in Merozoiten stattfindet, tritt wohl durch Verbrauch der plastischen Granula bei der Merozoitenbildung ein. Darauf geht immer deutlicher die Abgrenzung kleiner ovaler Körperchen, der Merozoiten, vor sich. Ein jedes dieser Körperchen trägt in seiner Mitte ein Chromatinkörnchen, die Anlage des spätern Kernes. Die Merozoiten erheben sich über die Oberfläche der Mutterzelle und schnüren sich schliesslich ab. Wenn die Chromatinkörnchen regelmässig und mehr peripher gelagert waren, so gleicht der Schizont vor seinem Zerfall völlig der bekannten „Gänseblümchenform“ der Malariaparasiten. Die Ausbildung der Merozoiten scheint nicht immer zu gleicher Zeit vollendet zu sein; man sieht nämlich öfter in der ganzen Peripherie nur 2—3 vollendet, während sich um die übrigen Chromatinkörnchen herum kaum schon Plasmahöfe abheben. Die Grösse der Merozoiten, am Schizonten gemessen, beträgt 2—3  $\mu$ . Ob sie sich nach ihrer Ablösung erst im Blutplasma bewegen und dann die Blutkörperchen aufsuchen, weiss ich nicht.

Es gelang mir nur zweimal, am lebenden Schizonten die amöboide Bewegung zu beobachten, von der KRUSE und CELLI u. SAN FELICE berichten. Einmal sah ich längs des Randes eines Schizonten eine langsam fortlaufende Bewegung mit geringen Aus- und Einwärtsbewegungen der Randpartien. Ein zweites Mal beobachtete ich, dass der Schizont zu gleicher Zeit 3 lappenförmige Fortsätze ausstreckte. In dem ersten Falle lag eine Vacuole noch unversehrt neben dem Kern. Aus der Beobachtung der Merozoitenentwicklung allein geht schon mit Sicherheit hervor, dass der Schizont einer besondern äussern Membran entbehrt. Er nimmt Farbstoffe ebenso leicht an wie die andern Stadien. Hämatoxylin und Methylenblau färben ihn z. B. genau so wie die wurmförmig gestreckten Stadien: die Chromatinkörnchen erscheinen dunkelviolett, resp. dunkelblau, das Plasma gleichmässig hell. Auch die Färbung lässt keine äussere Membran erkennen. Man findet die Schizonten am häufigsten im Blut innerer Organe, Leber, Milz, auch im Knochenmark. Doch kann man sie ebenso gut auch im circulirenden Blut sehen, wenn auch viel seltener. Ich habe sie bei reichlicher Infection im kreisenden Blut fast nie vermisst. LAVERAN giebt an, sie nur in der Milz gefunden zu haben. Ich muss bei dieser Gelegenheit überhaupt darauf hinweisen, dass nach meinen Erfahrungen kein Organ irgend ein Entwicklungsstadium der *Lankesterella* ausschliesslich für sich beanspruchen kann. Wohl finden sich aber alle Stadien, besonders Vermehrungsstadien, im Blute der innern Organe in viel bedeutenderer Zahl. In der Milz habe ich ziemlich häufig Schizonten auch ausserhalb von Zellen gefunden; sie lagen dort frei in der Milzpulpa. Da ich einen solchen frei im Gewebe liegenden Schizonten zuerst in einem Milzausstrich fand, glaubte ich, dass seine Wirthszelle beim Präpariren vielleicht zerrissen worden sei, aber ich fand später auch bei Schnitten durch die Milz eines sehr stark inficirt gewesenen Frosches einige freie Schizonten. LAVERAN bildet nur solche ab. Ob in solchen Fällen die Schizogonie gleich ausserhalb einer Wirthszelle stattgefunden hat oder ob der Schizont vermöge seiner amöboiden Bewegung aus der Zelle ausgewandert ist, kann ich nicht entscheiden. Wahrscheinlicher ist das erstere. Ich habe die Abrundung des Schizonten in der Milzpulpa von Anfang an verfolgen können.

Wir können das Capitel über den Schizonten der *Lankesterella* nicht verlassen, ohne jenem Lebewesen, das GRASSI mit dem Namen *Laverania ranarum*, LABBÉ als *Dactylosoma splendens* bezeichnet, eine Betrachtung zu widmen. Beide Autoren halten es für eine eigene

Parasitenart, die kein Stadium im Entwicklungsgang der *Lankesterella* darstellt. Zugegeben, dass dieses *Dactylosoma* LABBÉ's eine wirkliche Art sei, so wüsste ich, LABBÉ's Beschreibung und Abbildungen zu Grunde legend, kein Criterium, wodurch sich *Dactylosoma* von jenen Schizonten der *Lankesterella* unterschiede, bei denen die Chromatinkörnchen nach der multiplen Theilung des Kerns regelmässig radiär und so weit peripher gelagert wurden, dass es im Centrum der runden Schizonten zur Bildung eines Restkörpers kommt. Auch in der Grösse gleichen sich das *Dactylosoma* und der Schizont. Giebt doch auch LAVERAN, mit dessen Ergebnissen, was den Schizonten anbetrifft, sich die meinigen völlig decken, an, dass sich das *Dactylosoma* schwer von *Lankesterella* trennen lässt. Dass LAVERAN *Dactylosoma* noch als Art gelten lässt, liegt vielleicht daran, dass er die Schizonten der *Lankesterella* und besonders diejenigen, welche durch die gleichmässige Vertheilung des Chromatins Gänseblümchenform haben, nur frei in der Milz auffand. Ich habe aber solche Stadien, die den in der Milz gefundenen in allen Verhältnissen gleichen, auch in rothen Blutkörperchen des grossen Kreislaufs gefunden. Diese Gänseblümchenform gleicht völlig dem „*Dactylosoma*“. LABBÉ hatte ganz richtig beobachtet, dass die ausgewachsenen wurmförmigen Merozoiten sich abrunden und dass zunächst an der Verschmelzungszone noch eine Naht vorhanden ist. Dann aber lässt er den Kern sich mitotisch (statt multipel) theilen, die Zelle sich bedeutend vergrössern und sich schliesslich mit einer Cyste umgeben, obwohl das Ganze doch nur eine Vermehrung der Hämosporidie in einem schon inficirten Wirthsthier bezweckt. Niemand hat bisher die „Cystenbildung“ für *Lankesterella* wieder nachweisen können. Wie viel ungezwungener lässt sich dagegen das „*Dactylosoma*“ in den ungeschlechtlichen Zeugungskreis der *Lankesterella* einfügen. Es findet sich ein vollständiges Analogon in der „Gänseblümchenform“ des *Plasmodium malariae*. Auch die von allen Untersuchern beschriebenen jüngsten Formen der *Lankesterella* gleichen den ovalen Merozoiten des „*Dactylosoma*“.

## 2. Sporogonie.

Während des ganzen Sommers, vom Juni bis in den October hinein, findet sich bei *Lankesterella* neben der ungeschlechtlichen auch die geschlechtliche Fortpflanzung, welcher die Aufgabe zufällt, für die Weiterverbreitung der Hämosporidie zu sorgen. Dazu gehört die Bildung zweierlei Geschlechtszellen, nämlich weiblicher, Makrogameten, und männlicher, Mikrogameten.

### Die Bildung der Mikrogameten.

Die Mikrogametoblasten, die jungen Mutterzellen der Mikrogameten, zeigen eine recht verschiedene Form und tragen ebenfalls dazu bei, die Formenmannigfaltigkeit im Entwicklungszyclus der *Lankesterella* noch zu erhöhen. Meistens sind es schlanke Zellen mit sehr fein granulirtem Plasma und ohne sonstige Einschlüsse. Die Chromatinkörnchen des Kerns sind regelmässig gelagert. Wenn die Mikrogametoblasten eine Länge von 8—10  $\mu$  erreicht haben, theilt sich jedes der Chromatinkörnchen des Kerns, während dieser sich im Uebrigen noch völlig in Ruhe befindet. Die später im Mikrogametoblasten vorhandenen Chromatinkörnchen sind höchstens halb so gross wie die ursprünglichen. Darauf theilt sich der ganze Kern, und zwar wieder, wie der Schizontenkern, auf multiple Weise, und die Chromatinkörnchen vertheilen sich regellos in der Mutterzelle. Sie rücken an die Oberfläche, was man schon daran zu erkennen vermag, dass sie manchmal auf einer der Vacuolen liegen, die häufig während der ganzen Mikrogametenbildung bestehen bleiben und von deren glasartiger Helle sich die mit Kernfarbstoffen dunkel gefärbten Chromatinkörnchen ungemein scharf abheben. Die Zahl der Chromatinkörner wechselt sehr; man findet deren bis gegen 20 Stück. Meistens bleiben die beiden äussersten Enden des Mikrogametoblasten frei davon. Im weitem Verlauf sehen wir hier wieder einen ähnlichen Vorgang wie bei der Merozoitenbildung. Jedes Chromatinkörnchen umgiebt sich mit einem Plasmahof und rückt über die Oberfläche der Mikrogametyte, wie wir jetzt die Mutterzelle nennen, hinaus und hängt an ihr als kleiner ovaler Buckel. Allmählich schnüren sich die so gebildeten Mikrogameten völlig ab und suchen einen Makrogameten auf. Regel scheint zu sein, dass die Mikrogameten nicht alle zu gleicher Zeit reif werden. Man sieht nämlich öfter im Präparat, dass von einer Mikrogametyte ein Mikrogamet sich soeben losgelöst hat und noch dicht an seiner Ursprungszelle liegt, an der er eine kleine Vertiefung zurückliess. Zwei oder mehr andere haben sich dagegen gerade erst als Buckel über die Zelloberfläche erhoben und sind auf dem Wege, sich abzuschnüren. Ein dritter Theil der Mikrogameten hat sich wo möglich kaum mit einem deutlichen Plasmahof umgeben. Nach dem Theil der Mikrogametyte zu urtheilen, der ohne Chromatinkörnchen bleibt, muss ein ziemlich umfangreicher Restkörper zurückbleiben. Während meistens, wie schon gesagt, die ausgebildeten Mikrogametyten lange, ziemlich schlanke Zellen sind, zeigen sie häufig auch eine

länglich ovale Gestalt, die sich vielleicht durch einfache Zusammenziehung in der Längsaxe der Mikrogametocyte erklärt.

Die Mikrogameten gleichen in Form und Aussehen ganz den jüngsten Stadien der Merozoiten, abgesehen von ihrer Kleinheit und dem viel feinern Chromatinfleck in ihrer Mitte. Die Länge des Mikrogameten, der soeben seine Mutterzelle verlässt, beträgt etwa  $1 \mu$ . Sie sind, auch wenn sie von ihrer Mutterzelle losgelöst sind, trotz ihrer fast unmessbaren Kleinheit ziemlich deutlich zu erkennen, vorausgesetzt, dass sie sich auf lichtem, freiem Untergrund befinden. Ihr ungemein scharf contourirtes Nucleinfleckchen, umgeben von dem hellen, hyalinen Plasma, lässt sie unschwer erkennen. Sie verschwinden dagegen völlig zwischen einem Gewirr anderer Zellen. Das Chromatinkörnchen in ihrer Mitte färbt sich sehr intensiv mit Hämatoxylin und den übrigen Kernfarbstoffen. Das Plasma färbt sich damit fast gar nicht, sondern hebt sich bei reiner Hämatoxylinfärbung nur durch sein von der Umgebung verschiedenes Lichtbrechungsvermögen ab. Dagegen färbt sich das Plasma gut mit Eosin und Erythrosin. Es war mir nicht möglich, mit Hülfe der HEIDENHAIN'schen Methode festzustellen, dass der Mikrogamet Geisseln hat, vermöge deren er sich auf den Makrogameten zu bewegt. Die genaue Prüfung dieser Frage muss spätern Untersuchungen vorbehalten bleiben. Die Möglichkeit, dass der Mikrogamet der *Lankesterella* Geisseln hat, liegt jeden Falls nahe, wenn es andererseits auch möglich ist, dass er ohne Hülfe von Geisseln sich, wie z. B. die Mikrogameten von *Proteosoma*, durch schlangenartige Bewegungen dem Makrogameten nähert. Sicher ist, dass der Mikrogamet, wie der Schizont, amöboider Bewegung fähig ist. Doch soll das Nähere darüber später mitgetheilt werden.

Wie andere Vermehrungsstadien, so finden sich auch die Mikrogametocyten viel zahlreicher im Blut innerer Organe als andern Ortes. Ich habe sie niemals im Innern von Zellen gefunden, sondern immer frei.

#### Die Makrogameten von *Lankesterella minima*.

Ich wende mich endlich zur Schilderung des Makrogameten, der weiblichen Geschlechtszelle.

Der ausgewachsene Makrogamet hat unter allen Entwicklungsformen der *Lankesterella* die bedeutendste Grösse. Seine Länge schwankt zwischen  $10-13 \mu$  etwa, der Querdurchmesser an der breitesten Stelle wechselt zwischen  $2\frac{1}{2}-3 \mu$ . Die Gestalt des Makrogameten ist plump, brotförmig; seine eine Längsseite ist in ihrer ganzen Länge buckelartig hervorgewölbt, die andere dagegen zeigt

eine etwas nach innen eingezogene Contour. Die grösste Einziehung findet sich in der Kerngegend. Die beiden Enden der Makrogameten sind abgerundet, und die Vacuolen sind auch bei ihnen vorhanden. Der Kern ist durch die optische Schärfe seiner Chromatinkörnchen ausgezeichnet, deren Anzahl auch hier wieder schwankt. Ihre Lagerung ist unregelmässig. Im Uebrigen unterscheidet sich der Kern nicht von dem des Schizonten. Er liegt häufig nicht gerade in der Mitte der Längsaxe, sondern etwas nach einem der beiden Enden zu. Das Ektoplasma ist hyalin, das Entoplasma zeigt sehr reichlich Granulationen verschiedener Art. Im Allgemeinen ist es grob vacuolär gebaut, manchmal fast blasig erscheinend. Eine helle, schwer färbbare Plasmazone umgibt auch im Makrogameten den Kern. In den kleinen Zwischenräumen, welche die Entoplasma-Vacuolen zwischen sich lassen, liegen häufig chromatoiden und öfter auch metachromatoiden Granula. Im Leben bemerkt man ausserdem stark glänzende Tröpfchen, die fast wie Oeltröpfchen aussehen.

Es fiel mir im Anfang schwer, bei jüngern Stadien zu sagen, ob es sich um einen heranwachsenden Schizonten oder um einen Mikrogametoblasten oder schliesslich um einen heranwachsenden Makrogameten handelte. Die Schwierigkeiten wachsen durch die Kleinheit des Objects und die Eigenthümlichkeit, dass alle drei Formen die Gestalt des „Würmchens“ haben. Doch ergaben sich bei genauerer Betrachtung immerhin ganz constante Unterschiede. So zeichnen sich die jungen Mikrogametoblasten durch ihre schlanke Gestalt und die Feinheit ihrer Plasmastructur aus. Sie enthalten kaum Granulationen und entbehren der chromatoiden gänzlich. Die jungen Makrogameten haben im Gegentheil eine plumpe, brotförmige Gestalt mit weniger spitzen Enden. Ihr Entoplasma ist von dichten Granulationen, besonders auch chromatoiden, erfüllt, und die Chromatinkörnchen des Kerns treten scharf hervor. Diejenigen Formen aber, welche zu Schizonten heranwachsen, haben verschwommener Chromatinkörnchen im Kern, ihr Inneres ist nicht so stark granulirt wie dasjenige der Makrogameten. Ihre äussere Form hält die Mitte zwischen den schlanken Mikrogametoblasten und den plumpen Makrogameten.

#### **Reifung des Makrogameten und seine Befruchtung durch den Mikrogameten.**

Der herangewachsene Makrogamet liegt in den allermeisten Fällen so im Blutkörperchen, dass seine convexe Seite der Peripherie desselben zugekehrt ist; doch kommt es auch vor, dass er mit seiner concaven

Seite nach aussen liegt. Nun beginnen an seinem Kern sich eigenthümliche Veränderungen abzuspielden, die man als Reifungserscheinung auffassen darf. Man bemerkt nämlich an dem bisher einheitlichen Gebilde, das die ganze Breite in der Mitte des Makrogameten eingenommen hatte, in der Richtung der Längsaxe eine ringförmige Einschnürung, die allmählich immer bedeutender wird, so dass der Kern Hantelform annimmt. Schliesslich verschwindet die Brücke zwischen den beiden Kernhälften vollständig, und wir haben statt eines Kernes deren zwei vor uns. Die Kerntheilung ist hier, wie überall bei *Lankesterella*, eine directe (wenn wir die multiple Theilung als Modification der directen auffassen wollen). Von Mitose habe ich bei *Lankesterella* niemals etwas bemerkt. Der erwähnte Zustand der Zweikernigkeit scheint nicht lange anzudauern, denn man sieht, dass die an der Concavseite gelegene Kernhälfte ein anderes Aussehen erhält als die an der Convexseite gelegene. Ihre Chromatinkörnchen verlieren ihre scharfen Contouren, werden schollig, zerfallen, und die ganze Kernhälfte wird zu einem structurlosen, bröckligen, schwärzlichen Klumpen. Ebenso häufig kann man übrigens die beschriebenen Verhältnisse schon beobachten, wenn die beiden Kernhälften noch durch den Stiel mit einander verbunden sind. Nach der Trennung der beiden Kernhälften zieht sich die unversehrte bleibende etwas zurück und nimmt meistens eine kuppenartige oder auch längs ovale Form an. Die beiden für *Lankesterella minima* so charakteristischen Vacuolen rücken fast stets von der Mitte nach der convexen Seite zu. Sie verlieren viel von ihrem Glanz und sind manchmal schon zur Zeit der Kerntheilung kaum noch wahrzunehmen. Die Zweitheilung des Kerns und der Zerfall der einen Hälfte ist als eine Art Kernreduction aufzufassen, in deren weiterm Verlauf die zerfallene Kernhälfte aus dem Makrogameten ausgestossen wird. Das scheint bei *Lankesterella minima* keineswegs mit explosionsartiger Geschwindigkeit vor sich zu gehen, wie es SCHAUDINN bei einem ähnlichen Vorgang, dem Ausstossen des Karyosoms bei Coccidien-Makrogameten, beobachten konnte. Man sieht nämlich häufig die Kerntrümmern in Dauerpräparaten halb noch im Makrogameten, halb schon ausserhalb desselben liegen, was gewiss nicht so oft zu beobachten wäre, wenn der Vorgang sich sehr schnell vollzöge.

Wie wir gesehen haben, findet bei den Makrogameten der *Lankesterella* eine Reduction der Kernsubstanz statt, ähnlich wie bei den Coccidien. Die Art der Reduction ist ganz verschieden von der von SCHAUDINN z. B. bei *Coccidium schubergi* beobachteten, wo das Karyo-

som ausgestossen wird (also ein Theil der chromatischen Substanz), im Uebrigen der Kern aber unversehrt bleibt. Die Kernreduction unserer *Lankesterella* gleicht vielmehr derjenigen von einer anderen Coccidie, *Adelea ovata*, oder auch mancher Heliozoen, z. B. *Actinophrys sol.* Die übrig gebliebene Kernhälfte des jetzt befruchtungsfähigen Makrogameten blieb unterdessen ruhig an der convexen Seite liegen.

Einmal gelang es mir, die Ausstossung der Kernhälfte im Leben zu beobachten, und ich konnte mich davon überzeugen, dass der Vorgang eine geraume Zeit in Anspruch nimmt. Ich konnte ihn leider nicht zu Ende verfolgen, wohl deshalb, weil das Präparat, welches nicht mit Vaseline umrandet war, austrocknete oder sonst eine Veränderung eintrat. Ein Theil der ausgestossenen Kernhälfte sah bereits über den concaven Rand des Makrogameten hinweg. Der Makrogamet bog sich von Zeit zu Zeit mit seinen Enden rückwärts, so dass seine convexe Seite mehr concav wurde, wahrscheinlich um die Hinausbeförderung der Kernmassen zu beschleunigen.

Nach der Kernreduction des Makrogameten kann die Befruchtung erfolgen. Sie vollzieht sich in der grossen Mehrzahl der Fälle im Blute der innern Organe. Das ist leicht erklärlich, wenn man bedenkt, dass die Blutkörperchen dort sich viel langsamer bewegen, so dass der Mikrogamet Zeit genug hat, in solche, welche reife Mikrogameten enthalten, einzudringen. Ich habe die Befruchtung immer nur in rothen Blutkörperchen beobachten können, ausserhalb derselben, also frei, konnte ich sie nicht feststellen. Der Mikrogamet sucht den im Blutkörperchen liegenden Makrogameten auf. Er muss dabei zuerst in das Blutkörperchen eindringen, nähert sich der concaven Seite des Makrogameten und legt sich genau an die Stelle an, aus welcher die zerfallene Kernhälfte ausgestossen wurde. Dort liegt der Mikrogamet, wieder erkennbar an seinem bei Hämatoxylinfärbung ungemein präcis gefärbten Chromatinkörnchen und umgeben von einem Hofe ganz hyalinen Plasmas. Die Menge des letztern scheint zu wechseln. Wenn sich der Mikrogamet auf den Makrogameten zu bewegt, hat er noch die ovale Form, doch nimmt er beim Eindringen in den Makrogameten vorübergehend auch Spindel- und Hakenform an. Ich glaube nicht, dass es bei *Lankesterella* vorkommt, dass mehrere Mikrogameten sich dem Makrogameten nähern oder dass gar ein Umschwärmen desselben stattfindet, wie SCHAUDINN es z. B. von *Coccidium schubergi* beschreibt. Ich habe an dem Makrogameten von *Lankesterella*, wie andere Bearbeiter z. B. auch bei *Proteosoma* und unter den Coccidien bei *Adelea*, immer nur einen Mikrogameten gesehen, auch in der

Nähe niemals einen zweiten wahrnehmen können. Die Bildung eines Empfängnisshügels seitens des Makrogameten habe ich nicht beobachten können, wohl aber bei starker Hämatoxylinfärbung einen feinen Canal, der von der Eintrittsstelle des Mikrogameten (der frühern Austrittsstelle der ausgestossenen Kernhälfte) schnurgerade zu der übrig gebliebenen Kernhälfte des Makrogameten führt. Diese Plasmastrasse färbt sich mit Hämatoxylin schön dunkelviolet und hebt sich trotz ihrer Feinheit von dem hellern Entoplasma sehr deutlich ab. Auch im Leben habe ich sie als einen hellen Strang gesehen in jenem Falle, wo es mir auch gelang, die Ausstossung der Kernhälfte im frischen Präparat eine Zeit lang zu beobachten. Den Canal benutzt der Mikrogamet, um mit Hülfe seiner amöboiden Beweglichkeit in den Makrogameten einzudringen. Ich habe durch Combination geeigneter Stadien nun genau sein Vordringen auf den Kern des Makrogameten zu verfolgen können und schliesslich Stadien gesehen, in denen der Mikrogamet schon in unmittelbarer Nähe des bis dahin ganz unveränderten Makrogametenkerns lag. Für diese Beobachtungen eignen sich am besten solche Präparate, die nicht so stark gefärbt sind, dass die Plasmastrasse hervortritt. Ist diese gefärbt, so kann man den Mikrogameten kaum oder gar nicht sicher erkennen, weil sein Chromatinfleck von der gleichen Farbe der Plasmastrasse völlig verdeckt wird und sein Plasma bereits so geschwunden ist, dass er mit Sicherheit nicht erkannt werden kann. Was nun weiter erfolgt, nämlich die Verschmelzung des männlichen und weiblichen Kerns, habe ich leider nicht beobachten können. Es hat das natürlich bei der Kleinheit der Verhältnisse grosse Schwierigkeiten. Dass es zu einer solchen Vereinigung kommt, dürfte ja wohl als zweifellos zu betrachten sein. Mit Ausnahme der Kernvermischung habe ich den ganzen Befruchtungsvorgang oft in meinen Präparaten verfolgen können.

Man muss sich hüten, jedes an der Concavseite des reifen Makrogameten gelegene Gebilde gleich für einen Mikrogameten zu halten. Häufig entsteht nämlich an der betreffenden Stelle durch die Präparation ein winziger Zwischenraum zwischen dem Stroma des Blutkörperchens und dem Makrogameten, der sich später mit Farbstoff füllt. Auch Reste der ausgestossenen Kernhälfte können das Vorhandensein des Mikrogameten vortäuschen. In allen Fällen ist dieser an dem scharf umschriebenen Chromatinfleck und an dem glänzenden hyalinen Plasma zu erkennen.

Was nach der Kernverschmelzung an dem befruchteten Makrogameten, der Copula, vor sich geht, scheint Folgendes zu sein: Der Copu-

lationskern theilt sich, wie früher der Makrogametenkern, wieder in zwei gleiche Theile. Die Theilung erfolgt dieses Mal aber in der Richtung der Queraxe, und die beiden Theilstücke rücken nach den Enden der Zelle. Ich habe mehrere solcher Stadien in den Darmblutgefässen eines sehr stark inficirt gewesenen Frosches gefunden. Die beiden Vacuolen, diese Gradmesser für die mehr oder minder weit vorgeschrittene Entwicklung der Fortpflanzungsstadien von *Lankesterella minima*, waren gar nicht mehr zu bemerken. Die Makrogameten lagen zum Theil schon ausserhalb der rothen Blutkörperchen. Auf die Zweitheilung des Kerns folgt dann eine multiple Theilung der Kernhälften. Die Chromatinkörnchen vertheilen sich wieder in ähnlicher Weise, wie wir es früher schon bei den Mikrogametocyten gesehen haben, unregelmässig im Makrogameten. Solche Makrogameten fanden sich nicht selten im Blute der Darmgefässe. Sie gleichen bei oberflächlicher Betrachtung ziemlich den Mikrogametocyten. Sie sind jedoch bei genauer Beobachtung von diesen leicht durch ihre Form, ihre Grösse und schliesslich durch die Grösse ihrer Chromatinkörnchen zu unterscheiden. Voraussichtlich wird der Vorgang so sein, dass die Makrogameten bald nach ihrer Befruchtung die Blutkörperchen an einer günstigen Stelle verlassen, als Ookineten in die Blutgefässe des Darms wandern, in die Darmepithelien eindringen, um sich dort abzurunden und mit einer Cyste zu umgeben. Schon bevor ich die geschlechtliche Fortpflanzung der *Lankesterella* kannte, befestigte sich in mir durch ein gelungenes Experiment die Ansicht, dass sich *Lankesterella* auf dem Wege des Verdauungscanals weiter verbreite.

Ich hatte am 6. Juni 1899 12 Wasserfrösche untersucht, von denen einer mit *Lankesterella* behaftet war. Die übrigen 11 isolirte ich. Am 21. Juni fand ich bei einem Frosch eine starke Invasion von *Lankesterella*. Darauf nahm ich 4 von den nicht inficirt gewesenen 11 Fröschen, untersuchte sie noch einmal und fand, dass sie auch dieses Mal frei von *Lankesterella* waren. An 3 dieser Frösche verfütterte ich die Milz, die Leber und den grössten Theil des Darmcanals, an den 4. nur Musculatur des inficirten Frosches. Das überraschende Ergebniss der am 2. Juli vorgenommenen Untersuchung war, dass die 3 mit den Bauchorganen gefütterten Frösche *Lankesterella* aufwiesen, während der nur mit Musculatur gefütterte keine hatte. Die später vorgenommene Untersuchung von Darminhalt aus demselben Darm, der zur Verfütterung benutzt worden war, ergab das Vorhandensein von Cysten. Diese Cysten, welche ich später bei reichlicher Infection öfter im Darminhalt gefunden habe, sind kuglige Gebilde, die

einen Durchmesser von durchschnittlich  $7 \mu$  haben. Sie sind von einer stark lichtbrechenden Membran umgeben. Ob die Abrundung der Makrogameten zur Cyste in derselben Weise erfolgt wie bei den Schizonten, habe ich nicht beobachten können. Die Oocysten von *Lankesterella* enthalten, wie die von *Plasmodium malariae*, keine secundären Cysten, Sporocysten. Vielmehr ähneln sie in ihrem innern Bau den Schizonten. *Lankesterella* erweist sich also auch durch den Bau ihrer Cysten als echte Hämosporidie, und ihre Cysten sind durch den Mangel der Sporocysten leicht von Coccidiencysten zu unterscheiden. Die Cystenhülle scheint sich nicht durch besonders starre Beschaffenheit auszuzeichnen, denn ich fand einmal bei 3 Cysten, die schon eine dicke Hülle um sich gebildet hatten, die sonst runde Form verzerrt. Das Plasma ist im Innern der Cyste gleichmässig vertheilt; es hat seine starken Granulationen und Einschlüsse verloren und ist homogen geworden. Die Chromatinkörnchen des frühern Copulationskerns haben sich über die Oberfläche der Oocyste vertheilt. Die Abgrenzung der Sporoblasten und deren Zerfall zu Sporozoiten konnte bisher nicht beobachtet werden. Dagegen glaube ich ausgebildete Sporozoiten gesehen zu haben. Ich fand nämlich im Blut eines Frosches in ziemlicher Anzahl Lankesterellen von  $5-6 \mu$  Länge und ungemein schlanker, spindelförmiger Gestalt, die ganz den Sporozoiten des *Plasmodium malariae* ähnelten, wie sie z. B. CELLI u. GRASSI abbilden. In der Mitte trugen sie einen Chromatinfleck, der wegen der Schmalheit der Sporozoiten die ganze Breite desselben einnahm. Das Plasma war, wie das der jungen Merozoiten, homogen.

Ein Unterschied zwischen der Schizonten- und Oocystenbildung besteht darin, dass beim Schizonten der Kern so lange in Ruhe bleibt, bis die Zelle sich abgerundet hat, während sich in dem befruchteten Makrogameten, schon bevor er sich zur Oocyste umwandelt, die Kerntheile über die Zelloberfläche zerstreut haben. Ich fand im Ganzen nur etwa 20 Cysten. Darüber wird sich niemand, der mit den Verhältnissen vertraut ist, wundern. Es ist sehr schwer, aus dem Gewirr von allen möglichen Elementen, die der Ausstrich eines Froschdarmes darbietet, die kleinen Cysten herauszufinden. Die Oocysten lagen zum Theil schon frei im Darminhalt, zum andern Theil waren sie noch umgeben von einer Epithelzelle, die meistens schon ihre deutlichen Contouren verloren hatte. Ob die Cysten eine Hypertrophie der von ihnen bewohnten Epithelzelle verursachen, kann ich nicht mit Sicherheit sagen. Wohl aber drängen sie den Kern ihrer Wirthszelle an die Seite. Ich fand die beschriebenen Cysten nur im Darm. Zwar sah

ich einmal in einem Leberausstrich auch eine solche, doch liess sich vermuthen, dass sie durch Vermischung des Ausstrichs mit Darminhalt dorthin gelangt war. In unmittelbarer Nähe lagen nämlich Sarcinen und andere Bakterien in grosser Zahl, die nur aus dem Darm herühren konnten. Unmöglich wäre es allerdings nicht, dass auch in der Leber und den Nieren sich Cysten bildeten, die dann durch die Ureteren oder den Ductus choledochus weiter befördert würden. Solche Cysten, wie LABBÉ sie beschreibt und abbildet, habe ich niemals gesehen; sie scheinen mindestens nicht zum Entwicklungsgang der *Lankesterella minima* zu gehören. Ob ein bestimmter Darmabschnitt bei der Cystenbildung bevorzugt wird, habe ich nicht feststellen können. Die Sporozoiten scheinen sich langsam zu entwickeln, denn eine Cyste, die ich im Kothe des Rectums fand, zeigte noch keine deutliche Abgrenzung der Sporozoiten. Für die Färbung der Cysten eignen sich, wie es scheint, verdünnte Hämatoxylinlösungen, die ich bis zu 15 Stunden einwirken liess, besser als die schnellere Färbung mit gesättigten Lösungen. Bei guter Färbung färbt sich das Plasma der Cyste hell-, die Chromatinkörnchen dagegen wieder tief dunkelviolett.

Zum Fixiren der Darmausstriche eignet sich die Trockenmethode (Durchziehen durch den BUNSEN-Brenner oder Trocknen auf der erhitzten Kupferplatte) gar nicht. Es ist vielmehr nur zu empfehlen, die frischen Präparate gleich in eine erwärmte Fixirungsflüssigkeit, z. B. in das schon Anfangs erwähnte Gemisch von wässriger Sublimatlösung und absolutem Alkohol fallen zu lassen. Bei der Trockenmethode treten nur gar zu leicht Schrumpfungen der Cysten ein, wie ich zu meinem Bedauern an so behandelten Darmausstrichen erfahren musste, die Cysten ziemlich reichlich enthielten. Ich habe später nie wieder so reichlich Cysten gefunden wie jene Präparate sie enthielten. Sie stammten von einem Frosch, in dessen Blut sich auch massenhaft Stadien der geschlechtlichen Fortpflanzung fanden.

### Die Infection der Frösche mit *Lankesterella minima*.

Der vorher geschilderte, gelungene Infectionsversuch liess mich vermuthen, dass die Weiterverbreitung der *Lankesterella* auf dem Wege des Verdauungstractus zu Stande komme. Theoretische Erwägungen befestigten die Ansicht, dass es kaum eine andere Möglichkeit gäbe. Dass Frösche von stechenden Insecten, etwa Mücken, heimgesucht werden, ist nicht beobachtet worden. Luftinfection kann

ebenfalls keine Rolle spielen. Pferdeegel (*Aulostomum*) saugen zwar Fröschen Blut aus, sie werden aber von andern Fröschen nicht verzehrt. Auch die Vermuthung, dass die Weiterverbreitung der *Lankesterella* sich vielleicht so erklären lasse, dass die nicht inficirten Frösche kleinere inficirte fressen, ist mehr denn unwahrscheinlich. Es liesse sich dann gar nicht erklären, wie kleine, einjährige Frösche die Hämosporidien erwerben, da ganz junge Frösche keine Lankesterellen haben. Dass Frösche kleinere Anverwandte fressen, ist allerdings Thatsache. Schwierig ist es ja, sich vorzustellen, wie die Cysten, die mit den Faeces das Wirthsthier verlassen haben, auf andere Frösche übertragen werden. Am plausibelsten wäre es, anzunehmen, dass die aus dem Darm des Frosches heraus beförderten Cysten zusammen mit dem Darminhalt von Kaulquappen gefressen werden. Auf die künstliche Infection der Kaulquappen hatte ich grosse Hoffnungen gesetzt, doch schlugen diese gänzlich fehl. Ich habe mehrfach Larven des Wasserfrosches mit dem Darminhalt und dem abgekratzten Darmepithel stark inficirter Frösche gefüttert, ohne dass es mir gelungen wäre, bei der 9—14 Tage später vorgenommenen genauen Untersuchung des Blutes und der Organe der gefütterten Froschlarven Lankesterellen zu finden. Nun könnte man vielleicht annehmen, dass in den Froschlarven, bei denen sich auch keine spontane Infection mit *Lankesterella* vorfand, die Cysten oder die Sporozoiten in ein Latenzstadium eintreten und sich erst weiter entwickeln, wenn die Larve zum Frosch geworden ist. Aber auch bei jungen Fröschen konnte ich, ebenso wie KRUSE, keine Lankesterellen finden. Schliesslich wüsste ich auch nicht, wozu die Lankesterellen bis in den October hinein Cysten produciren, zu einer Zeit, wo es keine Froschlarven mehr giebt. Unerklärlich wäre es dann auch, dass es gelang, durch Verfütterung des Darmes und Darminhalts stark inficirt gewesener Frösche andere Frösche zu inficiren. Oder, soll man annehmen, dass in diesem Falle das Latenzstadium ausbliebe? Andererseits ist es auch wieder unwahrscheinlich, dass so sehr ihrem Wirthsthier angepasste Parasiten längere Zeit als selbständige Wesen im Freien leben könnten.

Dass manche Oertlichkeiten die Weiterverbreitung der *Lankesterella* begünstigen, andere sie fast ganz verhindern, habe auch ich ausgezeichnet beobachten können. Die Verhältnisse liegen hier ganz ähnlich wie auch sonst in der Parasitenwelt. Aufenthaltsorte, welche auf möglichst wenig Raum möglichst viele Lebewesen beherbergen, begünstigen am meisten die Uebertragung. So beherbergten von 5 Fröschen, die ich in einem kleinen, flachen, dicht bewachsenen

Wiesengraben fing, 4 die *Lankesterella*. Dagegen musste ich zu meinem Bedauern erfahren, dass die vielen von mir untersuchten Seefrösche, Angehörige jener grossen Varietät des Wasserfrosches, die an den grössern Gewässern (Flüssen und Seen) Brandenburgs und Pommerns lebt, stets frei von *Lankesterella* waren. Auch alle untersuchten Exemplare des gewöhnlichen Wasserfrosches, die aus der Oder, in der Nähe Stettins, stammten, liessen unsere Hämosporidie vermischen. Es ist wohl nicht anzunehmen, dass alle Frösche aus solchen Flussgebieten frei von *Lankesterella* sind, jeden Falls aber ist aus dem Untersuchungsergebniss zu entnehmen, dass die grossen Wasserläufe, zumal wenn sie noch Strömung haben, viel weniger günstig für die Ausbreitung des Parasiten sind.

### Die verschiedenen Arten der Gattung *Lankesterella* im Frosche.

Beim Wasserfrosch kommen wenigstens 2 Arten von *Lankesterella* vor, nämlich die *Lankesterella minima* CHAUSSAT [Synonym: 1) *Drepanidium ranarum* LANKESTER, 2) *Lankesterella princeps* LABBÉ, 3) *Laverania ranarum* GRASSI, 4) *Dactylosoma splendens* LABBÉ] und *Lankesterella monilis* LABBÉ. LAVERAN bestreitet die Selbständigkeit dieser beiden Arten. Das ist gewiss verfehlt. Ich habe ein ganzes Jahr lang nur *Lankesterella minima* zu Gesicht bekommen und stets nur dieselbe Kernstructur und Bewegungsart bei ihr gesehen. Als ich dann im letzten Sommer bei einem Frosch eine Invasion von *Lankesterella monilis* fand, erkannte ich sie nach der Beschreibung LABBÉ's sogleich mit allen ihren Eigenthümlichkeiten. Gewiss wird es schwer sein, die jungen Stadien beider Lankesterellen, wenn sie neben einander vorkommen, von einander zu unterscheiden. Aber es wäre ungerechtfertigt, deshalb die Artselbständigkeit der *Lankesterella monilis* in Abrede zu stellen. *Lankesterella monilis* unterscheidet sich durch ihre keulenförmige Gestalt, ihren bläschenförmigen Kern mit Membran, die Einschnürungen ihres Körpers bei der Bewegung und durch den Mangel der Vacuolen von *Lankesterella minima*. Im ganzen Entwicklungsgang der letztern kommt kein Stadium vor, das der *Lankesterella monilis* gleicht. Das *Drepanidium magnum* GRASSI's (Syn. *Haemogregarina magna*) ist wahrscheinlich eine dritte Art. Ausgeschlossen scheint es mir dagegen nicht, dass es das Makrogametenstadium von *Lankesterella monilis* ist.

Meine Beobachtungen beziehen sich, wie schon früher gesagt, nur

auf die kleine Art, welcher nach dem Prioritätsgesetz allein der Name *Lankesterella minima* zukommt.

Es ist mir schliesslich eine angenehme Pflicht, nach zwei Seiten hin meinen ergebensten Dank auszusprechen. Er gilt zunächst Herrn Geh. Regierungsrath Prof. Dr. F. E. SCHULZE für die gütige Ueberlassung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut der Berliner Universität und das grosse Interesse, welches er dem Fortschreiten der Arbeit widmete. Nicht minder schulde ich Herrn Privatdocenten Dr. SCHAUDINN Dank für die Anregung zur Bearbeitung des Themas und die vielfachen bewährten Rathschläge und technischen Winke, welche er mir zukommen liess.

### Literaturverzeichniss.

- 1) ARNDT, Untersuchungen an den rothen Blutkörperchen der Wirbelthiere, in: Arch. pathol. Anat., V. 13, 1881, p. 16.
- 2) BÜTSCHLI, Einige Bemerkungen über die rothen Blutkörperchen des Frosches und Tritons, in: Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M., 1876, p. 49.
- 3) —, „Sporozoa“, in: BRONN, Class. Ordn., V. 1, Abth. 1, 1880—1882.
- 4) CELLI u. SAN FELICE, Ueber die Parasiten der rothen Blutkörperchen im Menschen und in Thieren, in: Fortschr. Medicin, 1891, No. 12—14.
- 5) CELLI, Die Malaria nach den neuesten Forschungen, deutsch von KERSCHBAUMER, 1900.
- 6) CHAUSSAT, Des Hématozoaires. Thèse pour le doctorat en médecine, Paris 1850. (Vorhanden in der Universitätsbibliothek zu Strassburg.)
- 7) DANILEWSKI, Die Hämatozoen der Kaltblütler, in: Arch. mikrosk. Anat., 1885.
- 8) —, Zur Parasitologie des Blutes, in: Biol. Ctrbl., 1886, p. 529.
- 9) EIMER, Ueber die ei- oder kugelförmigen sogenannten Psorospermien der Wirbelthiere, Würzburg 1870.
- 10) GABRITSCHESKY, Contribution à l'étude de la parasitologie du sang. in: Ann. Inst. PASTEUR, V. 4, 1890, p. 440—445.
- 11) GAULE, Ueber Würmchen, welche aus Froschblutkörperchen auswandern, in: Arch. Anat. Physiol. (Physiol. Abth.), 1880, p. 56.
- 12) —, Die Beziehungen der Cytozoen (Würmchen) zu den Zellkernen, ibid. 1881, p. 297—316.
- 13) —, Kerne, Nebenkerne und Cytozoen, in: Ctrbl. medic. Wiss., 1881, No. 31.
- 14) —, Ueber die Bedeutung der Cytozoen für die Bedeutung der thierischen Zellen, in: Tagebl. 58. Vers. D. Naturf. Aerzte, 1885, p. 211—214.

- 15) GRASSI e FELETTI, Contribuzione allo studio dei parassiti malarici, in: Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania, V. 5, 1892.
- 16) — e DIONISI, Il ciclo evolutivo degli Emosporidi, in: Rendic. Accad. Lincei, V. 7, Fasc. 11, 2. Sess., 1898, p. 308—313.
- 17) KRUSE, Ueber Blutparasiten, in: Arch. pathol. Anat., 1890, p. 541—560.
- 18) LABBÉ, Recherches zoologiques et biologiques sur les parasites endoglobulaires du sang des Vertébrés, in: Arch. Zool. expér. gén., 1894, p. 66—104.
- 19) —, Sporozoa, in: Tierreich, 1899, p. 73—75.
- 20) LANKESTER, On Undulina, the type of a new group of Infusoria, in: Quart. J. microsc. Sc., (N. S.) V. 11, 1871, p. 387.
- 21) —, On Drepanidium ranarum, the cell-parasite of the frog's blood and spleen (GAULE's Würmchen), *ibid.* (N. S.) V. 22, 1882, p. 53—65.
- 22) LAVERAN, Contribution à l'étude de Drepanidium ranarum, in: CR. Soc. Biol. Paris, 1898, p. 977—980.
- 23) —, Les Hématozoaires endoglobulaires (Haemocytozoa), Sonderabdruck, 1899.
- 24) LIEBERKÜHN, Ueber Psorospermien, in: Arch. Anat. Physiol., V. 21, 1854, p. 1—24.
- 25) MITROPHANOW, Beiträge zu Kenntniss der Hämatozoen, in: Biol. Ctrbl., V. 3, 1883/84.
- 26) PFEIFFER, L., Die Protozoen als Krankheitserreger, sowie der Zellen- und Zellkernparasitismus derselben bei nicht bakteriellen Infektionskrankheiten des Menschen, 1891, p. 85.
- 27) PLATNER, Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung, in: Arch. mikrosk. Anat., 1886, p. 349—369.
- 28) —, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung, *ibid.* 1889, p. 190.
- 29) SCHAUDINN, Ueber den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1899, No. 7.
- 30) —, Der Generationswechsel der Coccidien und Hämosporidien, in: Zool. Ctrbl., 1899, No. 22.
- 31) —, Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien, in: Zool. Jahrb., V. 13, Anat., 1900.
- 32) VULPIAN, Note sur les Hématozoaires de la grenouille commune, in: CR. Soc. Biol. Paris, 1854, p. 123.
- 33) WALLERSTEIN, Ueber Drepanidium ranarum, Inaug.-Dissert., Bonn 1882.
- 34) v. WASIELEWSKI, Sporozoenkunde, ein Leitfaden für Aerzte, Thierärzte und Zoologen, Jena 1866.
- 35) ZIEMANN, Ueber Malaria- und andere Blutparasiten, Jena 1898.

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 36.

Alle Figuren wurden hergestellt mit Hilfe eines Zeichenapparats von WINKEL-Göttingen. Es wurde ein Mikroskop von SEIBERT (Oelimmersion, Ocular 8) benutzt. Vergrößerung bei Verwendung der angegebenen Linsen etwa 2250 : 1. Die abgebildeten Figuren sind nach Dauerpräparaten gezeichnet, die mit Hämatoxylin gefärbt waren.

Fig. 1. Im Stroma des Blutkörperchens 2 jüngere Merozoiten. Ausserhalb (rechts oben) ein ganz junger Merozoit.

Fig. 2. Ein fast ausgewachsener Merozoit.

Fig. 3. Ein ausgewachsener Merozoit, der sich zur Schizontenbildung anschickt.

Fig. 4. Die Abrundung des Schizonten ist fast vollendet. Nur eine Nahtlinie zeigt noch an, wo die Vereinigung der Körperenden stattgefunden hat.

Fig. 5. Ein völlig abgerundeter Schizont. Der Kern ist noch unverändert. Eine Vacuole ist noch vorhanden.

Fig. 6. Im Schizonten haben sich die Chromatinkörnchen unregelmässig vertheilt.

Fig. 7. Die Chromatinkörnchen sind in diesem Falle im Schizonten regelmässig und mehr peripher angeordnet. Dieser Schizont würde bei weiterer Entwicklung wahrscheinlich die „Gänseblümchenform“ angenommen haben.

Fig. 8. Ein freier Schizont aus der Milzpulpa.

Fig. 9. Ein Schizont aus der Milzpulpa, kurz vor seinem Zerfall in Merozoiten.

Fig. 10. Ein weniger weit vorgeschrittenes Stadium in „Gänseblümchenform“.

Fig. 11. Ausgewachsener Mikrogametoblast.

Fig. 12. Mikrogametoblast, bei dem sich das Chromatin des Kerns unregelmässig vertheilt hat.

Fig. 13. Mikrogametocyte, von der sich rechts ein Mikrogamet abgeschnürt hat. Links beginnt die Bildung eines zweiten, gekennzeichnet durch Erhebung eines kleinen Buckels über die Oberfläche der Mutterzelle.

Fig. 14. Ausgewachsener Makrogamet.

Fig. 15. Der Kern des Makrogameten hat sich in zwei Hälften getheilt.

Fig. 16. Die Kernhälfte an der Concavseite zerfällt.

Fig. 17. Die zerfallene Kernhälfte wird ausgestossen.

Fig. 18. Ein Makrogamet, der seine eine Kernhälfte ausgestossen hat. Die Vacuolen sind an die Convexseite gerückt. Ein schnurgerader Weg führt auf die zurückgebliebene Kernhälfte zu. Ein Mikrogamet liegt in der Nähe der Concavseite des Makrogameten.

Fig. 19. Ein Mikrogamet hat sich an die Concavseite des Makrogameten angelegt.

Fig. 20. Ein Mikrogamet ist in das Innere des Makrogameten eingedrungen und liegt in der Nähe des Kerns.

Fig. 21. Der Copulationskern hat sich in der Richtung der Queraxe getheilt. Die Vacuolen sind verschwunden.

Fig. 22. Ein gleiches Stadium, frei, aus dem Darmblut.

Fig. 23. Makrogamet aus dem Darmblut. Das Chromatin des Kerns hat sich regellos vertheilt.

Fig. 24. Oocyste, in einer Epithelzelle des Darmes.

Fig. 25. Oocyste aus dem Rectum.

Fig. 26. 3 Sporozoitcn.

Enteroxenos östergreni,  
ein neuer, in Holothurien schmarotzender Gastropode.

Von

**Kristine Bonnevie,**

Conservator an der Universität Christiania.

---

Hierzu Tafel 37—41 und 6 Textfiguren.

**Einleitung.**

Der in der vorliegenden Abhandlung beschriebene Parasit *Enteroxenos östergreni* ist eine neue Art der in Holothurien lebenden ento-parasitischen Gastropoden. Er findet sich in der Leibeshöhle bei *Stichopus tremulus*, mit dem einen Ende an der Darmwand dieses Thieres befestigt.

Er wurde zum ersten Mal von Herrn HJALMAR ÖSTERGREN beobachtet, der im Sommer 1896 bei einem Aufenthalt an der biologischen Station in Bergen eine Revision der Holothurien Norwegens vorgenommen hat.

Im Sommer 1897 kam Herrn Dr. JOHAN HJORT bei einer Untersuchung über *Stichopus tremulus* an der biologischen Station in Dróbak derselbe Parasit zu Gesicht.

Unabhängig von einander gelangten beide Forscher durch eine vorläufige Untersuchung der Eier und Larven im Innern des Parasiten zu dem Resultat, dass dieser ein Gastropode sei. Aber wegen verschiedener hindernder Umstände hatte keiner von ihnen die Gelegenheit, auf eine weitere Untersuchung dieses eigenthümlichen Parasiten einzugehen; dagegen haben sie in den folgenden Sommern, jeder für sich, ein grosses Material dieser Gastropodenart gesammelt.

Herr Dr. HJORT hatte hierzu reiche Gelegenheit während seiner Fischereiuntersuchungen im Kristianiafjord und an der Westküste Norwegens, und seine Sammlung war auch besonders werthvoll, da sie nicht allein eine grosse Menge geschlechtsreifer Thiere, sondern auch eine ansehnliche Reihe von Exemplaren in den verschiedenen Stadien enthielt,

welche sowohl ihren embryonalen als auch ihren postembryonalen Entwicklungsgang klar darstellen.

Doch musste Herr Dr. HJORT in Folge zu grosser anderweitiger Inanspruchnahme auf eine Bearbeitung seines interessanten Materials selbst verzichten und bat in Folge dessen mich um die Uebernahme derselben — ein Anerbieten, das ich mit grösster Freude und Bereitwilligkeit annahm und für welches ich auch an dieser Stelle Herrn Dr. HJORT meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Ausser dem erwähnten Material stand mir auch eine Partie Larvenstadien zur Verfügung, die Herr ÖSTERGREN die Güte hatte mir zu überlassen, für welche Liebenswürdigkeit ich bei dieser Gelegenheit mir erlaube ihm bestens zu danken.

Meine Untersuchungen, die ich im Herbst 1899 angefangen hatte, waren im September 1900 in so weit vollendet, als das vorhandene Material eine vollständige Untersuchung gestattete; es war aber leider nicht auf allen Punkten zureichend, und die Entscheidung einzelner interessanter Fragen muss ich daher offen lassen, bis ich einmal die Gelegenheit habe, mit frischem Material die Untersuchung zu wiederholen.

Als ich mich vor der Veröffentlichung dieser Abhandlung eine Zeit in Würzburg aufhielt, war Herr Professor BOVERI so liebenswürdig, mein Manuscript durchzulesen, und ich erlaube mir, auch an dieser Stelle ihm meinen besten Dank sowohl dafür als auch für seine werthvollen Bemerkungen und Rathschläge auszusprechen.

## Capitel I.

### Der Bau des geschlechtsreifen *Enteroxenos*.

Wie schon erwähnt, findet sich der *Enteroxenos östergreni* in der Leibeshöhle bei *Stichopus tremulus*. Oeffnet man diese durch einen Schnitt parallel zur Längsaxe der Holothurien, so zeigen sich die Parasiten als lange, wurmförmige Säcke von weisser oder gelblicher Farbe, die theils an der Darmwand befestigt sind, theils auch in der Leibeshöhle frei liegend vorkommen. Bei einer Untersuchung grosser Mengen von *Stichopus tremulus* tritt dieser Parasit durchschnittlich nur bei jedem zehnten Exemplar auf, aber dafür kommt nicht selten eine beträchtliche Anzahl von Individuen des *Enteroxenos* in ein und demselben Wirthsthier vor, so dass die Menge der Parasiten bis zu 75 Proc. der eingesammelten Holothurien steigen kann<sup>1)</sup>.

1) In Bergen fand ich z. B. diesen Sommer bei 19 *Stichopus*-Exemplaren im Ganzen 13 Individuen des *Enteroxenos*.

Ihre glatte Oberfläche weist keine sichtbare Oeffnung auf (Taf. 37, Fig. 1—5). Die Länge ist sehr verschieden, und gewöhnlich liegen nur die grössten (10—15 cm lang) frei in der Leibeshöhle, während die kleinern an der Darmwand haften, und zwar pflegt diese Befestigung um so kräftiger zu sein, je kleiner der Parasit ist. Auffallend ist auch, dass die Parasiten sich nie gleichmässig über die ganze Darmwand des Wirthes vertheilen, sondern vorzugsweise an dem Vorderende des Darmes festsitzen, also an dem Theil, welcher zurückbleibt, wenn der ganze übrige Darmcanal ausgeworfen wird, was bekanntlich in Folge einer jeden grössern Irritation der Holothurien geschieht.

Nur ausnahmsweise stösst man auf *Enteroxenos*, die an andern Partien der Wände der Leibeshöhle befestigt sind, z. B. an der Kloake, an den Wasserlungen und am Eileiter.

Was die äussere Gestalt des *Enteroxenos* betrifft, so ändert sie sich mit der Grösse des Thiers. Die eben geschlechtsreifen Individuen besitzen eine Länge von 6—8 cm bei einem durchschnittlichen Querschnitt von 4—5 mm. Die Oberfläche ist glatt, weiss und undurchsichtig, der Körper rund, ohne wesentliche Unregelmässigkeiten, sein hinteres Ende etwas schmaler werdend und gleichförmig abgerundet, während nach vorn der Querschnitt des Körpers unverändert bleibt, bis er in geringer Entfernung vom Vorderende plötzlich so sehr abnimmt, dass das Thier durch einen dünnen, 1—2 mm langen Stiel an dem Darm der Holothurien befestigt ist.

Mit dem Wachsthum des Parasiten wird dieser Stiel immer länger und dünner, die Verbindung mit der Holothurie also eine immer schwächere, während gleichzeitig die Oberfläche des Parasiten mehr Unregelmässigkeiten aufweist. Es bilden sich oft stark aufgetriebene Partien, deren Hautbedeckung dünn und durchsichtig oder jeden Falls durchscheinend ist und welche durch schmalere cylindrische Theile von einer dicht weissen oder gelblichen Farbe mit einander verbunden sind. Diese blasenförmigen Anschwellungen treten ganz unregelmässig auf und werden durch localisirte Muskelcontractionen des Thiers verursacht. Indem sich nämlich das Thier an verschiedenen Stellen contrahirt, werden die zwischenliegenden Partien stark ausgedehnt, weil sie die ganze Menge der Körpersäfte in sich aufnehmen müssen.

Bei dem lebenden *Enteroxenos* beobachtet man, wie diese Blasen theils verschoben werden, theils eine Aenderung ihrer Spannung erfahren, je nachdem die Contraction der zwischenliegenden Partien variirt,

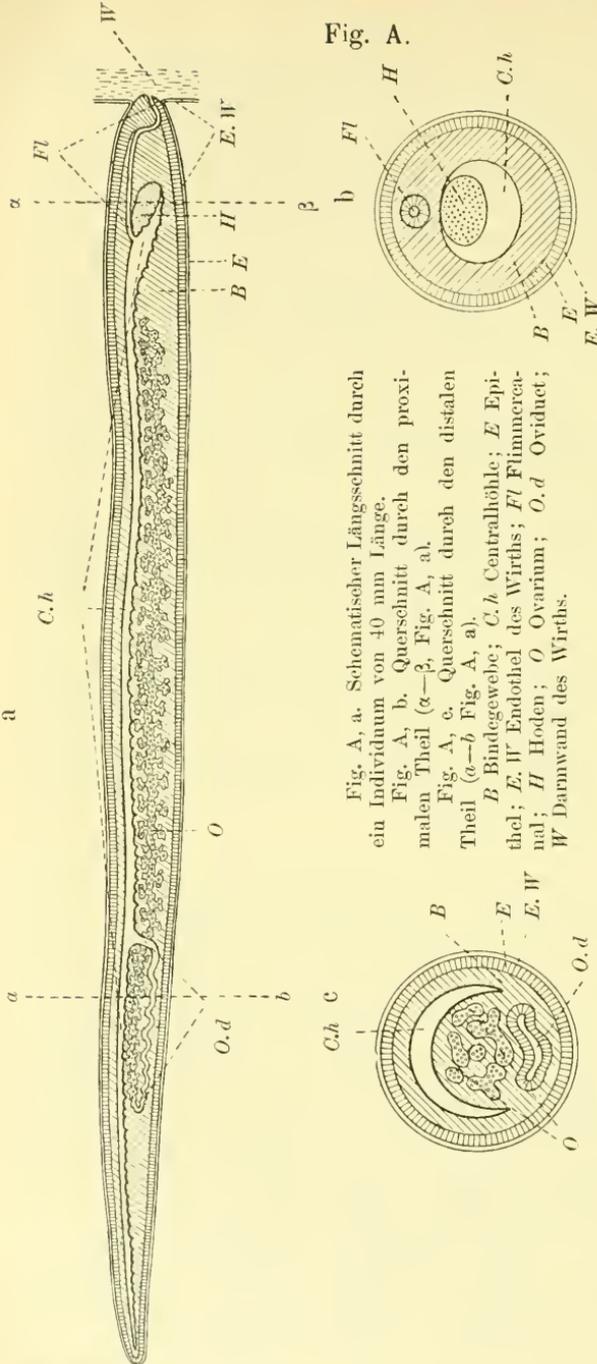


Fig. A.

Fig. A, a. Schematischer Längsschnitt durch ein Individuum von 40 mm Länge.

Fig. A, b. Querschnitt durch den proximalen Theil ( $\alpha$ - $\beta$ , Fig. A, a).

Fig. A, c. Querschnitt durch den distalen Theil ( $\alpha$ - $\beta$  Fig. A, a).

B Bindegewebe; C, h Centralhöhle; E Epithel; E, W Endothel des Wirths; Fl Flimmercanal; H Hoden; O Ovarium; O, d Oviduct; W Darmwand des Wirths.

Alle Aenderungen vollziehen sich sehr langsam, fast unmerkbar, wie auch die übrigen Lebensäusserungen des Thiers, die in schwachen Krümmungen oder in einem langsamen Heben oder Senken der äussersten Enden bestehen.

Die Anatomie der erwachsenen Thiere <sup>1)</sup> ist sehr einfach. Man findet in ihrem Innern ein grosses Lumen, (die „Centralhöhle“), welches sich vom distalen, abgerundeten Ende des Thiers an proximalwärts bis in die Nähe der Festheftungsstelle erstreckt.

Der proximale Theil des Parasiten erscheint bei einer makroskopischen Untersuchung compact; beobachtet man aber Schnittserien, so findet man ihn von einem engen, excentrisch, aber parallel zur Längsaxe verlaufenden „Flimmercanal“ durchzogen.

Dieser Canal mündet am festgehefteten Ende des Thiers an der Oberfläche und endigt andererseits in der schon erwähnten innern Höhle. Ausser diesem Canal, der bei den grössten Indivi-

1) Der leichtern Orientirung wegen werde ich bei der folgenden Beschreibung der Anatomie des *Enteroxenos* immer eine Lage des

duen (15 cm lang) nur eine Länge von 5 mm erreicht, sind bei diesem Schmarotzer keine andern Organe nachweisbar als der hermaphroditische Generationsapparat. — Das Ovarium stellt sich dar als ein langes Rohr, welches sich in vielfachen Krümmungen, überall mit kurzen Ausbuchtungen versehen, zwischen der Centralhöhle und der äussern Wand ausbreitet. Das Rohr, welches blind beginnt, erstreckt sich an der untern Seite des Thiers entlang bis in die Nähe des distalen Endes. Hier biegt das Ovarium wieder proximalwärts um und geht bald in einen stark gekrümmten, aber nicht verzweigten Oviduct über. Dieser mündet etwa an der Grenze des zweiten und dritten Drittels in die Centralhöhle ein.

Der Hoden befindet sich im proximalen Theil des innern Hohlraums, parallel zur Längsaxe des Individuums verlaufend. Seine Länge beträgt 2—3 mm, und er ist von einer ausserordentlich dünnen und weichen Haut bekleidet, an welcher keine Oeffnung sichtbar ist. Seine Producte werden, wie die des Ovariums, in die Centralhöhle des Thiers entleert.

Bei Individuen von 6—8 cm Länge sind die Genitalorgane am stärksten entwickelt, da sie hier gerade vor ihrer Entleerung stehen.

Die Ovarialregion ist zu dieser Zeit stark angeschwollen und presst die Centralhöhle fast ganz zusammen, so dass diese bei einem Querschnitt das Bild eines ganz schmalen, halbmondförmigen Zwischenraums zwischen der stark verdickten Ovarialwand einerseits und dem dünnen Ueberzug andererseits darbietet (s. Fig. A, c).

Zu derselben Zeit zeigt sich auch die dünne Haut der Hoden stramm ausgespannt und ihr Lumen mit reifen Spermatozoen gefüllt. Eier und Spermatozoen werden ungefähr gleichzeitig entleert. Doch findet man auch zuweilen Individuen, bei denen die Centralhöhle mit noch unbefruchteten Eiern ausgefüllt ist, während andererseits, wenn auch selten, der Fall vorkommt, dass die Spermatozoen sich schon frei in der Centralhöhle bewegen, während die Eier sich noch im Ovarium befinden.

Die Befruchtung geht also in der Centralhöhle vor sich, und bei den ältern Parasiten wird man diese immer voll Eier oder Larven in verschiedenen Entwicklungsstadien vorfinden, während das Ovarium

---

Parasiten, wie Fig. A sie darstellt, voraussetzen, und wenn ich von „proximal“ und „distal“, „oben“ und „unten“ spreche, sind die Bezeichnungen auf diese Figur zu beziehen.

nach der Entleerung geschrumpft ist und nur wie eine kaum sichtbare Verdickung an der einen Seite der Centralhöhle zum Vorschein kommt.

Eier und Larven treten nicht frei in der Centralhöhle auf, sondern sie sind durch dünne Schleimhüllen zu Kugeln gruppirt, von denen jede eine grosse Anzahl Eier enthält (40—60), während diese Kugeln ihrerseits alle in einer schleimigen Masse eingebettet liegen, welche sie zu einer laugen, ununterbrochenen Schnur (von 2—3 mm Querschnitt) verbindet. Diese letztere füllt in vielfachen Windungen entweder die ganze Centralhöhle aus oder auch nur die eventuell vorhandenen Auftreibungen derselben.

Bevor ich jetzt zur Darstellung des histologischen Baues des *Enteroxenos* übergehe, will ich im voraus bemerken, dass mein Material keine ganz befriedigende Behandlung dieses Abschnitts erlaubt. Speciell ist das, was ich in Betreff der Structur der einzelnen Zellen mittheilen kann, nur mangelhaft.

Bei einer Betrachtung der Histologie des *Enteroxenos* wird es zweckmässig sein, folgende Eintheilung zu machen: äusserer Ueberzug, Auskleidung der Centralhöhle, Flimmercanal, Generationsorgane und Bindegewebe.

a) Der äussere Ueberzug (Taf. 37, Fig. 8 u. 9) zeigt sich bei dem vollständig ausgewachsenen Individuum aus 3 wesentlich verschiedenen Schichten zusammengesetzt, und bei einer genauern Untersuchung sieht man — wie unten gezeigt werden soll —, dass von diesen 3 Schichten nur die 2 innern dem Parasiten angehören, während die äusserste in gewissen Gewebeelementen des Wirthsthiers ihren Ursprung hat, — dass also der Parasit über seine ganze Oberfläche hin noch von einem dem Wirth angehörigen Ueberzug bekleidet ist.

Wenn ich bei der Beschreibung der histologischen Verhältnisse des *Enteroxenos* auch diesen Ueberzug mit in dieselbe hineinziehe, so geschieht dies aus dem Grunde, weil man ihn bei jeder Untersuchung des Parasiten antreffen wird und weil er so innig mit dessen eigentlicher Haut verschmolzen ist, dass man bei einer Nichtkenntniss der Ontogenie des *Enteroxenos* sicherlich zu der Ansicht kommen müsste, dass auch die äusserste Zellschicht einen Bestandtheil des Parasiten bilde.

Ich gehe nun zu der nähern Beschreibung der erwähnten Zellschichten über, indem ich dieselben von innen nach aussen betrachten werde.

1) Zu innerst tritt uns die Musculatur der Haut entgegen, eine gut entwickelte Ringmuskelschicht (Taf. 37, Fig. 9 *M*), und unter dieser trifft man auch auf längs verlaufende Fasern, deren Natur nicht genau zu bestimmen ist. Diese beiden Gebilde sind Mesodermbildungen und erreichen ihre volle Entwicklung erst, nachdem der Parasit zur Geschlechtsreife gelangt ist.

2) Die mittlere, aus hohen Epithelzellen bestehende Schicht bildet den wesentlichsten Bestandtheil der Haut. Die Zellen, welche mit ihrer Basis der Ringmuskelschicht aufliegen, sind von etwas verschiedener Höhe, indem sowohl beim einzelnen Individuum in der Nähe des proximalen Endes des Thiers die Schicht höher wird, als auch die Höhe überhaupt mit dem Alter des Parasiten sich ändert, da die Zellschicht bei jungen Exemplaren eine verhältnissmässig weit bedeutendere Mächtigkeit aufweist als bei den ältern Thieren.

Die Zellen dieses Epithels gehören zwei wesentlich verschiedenen Typen an. Die meisten sind hoch und cylindrisch, mit Kernen ungefähr in der halben Höhe der Zellen. Gegen den vordern Theil des Thiers (Taf. 37, Fig. 6 u. 7) sind diese Zellen stark verlängert, und einzelne von ihnen senden hier kürzere und längere Ausläufer in die ausserhalb gelegenen Gewebe hinein; aber sonst ist die Oberfläche dieses Epithels ziemlich gleichförmig und von dem ausserhalb gelegenen scharf abgegrenzt.

Zwischen diesen cylindrischen Zellen sind gleichmässig vertheilt (Taf. 37, Fig. 8 *K*) eine Reihe grosser, keulenförmiger Zellen eingeschaltet, die aber nicht bis an die Oberfläche der Epithelschicht heranzureichen; sie sind in der Regel an der Basis ganz schmal, während sie sich nach oben zu stark erweitern, indem sie die einschliessenden Zellen zur Seite drücken. Ihre Kerne sind auffallend gross, und in ihrem Protoplasma kommt oft eine tropfenähnliche Ansammlung (Fig. 8 *T*) eines stark lichtbrechenden Stoffs zum Vorschein, welche die Grösse der Kerne in den Cylinderzellen erreichen kann und deren Lage innerhalb der Zelle eine beliebige ist, indem sie bald in deren peripherem Theil auftritt, bald unten in den engen Hals an der Zellenbasis zu liegen kommt.

Die Bedeutung dieser keulenförmigen Zellen kenne ich nicht. Ihrer Gestalt nach erinnern sie oft an Drüsenzellen, besitzen aber gar keine Ausfuhröffnung. Die tropfenähnlichen Bildungen in ihrem Protoplasma können bei einzelnen Individuen stark verbreitet gefunden werden, indem man bei ihnen fast in jeder einzelnen Zelle auf eine

solche stösst, während sie andererseits bei andern Individuen gar nicht vorkommen <sup>1)</sup>).

Anscheinend ist ihre Existenz von dem Alter der Individuen abhängig, indem ich sie nur bei mittelgrossen Parasiten vorfand — ungefähr bei Geschlechtsreife des Thiers —, während ich sie bei den jüngsten Individuen niemals und bei den ältesten nur selten gesehen habe.

Alle meine Präparate von diesen ältesten Individuen, in deren Innern mehr oder weniger entwickelte Larven gefunden wurden, lassen erkennen, dass die Epithelschicht hier in Verfall gerathen ist, indem besonders an ihrer Basis eine Menge von Vacuolen in und zwischen den verschiedenen Zellen gebildet sind. Anfangs legte ich diesem Umstand keine Bedeutung bei, weil ich glaubte, dass er der mangelhaften Conservirung des Materials zuzuschreiben sei; aber als ich das Schicksal einiger lebenden Parasiten verfolgte, nachdem sie ihr Wirthsthier verlassen hatten, gelangte ich zur Ueberzeugung, dass die Degeneration des Epithels bei den erwachsenen Parasiten in Wirklichkeit eine physiologische Erscheinung sei.

Ich brachte nämlich die erwähnten Exemplare des *Enteroxenos* sofort in ein Gefäss mit frischem Seewasser, wobei ihre Contractionen und Bewegungen mir die Gewissheit gaben, dass sie noch am Leben waren; aber bei der leichtesten Berührung ihrer Oberfläche theilte sich die Haut in 2 Schichten, indem die äussere sich immer mehr von der unterliegenden loslöste, schliesslich als ein zusammenhängender, weiter Mantel um den wurmförmigen Parasiten liegen blieb und von dessen Contractionen ferner nicht mehr beeinflusst wurde. Bei näherer Untersuchung stellte sich dann heraus, dass diese Spaltung der Haut gerade an der Basis der hohen Epithelzellen eintritt, so dass die durch diese Zellen gebildete Schicht und die unten erwähnte, ausserhalb liegende wegfallen, während die zuerst beschriebene Ringmuskelschicht noch eine zusammenhängende, wenn auch sehr dünne, Haut um die innern Organe bildet.

3) Ausserhalb des eben geschilderten mächtigen Cylinderepithels und dieses überziehend findet sich nun, wie oben erwähnt, noch eine Zellschicht, die bei näherer Beobachtung als aus 2 Lagen zusammengesetzt erscheint und die eigentlich, wie schon hervorgehoben, nicht dem Parasiten, sondern seinem Wirth angehört. Schon bei oberfläch-

---

1) Diese Zellen zeigen in Form und Lage eine gewisse Aehnlichkeit mit den Kolbenzellen bei *Petromyzon*; doch kann ich nicht behaupten, dass auch ihre Function eine ähnliche sei.

licher Betrachtung zeigt sie eine ganz andere Natur als alle übrigen Gewebelemente des *Enteroxenos*, indem die Zellen und Kerne in dieser Schicht, im Gegensatz zu denen der 2 innern Schichten des Parasiten, sehr klein sind und auf wesentlich andere Weise als letztere durch die von mir angewandten Färbemittel beeinflusst wurden<sup>1)</sup>.

Ich habe erwähnt, dass in Wirklichkeit diese Schicht aus 2 getrennten Lagen besteht, wenn man auch durch eine Untersuchung älterer Individuen (Taf. 37, Fig. 9. *A. l*) beide nur sehr schwer aus einander halten kann. Vor der Geschlechtsreife jedoch ist die Unterscheidung beider Lagen sehr deutlich zu erkennen (Fig. 8, *E. W* u. *B. W*), da die äussern der kleinen Zellen, aus denen die ganze Schicht gebildet wird, epithelartig, radiär zur Längsaxe des Thiers angeordnet sind, während die innern Zellen in ihrer grössten Ausdehnung parallel zur Längsaxe liegen. In einem spätern Capitel (S. 751) komme ich auf den Ursprung dieser beiden Zellenschichten zurück, und es wird dann auch klar hervorgehen, dass dieser äusserste aus 2 verschiedenen Lagen bestehende Ueberzug des Parasiten ursprünglich nicht diesem, sondern dem Wirthsthier angehört.

b) Wir gehen nun zur Betrachtung der Auskleidung der Centralhöhle über (Taf. 40, Fig. 47, 48 u. 50 *E. C*). Diese stellt sich überall dar als einschichtiges Epithel, das meist cubische Zellen aufweist, die sich jedoch an einzelnen Stellen zu cylindrischen erheben. Als solche Stellen sind zu nennen die Partien um die Ausmündung des Flimmercanals und diejenige des Oviducts und zum Theil auch die Seite der Centralhöhlenwand, die gegen das Ovarium gekehrt ist. Aber auch an diesen Stellen ist das Epithel der Centralhöhle bedeutend niedriger als das der Haut. Um die Ausmündung des Oviducts herum sind die Zellen stark flimmernd, und man findet hier auch zerstreute Schleimdrüsenzellen vor, aber in dem Maasse, in dem man sich von dieser Stelle entfernt, nimmt das Epithel wieder sein indifferentes Aussehen an. Es ist wohl möglich, dass Flimmerzellen auch an andern Stellen der Centralhöhlenauskleidung vorkommen und dass meine in dieser Hinsicht negativen Resultate vielleicht auch einer mangelhaften Conservirung des Materials zuzuschreiben sind.

1) Mit DELAFIELD's Hämatoxylin, Säurefuchsin und Pikrinsäure färbt sich z. B. diese äusserste Zellenschicht bläulich, wobei die Kerne fast schwarz erscheinen, während das innerhalb liegende Gewebe eine bräunliche Färbung annimmt und die darin liegenden Kerne kaum sichtbar werden.

c) Der Flimmercanal (Taf. 37, Fig. 10). Er verläuft als ein enger, vollständig einförmiger Canal zwischen dem proximalen Ende des Thiers und der Centralhöhle und ist überall von einer einzigen Schicht stark flimmernder Epithelzellen ausgekleidet.

Drüsenzellen kamen mir keine zu Gesicht.

Mit der Degeneration des vordern Theils des Parasiten (s. oben S. 733) degenerirt auch der Flimmercanal, und seine Rolle ist in dem Augenblick, in dem die Verbindung zwischem dem Parasiten und der Darmwand des Wirths aufgehoben wird, wohl vollständig ausgespielt.

d) Die Histologie der Generationsorgane lässt sich am besten während deren Entwicklung studiren, weil dieselben bei geschlechtsreifen Individuen ganz mit Eiern und Sperma ausgefüllt sind und ihre Epithelien in Folge der Anschwellung stark reducirt erscheinen. Bezüglich des Baues der Hoden und des Ovariums verweise ich auf das Capitel über die postembryonale Entwicklung des *Enteroxenos* (S. 748) und schildere hier bloss kurz den Zustand beider Generationsapparate zur Zeit der Geschlechtsreife des Parasiten.

Das Ovarium ist in diesem Zeitpunkt stark angeschwollen und vielfach verzweigt, überall mit den grossen Eizellen angefüllt, die noch epithelartig den Wänden des Rohrs entlang angeordnet liegen (Taf. 39, Fig. 43—45). Ihr Protoplasma ist mit einer grossen Menge Dotterkörnchen ausgestattet, die theils runde, theils eckige oder oval zugespitzte Form besitzen; der Kern ist gross, rund, mit netzförmig verbreiteter Chromatinsubstanz. Der Oviduct wird von einer Schicht hoher Zellen begrenzt, von welchen bei der Geschlechtsreife des Individuums die meisten an einer lebhaften Schleimsecretion betheiligt sind, während zwischen diesen Drüsenzellen einzelne Stützzellen zu sehen sind. Gegen die Ausmündung hin geht nach und nach das Drüsenepithel in Flimmerepithel über, das sich, wie früher erwähnt, auch an der Wand der Centralhöhle fortsetzt (Taf. 39, Fig. 10).

Der Hoden erscheint bei der Geschlechtsreife des Parasiten als eine Ansammlung unregelmässig gebildeter Blasen, deren Lumina in gegenseitiger Verbindung stehen und welche alle prall mit Spermatozoen angefüllt sind (Taf. 41, Fig. 59).

Die Wände dieser Blasen werden aus sehr dünnen Häutchen gebildet, deren wesentlichsten Bestandtheil ein einschichtiges, cubisches Epithel ausmacht, von einer ziemlich lockern Zusammensetzung. Dieses Epithel, welches nach innen von einer sehr dünnen Basalmembran begrenzt wird, weist mit den Spermazellen im Innern

der Blasen gar keinen Zusammenhang auf; dagegen erscheint, freilich nur an einzelnen Stellen, die nach innen gekehrte Fläche der Basalmembran von einer zusammenhängenden Zellschicht überzogen. Diese Zellen sind als plattenförmiges Epithel angeordnet und als die Ueberbleibsel von dem innern Epithel der Hoden zu betrachten (vergleiche den Abschnitt von der Entwicklung der Hoden S. 756).

Im Innern der Hoden findet man lose Zellen, die sich in den verschiedensten Stadien der Spermatogenese (Taf. 41, Fig. 59 u. 60) befinden.

Die vollständig entwickelten Spermatozoen sind nadelförmig und mit einem Schwanz, der ca. 2mal die Länge des Kopfes misst, versehen. Dieser letztere, welcher ganz von dem Kern angefüllt ist, zeigt hinten seinen grössten Querschnitt und spitzt sich nach vorn conisch zu, während das Protoplasma gerade hinter dem Kern eingeschnürt wird und den fadenförmigen Schwanz bildet.

Da, wie früher erwähnt, der Hoden keine Ausfuhröffnung besitzt, müssen die Spermatozoen, um in die Centralhöhle, wo die Befruchtung stattfindet, zu gelangen, durch die dünne Haut, welche die Wand der Blasen bildet, hindurchdringen. Ob sie dieses Durchbrechen vereinzelt bewerkstelligen, ob also ein jedes Spermatozoon einzeln im Stande ist, durch die Blasenwand hindurch zu wandern, oder ob die dünne Haut erst in Folge des von innen aus ausgeübten Druckes platzt und die Spermatozoen durch den auf diese Weise entstandenen Riss sich einen Weg in die Centralhöhle bahnen, konnte ich nicht entscheiden. Doch deuten manche Umstände darauf, dass das Erstere der Fall ist. So bemerkte ich z. B. an Schnittpräparaten Spermatozoen zwischen den Zellen des Hodenepithels sowie ausserhalb des Hodens in der Centralhöhle, ohne eine Oeffnung in den Hodenwänden constatiren zu können. Und wenn man auch in Folge der vielleicht etwas mangelhaften Conservirung keine ganz zuverlässigen Schlüsse aus dem erwähnten Fund ziehen kann, so findet doch diese Auffassung eine Stütze in dem Factum, dass die in den Hoden vorkommenden Spermatozoen in allen möglichen Entwicklungsstadien sich befinden. Denn dieser Umstand deutet ja darauf, dass die Spermatozoen auch zu verschiedenen Zeiten entleert werden können, was nicht der Fall wäre, wenn die Hodenwand zerplatzen müsste, um ihnen den Durchgang zu verschaffen. Weiter begünstigt eben der lockere Bau des Hodenepithels und der reducirte Zustand der Basalmembran bei dem geschlechtsreifen Parasiten die Möglichkeit einer activen Durchwanderung der einzelnen Spermatozoen durch die Hodenwand in die Centralhöhle.

e) Das Bindegewebe (Taf. 37, Fig. 9 u. 10 *B*), welches überall den Raum zwischen der äussern Haut und den Wänden der Centralhöhle ausfüllt und die hier gelegenen Organe, Flimmercanal und Ovarium, umgiebt, ist von eigenthümlicher Structur und zeichnet sich besonders durch seinen geringen Gehalt an Intercellularsubstanz aus. Seine Zellen gruppieren sich, wie Saiten geordnet, um scheinbar steife Axen; diese structurlosen Axen innerhalb jeder einzelnen Saite bilden die einzige Spur von Intercellularsubstanz im Bindegewebe des *Enteroxenos*, und die verschiedenen Saiten, die bei einem vollständig unregelmässigen Verlauf oft in einander übergehen, bilden auf diese Weise ein grosswabiges Netzwerk zwischen Haut und Centralhöhle, in welchem die Maschen immer in der Längsrichtung des Thiers ihre grösste Ausdehnung erhalten; gegen das proximale Ende, um den Flimmercanal herum, nehmen sie stetig an Grösse ab, bis die Zellen eine vollständig compacte Masse bilden.

Ebenso bekleiden sie auch als zusammenhängende Lamellen sowohl die Haut und die Auskleidung der Centralhöhle als auch das Ovarium und den Flimmercanal.

## Capitel II.

### Die Embryonalentwicklung des *Enteroxenos*.

(Taf. 38.)

Die Bildung der Richtungskörper geschieht, nachdem die Eier aus dem Ovarium in die Centralhöhle entleert sind.

Fig. 13—19, Taf. 38 stellen verschiedene Stadien dieses Processes dar; man sieht die Auflösung des Kerns im unreifen Ei (Fig. 13), die Bildung des ersten Richtungskörpers (Fig. 14 u. 15) und schliesslich (Fig. 16 u. 17), wie ein zweiter Körper von derselben Stelle der Eizelle abgeschnürt wird, während nach der Abschnürung der zuerst gebildete an Umfang zugenommen hat. Bald spaltet sich dieser letztere in zwei Theile, und nach erfolgter erster Theilung des Eies erblickt man am animalen Pole (Fig. 18) die 3 entstandenen kleinen Richtungskörper, oder dieselben lösen sich von dieser Stelle ab und verschieben sich an der Oberfläche des Eies entlang (Fig. 19).

Das Eindringen der Spermatozoen in die Eier konnte ich nicht direct beobachten.

Die Furchung des Eies, deren Anfang wir schon gesehen haben, ist so charakteristisch, dass sie sofort diesen sonderbar gebildeten Parasiten als ein ursprünglich sehr typisches Mollusk kennzeichnet.

Bei seinen zwei ersten Theilungen durch zwei auf einander senkrecht stehende Meridionalebenen wird das Ei in 4 gleich grosse Zellen getheilt, deren Kerne in die Nähe des animalen Poles zu liegen kommen (Taf. 38, Fig. 20—21).

Die dritte Theilung findet in einer Aequatorialebene statt, und ihr Resultat ist ein 8zelliges Stadium, in welchem man 4 Makromeren (ungefähr von derselben Grösse und derselben Anordnung wie die Zellen des 4zelligen Stadiums) und 4 sehr kleine, auf diesen gleichsam aufsitzende und symmetrisch um den animalen Pol geordnete Mikromeren unterscheiden kann (Fig. 22).

In diesem Stadium macht sich auch ein Unterschied in der Structur der Zellen bemerkbar, indem die Makromeren ihr ursprünglich körniges Protoplasma beibehalten, während dasjenige der Mikromeren beinahe hyalin ist und auf Färbemittel nur wenig reagirt.

Fig. 22 zeigt auch, dass die Kerne der Makromeren ihre ursprüngliche centrale Lage verändert und sich in gleicher Weise in allen 4 Zellen so verschoben haben, dass sie jetzt in der Nähe der Theilungsebenen gelegen sind.

An dieser Stelle wird nun wieder von jedem Makromer ein Mikromer abgeschnürt, von derselben Gestalt wie die der dritten Theilung, nur etwas grösser als diese. Diese neugebildeten Mikromeren liegen in symmetrischer Anordnung peripher zu den zuerst entstandenen und derart gelagert, dass sie die Grenzlinien der Makromeren decken.

Die Figg. 23—25 illustriren dieses Stadium, und in Fig. 25 kann man auch die neue Lage der Kerne der Makromeren erkennen. Bald folgt nun die dritte und letzte äquatoriale Theilung, bei welcher wiederum 4 Mikromeren von den Makromeren sich abschnüren (Fig. 26). Die Makromeren verbleiben von nun an lange in Ruhe, indem die weitere Zellenvermehrung von den Mikromeren ausgeht. (Der bessern Uebersicht wegen habe ich in den Figg. 28 und 29 die aus dem einen Makromeren stammenden Zellen numerirt, und zwar den Makromer selbst mit 1 und die Mikromeren nach der Reihenfolge ihrer Entstehung mit den Zahlen 2, 3, 4 u. s. w. bezeichnet.)

Fig. 26 veranschaulicht, wie die nun folgende Theilung der Zelle 2 (also eines durch die erste äquatoriale Theilung entstandenen Mikromers) vor sich geht, während in Fig. 27 dieser Process zum Abschluss gekommen ist; und nun theilen sich ungefähr zu derselben Zeit die Zellen No. 3 und 4; durch diese Theilungen sind jetzt No. 5, 6 und 7 gebildet. Durch eine weitere Zerlegung des Mikromers 2

entsteht die Zelle 8, und wir haben jetzt einen Embryo vor uns, der sich aus 32 Zellen zusammensetzt.

Weiter vermochte ich die Zelltheilung detaillirt nicht zu verfolgen, weil die Vermehrung der Mikromeren nun so lebhaft vor sich geht, dass es mir unmöglich war, bestimmt den Ursprung einer jeden der neu gebildeten Zellen festzustellen.

Die Stadien der Keimblätterbildung waren in meinem Material nur mangelhaft repräsentirt; doch scheint es nach Schnittpräparaten (Fig. 30), dass die Gastrulation eine epibolische ist, indem die Mikromeren unter rasch vor sich gehender Theilung sich derart über die Oberfläche der Makromeren ausbreiten, dass sie schliesslich diese vollständig umhüllen.

Es scheint auch, dass auf diesem Stadium die Bildung einer primären Leibeshöhle anfängt, indem die Ektodermzellen während ihrer weitem Theilung sich an dem animalen Pol der Larve über die Makromeren emporheben (Fig. 30 *F.h.*). Irgend eine Einstülpung, die den Urmund oder Urdarm repräsentirte, habe ich dagegen in keinem Stadium gesehen. Nach Analogie mit dem Bau anderer Molluskenlarven könnte man eine solche am vegetativen Pol erwarten, an der Stelle der Furchungskugel, an welcher die Makromeren am spätesten von den Mikromeren bedeckt werden. Aber in meinen Präparaten zeigt die Furchungskugel hier ständig eine gleichförmige Oberfläche ohne irgend eine Einbuchtung, und die Mikromeren, die auf dieser Hälfte der Kugel sehr niedrig und plattenförmig sind, legen sich als eine zusammenhängende Schicht dicht an die Makromeren an.

Die primäre Leibeshöhle beginnt sich nun stark zu erweitern, indem das Ektoderm unter fortgesetzter reger Theilung sich über die Makromeren emporhebt und anfängt, Einstülpungen zu bilden. Die Larve hat dadurch schon ihre charakteristische Gestalt erhalten und zeigt einen erweiterten Vorderkörper, der durch eine plötzliche Einschnürung in den Hinterkörper übergeht, welcher letzterer mit der Dottermasse der Makromeren angefüllt ist.

Die Figg. 31 und 32 geben zwei Längsschnitte durch dieselbe Larve wieder, der eine (Fig. 32) median gelegt, der andere (Fig. 31) etwas seitlich.

Hier erscheinen die ersten Spuren der Organbildung, nämlich die Anlage zur Bildung des Vorderdarms, die als eine EktodermEinstülpung in der Medianebene auftritt, und ausserdem an jeder Seite eine Ansammlung von Mesodermzellen, welche die Grundlage zur secundären Leibeshöhle (Pericard) bilden.

Bei der weitem Betrachtung des fernern Entwicklungsganges der Larven wird es zweckmässig sein, zunächst die Veränderungen ihrer äussern Körperform zu verfolgen.

Ich machte darauf aufmerksam, dass man schon frühzeitig einen erweiterten Vordertheil, in dessen Innerm die primäre Leibeshöhle sich ausdehnt, und einen schmalen, länglichen Hintertheil, welcher von der Dottermasse der Makromeren angefüllt wird, unterscheiden kann.

Die Trennung dieser beiden Partien wird mit der Zeit immer schärfer, indem der flimmerbedeckte Vordertheil während der Bildung der Organe an Grösse zunimmt und dabei eine unregelmässige Form erhält, während der Hintertheil sich verschmälert und bald als dünner, etwas gebogener Stiel erscheint, der von einer feinen Schale umgeben wird.

Die oben angeführte Ektodermeinstülpung, als Anlage zum Vorderdarm, liegt dicht an der Dorsalseite der Larve, und der Theil, der ventral vor der Mundöffnung gelegen ist, repräsentirt die Anfänge der Fussbildung derselben. Die Entwicklung der Organe geht im Innern der geräumigen primären Leibeshöhle vor sich, die jedoch nicht vollständig von ihnen ausgefüllt wird, und nur der Hintertheil ist von der häutigen Schale umkleidet. Diese ist durchsichtig, weist aber an ihrer Oberfläche longitudinale Streifen auf, die sämmtlich in dem Apex ihren Ursprung haben. Die Schale ist nur in einer Ebene spiralig gewunden, und ihre dorsale Seite erscheint bei einem Längsschnitt ungefähr doppelt so lang wie die ventrale.

Hat nun die Entwicklung der innern Organe ihren Endpunkt erreicht, dann geht mit der äussern Gestalt der Larve eine plötzliche Umwandlung vor sich, indem der bisher von der Schale nicht umgebene Vordertheil sich in diese zurückzieht, wodurch das Volumen der Larve bedeutend reducirt wird und die Organe dicht an einander gedrängt werden, während sich alle Epithelien abplatten und die früher glatt ausgespannte Oberfläche stark gebuchtet wird, indem gewisse Theile sich einstülpen. (Dies ist z. B. der Fall an den Partien um den Mund und die Drüsenbildungen.)

Die ganz entwickelten Larven erscheinen entweder vollständig in die Schale eingezogen, deren Oeffnung dann von einem Operculum verschlossen wird, oder häufig in einer Lage, wie sie Fig. 36 darstellt, nämlich mit dem vordersten Theil aus der Schalenmündung hervorragend.

Während man bei der Untersuchung der frühern Larvenstadien

verhältnissmässig klare Bilder von den einzelnen Organen erhält, die sich getrennt in der Leibeshöhle finden, ist dies bei den vollständig ausgebildeten Larven leider nicht der Fall; denn ihre Schalen erschweren sowohl die Conservirung als die weitere Behandlung des Materials; und wenn man auch tadellose Präparate erhielte, so ist der Bau der kleinen Larve doch zu complicirt und ihre Organe so eng zusammengedrängt, dass man nur schwer zu einer deutlichen Vorstellung über ihre Structur und Beschaffenheit gelangen könnte.

Was nun auch die Ursache sein mag, mir ist es nicht gelungen, recht befriedigende Schnittserien durch die vollkommenen Larven zu bekommen, und ich hoffe, bei einer spätern Gelegenheit auf die Beschreibung dieses Stadiums zurückzukommen. Ich weise daher nur auf Fig. 36 hin, die ein Medianschnitt durch eine solche Larve darstellt, und gehe zu einer Beschreibung der innern Organe über, und zwar werden wir zunächst die aus dem Ektoderm gebildeten Organe betrachten, nämlich Vorderdarm, Drüsen und Otolithen.

Der Vorderdarm (Taf. 38, Fig. 32—36 *Vd*) wird, wie oben gezeigt, als eine Ektodermeinbuchtung angelegt und zwar in einem frühzeitigen Stadium der Larvenentwicklung.

Man findet ihn median, der Dorsalseite der Larve sehr nahe gelegen, und sein Epithel ist schon sehr bald mit langen Flimmerhaaren besetzt. Er erstreckt sich als blind endigender Sack nach unten gegen die Dottermasse der Makromeren hin und wächst in die Länge, während die Dottermasse gleichzeitig verbraucht wird; obgleich man in allen Stadien eine Berührung zwischen diesen beiden constatiren kann, so tritt der Durchbruch am blinden Ende des Vorderdarms doch erst in den allerletzten Stadien der Larvenentwicklung ein.

Sehr bald kommen auch die Anlagen der Drüsenbildungen zum Vorschein.

Die Entwicklung beginnt mit einer starken Verlängerung der Zellen auf der ventralen Seite des Vorderdarms (siehe Fig. 33), und die Anlage erscheint im Ganzen als eine compacte Ansammlung von Zellen mit grossen Kernen und feinkörnigem Protoplasma.

Während der spätesten Stadien der Entwicklung erscheinen diese Zellen mit einem schleimigen Secret angefüllt, während sich ihr Protoplasma nach der Tiefe zurückgezogen hat.

Diese grosse Drüse mündet, wie schon gesagt, ursprünglich an der Oberfläche der Larve, gerade unter der Mundöffnung (Fig. 33 *Dr*); aber indem die Larve sich in die Schale hineinzieht, wird auch diejenige Partie des Ektoderms, die sich um den Mund befindet, mit ein-

gestülpt, und die Drüse öffnet sich nun in die Mundhöhle der Larve, statt an der Oberfläche (Fig. 36).

Eine ähnliche, nur bedeutend kleinere Drüsenanlage trifft man (auch in der Medianebene) weiter ventralwärts an dem Fussstheil der Larve (Fig. 33 *dr*). Diese kleinere Drüse, welche in eine Versenkung mitten auf dem Fusse mündet, wird gleichzeitig mit der grossen angelegt, wie auch zur selben Zeit Secret in beiden Drüsen auftritt. Sowohl was Bau als was Färbung des Secrets anbetrifft, verhalten sich beide Drüsen ganz übereinstimmend. Ob beide als Fussdrüsen aufzufassen sind oder ob die grosse Drüse, von welcher gesagt werden kann, dass sie sich in die Mundhöhle öffnet, eine stark entwickelte Speicheldrüse darstellt, kann ich nicht entscheiden. Aber da nach der Verwandlung der Larve in einen Parasiten keine Spur von Drüsen mehr zu constatiren ist, so wird deren wesentlichste Rolle beim Eindringen in das Wirthsthier aller Wahrscheinlichkeit nach ausgespielt.

Ein Paar Otolithen wird von dem Ektoderm, jeder auf seiner Seite, von der Fussbasis abgeschnürt und von Blasen, aus einem plattenförmigen Epithel gebildet, eingeschlossen. An der Seite des Hinterkörpers entsteht auch eine eigenthümliche Ektodermbildung (Fig. 34 *S. d*) dadurch, dass die Epithelschicht an Dicke bedeutend zunimmt, während die Kerne gegen den Boden der Zellen hinabsinken.

Diese Bildung ist möglicher Weise als Schalendrüse zu erklären; dieselbe tritt nur während einer kurz begrenzten Zeit der Larvenentwicklung auf, während bei der vollständig entwickelten Larve nicht die geringste Spur von ihr mehr wahrzunehmen ist.

Die Entwicklung des Entoderms, das aus den dotterreichen Makromeren gebildet wird, geht sehr langsam vor sich. Freilich ist schon sehr früh eine beginnende Zelltheilung innerhalb der Makromeren und besonders gegen den animalen Pol hin bemerkbar, aber ein wirklich entodermaler Darm mit Lumen kann erst in den allerletzten Stadien der Larvenentwicklung unterschieden werden.

Die Figg. 33, 34 und 36 auf Taf. 38 illustriren die Entwicklung des entodermalen Theils des Darmcanals. Aber selbst in Fig. 36, welche eines der ältesten Larvenstadien aus meinem Material veranschaulicht, ist kein vollständiger Durchbruch zwischen diesem Theil und dem ektodermalen Vorderdarm erkennbar; auf der andern Seite steht der Mitteldarm noch in Verbindung mit den Ueberbleibseln der Dottermasse, die im hintern Theil des Körpers gefunden werden.

In der Tiefe der Mantelhöhle tritt uns eine Einstülpung entgegen,

die wahrscheinlich die Anlage der Analöffnung repräsentirt; aber auch hier ist kein Durchbruch festzustellen, selbst bei den ältesten von mir untersuchten Larven.

Von Mesodermbildungen haben wir schon in einem sehr frühen Stadium der Larvenentwicklung (Fig. 31 *Per*) eine Ansammlung von Zellen an jeder Seite in der primären Leibeshöhle wahrgenommen. Diese nehmen immer mehr an Umfang zu, indem sie sich parallel der Längsaxe der Larven ausdehnen. Bald bemerkt man das Auftreten eines Lumens in ihrer hintersten Partie (Fig. 34) — als erste Spur der sich bildenden secundären Leibeshöhle.

Etwas später findet man diese beiden kleinen Höhlen zu einer einzigen verbunden, indem die beiden Mesodermmzellenmassen sich nach innen, gegen die Medianebene der Larve hin, ausdehnen, auf der ventralen Seite des Vorderdarms (Fig. 35); hier findet dann ein Durchbruch zwischen den Wänden der Hohlräume statt, und man hat eine secundäre Leibeshöhle vor sich, die in einem hufeisenförmigen Bogen den Vorderdarm und die grosse Drüse, welche die ventrale Seite desselben bedeckt, einschliesst. Der Hohlraum dehnt sich jedoch nie über die beiden Aeste des Bogens hinaus, sondern diese erscheinen noch lange als längliche, compacte Massen (Fig. 34 u. 35).

Ob die Entwicklung der Larve noch während ihres Aufenthalts im Mutterthier ihre Vollendung erreicht oder ob dieselbe erst, nachdem die Larve das Mutterthier verlassen hat, zu Ende geführt wird, weiss ich nicht bestimmt. Aber es ist wohl anzunehmen, dass beide Fälle eintreten können und dass es dem Zufall überlassen bleibt, in welchem Zeitpunkt das Mutterthier zerreisst und in Folge dessen die Larven ausschlüpfen können.

### Capitel III.

#### Die postembryonale Entwicklung des *Enteroxenos*.

(Tafel 39 und 40.)

Oben wies ich darauf hin, dass man bei einer Beobachtung grosser Mengen von *Stichopus tremulus* Parasiten von sehr verschiedener Grösse antreffen kann — von den grössten, 10—15 cm langen, bis zu den kleinsten, die nur einen Bruchtheil eines Millimeters messen und bloss als eine kaum sichtbare Verdickung an der Darmwand des Wirthsthiers erscheinen.

Bei einer nähern Untersuchung der Parasiten ergibt sich, dass dem Unterschied in der Grösse auch ein Unterschied in der inneren

Entwicklung entspricht, und man hat also hier die Gelegenheit, die Anlage und Entwicklung der verschiedenen Organe zu verfolgen.

Die jüngsten parasitischen Stadien des *Enteroxenos* müssen an Schnittserien durch den Darmcanal des Wirths gesucht werden, da sie auf keinen Fall an Totalpräparaten von demselben beobachtet werden können. Eine solche Untersuchung würde sehr beschwerlich fallen, wenn nicht der Umstand sehr förderlich wäre, dass die jüngsten Parasiten sehr oft gruppenweise vorkommen; man kann z. B. bei einer langen Reihe von Schnitten oft keinen einzigen Parasiten in der Darmwand finden, aber sobald man auf einen stösst, darf man fast sicher sein, auch noch andere anzutreffen — ja, man kann auf einem einzelnen Querschnitt durch den Darm 5—6 Parasiten begegnen, um weiter unten wieder vergebens nach solchen zu suchen.

Die zu einer Gruppe gehörenden Individuen besitzen alle ungefähr denselben Entwicklungsgrad, wobei aber doch immer ein kleiner Unterschied bemerkbar ist, indem einige von ihnen gewöhnlich schon aussen an der Darmwand zu spüren sind, welche dann als Wegweiser beim Suchen nach den Exemplaren der jüngsten Stadien dienen, die für das blosse Auge nicht sichtbar sind.

Fig. 37 u. 38, Taf. 39, zeigen 2 Individuen des *Enteroxenos* auf dieser ersten Stufe der postembryonalen Entwicklung. Man findet sie immer im Bindegewebe des Holothuriendarms, nahe dem Darmepithel, als ganz kleine, ungefähr kuglige Körper, die durch ihre grossen Zellen sich deutlich von den verschiedenen Bindegewebelementen des Wirthsthiers unterscheiden lassen. Oft bietet das den Parasiten einhüllende Bindegewebe ein körniges Aussehen dar (Fig. 38), und immer fand ich das Darmepithel innerhalb der Stelle, wo der Parasit sich befindet, etwas verletzt.

In diesem ersten Stadium hat, wie erwähnt, der *Enteroxenos* annähernd Kugelgestalt und besteht aus 2 Zellenschichten, die einander wie zwei concentrische Kugelflächen umschliessen. Zwischen diesen beiden Schichten befinden sich einige zerstreute Zellen, die aber auch hauptsächlich den Kugelflächen entlang angeordnet sind.

Beide Zellenschichten sind aus einem einschichtigen Epithel — cubisch bis cylindrisch — mit grossen Zellkernen zusammengesetzt und lassen keinen wesentlichen Unterschied von einander bemerken. Der Hohlraum in der innern Kugel ist Anfangs sehr klein (Taf. 39, Fig. 37), während der Raum zwischen den beiden Zellenschichten selbst verhältnissmässig gross und nur mit wenigen losen Zellen angefüllt erscheint.

Später (Fig 38) vergrössert sich die innere Kugelfläche, so dass dem entsprechend der Hohlraum in ihrem Innern auf Kosten des andern erweitert wird, wobei gleichzeitig in dem letztern eine Vermehrung der Mesodermzellen eintritt, welche sich bald als eine kleine, scharf begrenzte Mesodermzellenmasse von fast Kugelform zwischen den 2 ursprünglichen Zellschichten bemerklich macht.

Fig. 39 stellt ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium in der postembryonalen Entwicklung des *Enteroxenos* dar. Derselbe ist jetzt bedeutend grösser, so dass er nicht allein die ganze Breite der Bindegewebsschicht einnimmt, sondern er hat auch während seines Wachstums die Musculatur des Holothuriendarms gesprengt und einen Theil der Bindegewebsschicht und die äussere Endothelschicht vor sich hervorgeedrängt, so dass die Darmwand des *Stichopus* jetzt eine Erhöhung nach der Leibeshöhle hin aufweist. Was seinen Bau betrifft, so hat der Parasit bedeutende Veränderungen erfahren, ohne dass jedoch neue Organanlagen hinzugetreten sind.

Die äussere Zellschicht hat statt ihrer Kugelform eine mehr ovale Form angenommen; aber auch ihre Zellen, besonders die an der Seite gelegenen, die gegen das Darmepithel der Holothurien zugekehrt ist, haben eine wesentliche Veränderung erlitten. Dieselben sind jetzt sehr lang, cylindrisch oder keulenförmig, und ihre Begrenzung nach aussen gegen das Bindegewebe des Holothuriendarms bildet keine gleichförmige Fläche, indem jede einzelne Zelle sich in dieses hinausbuchtet. Auch die innere Zellschicht hat ihren Bau bedeutend verändert. Der Hohlraum in ihrem Innern ist stark erweitert und ihre Form verwandelt, so dass sie sich jetzt auf Schnitten halbmondförmig gebogen darstellt. Auch hier ist eine Differenzirung der Zellen eingeleitet, indem die eine Seite des Hohlraums von flachen, cubischen Epithelzellen ausgekleidet ist, während das Epithel auf der andern Seite eine grössere Höhe erreicht.

Die früher geschilderte Ansammlung von Mesodermzellen, die zwischen den beiden ursprünglichen Kugelflächen zum Vorschein kam, hat sich in die Länge gezogen, giebt aber doch noch immer auf Querschnitten ein kreisförmiges Bild. Sie liegt der einen Wand des innern Hohlraums dicht an und hat während ihres Wachstums diese Wand in das Lumen hineingedrückt, so dass der innere Hohlraum nicht mehr Kugel-, sondern Schalenform besitzt.

Die am meisten eingreifende Veränderung im Vergleich zu dem vorhergehenden Stadium liegt in der Ausbreitung der losen Mesodermzellen. Diese haben sich stark vermehrt und füllen den ganzen Hohl-

raum zwischen den ursprünglichen Schichten aus. Hier bildet sich nach und nach ein eigenthümliches Bindegewebe, in welchem die Inter-cellularsubstanz sich nur sehr wenig geltend macht, während die länglichen Zellen ein grobmaschiges Netz bilden und ausserdem wie zusammenhängende Lamellen den epithelartig geordneten Zellschichten folgen.

Fig. 40 giebt den Parasiten in etwas weiter vorgeschrittener Entwicklung wieder. Man sieht hier deutlich den *Enteroxenos* aussen an der Darmwand als ein Anhängsel von ca. 0,5 mm Länge. Auch sein Inneres weist eine veränderte Bildung auf.

Der innere Hohlraum besteht hier aus zwei verschiedenen Theilen, indem von dem einen Ende desselben (an der gegen das Darmlumen des Wirths gekehrten Seite) ein schmaler, blind endigender Canal ausgeht und sich in der Richtung nach der äussern Epithelschicht erstreckt.

Die weitere Entwicklung beweist, dass dieser Canal die erste Anlage zum „Flimmercanal“ des Parasiten repräsentirt, während der andere, grössere Theil des Lumens unverändert bleibt und den grossen innern Hohlraum darstellt, der oben als die „Centralhöhle“ bezeichnet wurde.

---

Hier, wie auch in allen folgenden Entwicklungsstadien tritt der *Enteroxenos* von dem Entothel der Holothuriendarmwand und innerhalb desselben auch von einer dünnen Bindegewebsschicht bedeckt auf. Dieser Umstand böte nichts Auffallendes, wenn wir diese Erscheinung nur bei ganz kleinen Parasiten vorfänden. Aber seine Wichtigkeit wird grösser, wenn wir bemerken, dass auch die geschlechtsreifen, ja, die grössten von diesen, welche als gewaltige Anhängsel an der Darmwand die Leibeshöhle der Holothurien ausfüllen, in zusammenhängende Schichten von Epithel und Bindegewebe des Wirths eingehüllt sind.

Lange fiel es mir schwer, zu glauben, dass dies wirklich der Fall sei, aber eine genaue Untersuchung sämmtlicher Stadien lieferte mir den Beweis, dass immer eine organische Verbindung zwischen der äussersten Hautschicht des Parasiten auf der einen und dem Bindegewebe und Endothel des Holothuriendarms auf der andern Seite besteht, und dass, solange diese Verbindung besteht, die erwähnten Zellschichten gleichzeitig mit dem Parasiten wachsen, während sie bald dem Verfall anheimfallen, sobald dieser innige Zusammenhang

zwischen der Darmwand des Wirths und dem Parasiten gelöst ist (was, wie ich schon mittheilte, bei den grössten Parasiten der Fall ist).

In diesem Verhalten findet man auch die Erklärung der eigenthümlichen Zusammensetzung der Haut des Parasiten (s. S. 739), indem nur die innere hohe Epithelzellschicht diesem letztern angehört, während das Wirthsthier die beiden äussern Schichten mit niedrigen Zellen und kleinen Kernen liefert — Zellen, die sowohl bezüglich des Aussehens als auch der Färbung sich von den übrigen Gewebeelementen des Parasiten auffallend unterscheiden.

Taf. 37, Fig. 6—9 charakterisirt deutlich dieses Verhältniss. Fig. 8 zeigt eine typische Hautschicht eines eben geschlechtsreifen Parasiten, und hier sind deutlich die zwei verschiedenartigen Bestandtheile, aus welchen sich diese zusammensetzt, sichtbar. Fig. 6 stellt die Verbindung zwischen einem eben geschlechtsreifen Parasiten und dem Holothuriendarm dar, und Fig. 7 bei starker Vergrösserung einen kleinen Theil der Fig. 6. Diese 3 Abbildungen veranschaulichen deutlich, dass Bindegewebe und Endothel des Wirths sich in den Parasiten hinüber fortsetzen.

Fig. 41 auf Tafel 39 zeigt einen Parasiten von 1 mm Länge. Der Flimmercanal ist hier weiter entwickelt und zeigt nun seinen charakteristischen Verlauf (s. Fig. A, S. 734), parallel zur Längsaxe des Thiers, aber excentrisch gelegen, so dass die Ausmündung nicht in den vordersten Theil der Centralhöhle stattfindet, sondern etwas weiter oben, an ihrer convexen Seite. Der proximale Theil des Flimmercanals, der in diesem Stadium noch blind endigt, biegt zur Seite ab und zieht sich an dem äussern Epithel entlang bis zu der Stelle hin, an der sich später die äussere Oeffnung bildet.

Auch der Bau des Ovariums ist in diesem Stadium verändert, indem ein Durchbruch zwischen ihm und der Centralhöhle zu Stande gekommen ist (die Ausmündung des Oviducts). Diese Oeffnung entsteht nicht am Ende des rohrförmigen Ovariums, sondern an der Seite etwas hinter seiner Mitte, an einer Stelle, wo früher das Epithel des Ovariums und dasjenige der Centralhöhle dicht an einander gelegen waren.

Bei Individuen von 1,5 mm Länge erblickt man im vordersten Theil der Centralhöhle eine eigenthümliche zapfenförmige Bildung, die (Taf. 40, Fig. 47) darin ihren Ursprung hat, dass sich die Epithelschicht in die Centralhöhle hervorwölbt, während gleichzeitig die Zellen an dieser Stelle an Länge zunehmen und sich in Fächerform um eine parallel zur Längsaxe des Thiers gelegene Axe ordnen. Die spätere

Entwicklung zeigt, dass dieser Zapfen die erste Anlage zu den Hoden bildet.

Bei einer Länge von ungefähr 3 mm findet man endlich bei dem Parasiten auch eine äussere Oeffnung des Flimmercanals. Sie kommt dadurch zu Stande, dass das äussere Epithel durchbrochen ist, ausserhalb der Stelle, wo wir früher (Taf. 39, Fig. 41) den Canal blind haben endigen sehen, und wie Taf. 39, Fig. 42 zeigt, ist das Epithel hier stark flimmernd. Möglicher Weise ist dies schon auf diesem Stadium auch in der ganzen Länge des Canals der Fall; ich kann es aber nicht mit Sicherheit behaupten, da der Flimmercanal noch überall sehr eng und auch sein Epithel nur schwach entwickelt ist.

In diesem Stadium liegen also die Anlagen zu allen Organen vor, die bei dem erwachsenen *Enteroxenos* gefunden werden.

Ich will deshalb hier eine zusammenfassende Darstellung des Baues des *Enteroxenos* in diesem Entwicklungsstadium geben. Das cylindrisch gebaute Thier haftet vermittels seines proximalen, etwas zugespitzten Theils an der Darmwand der Holothurien fest an. Sein distaler Theil ist abgerundet. Der ganze Parasit liegt in dem Endothel und Bindegewebe der Holothurien eingeschlossen und wird von diesem vollständig bedeckt. Innerhalb dieser Bindegewebsschicht trifft man auf das äussere Epithel des Thiers, welches sich besonders an der Anhaftungsstelle aus hohen, keulenförmigen Zellen zusammensetzt und nur eine Durchbruchsstelle aufweist, welche im proximalen Theil des Thiers gelegen ist. Diese Oeffnung führt in den sehr kurzen Flimmercanal hinein, der sich erst, senkrecht zur Längsaxe des Thiers, längs der Epithelschicht ausdehnt, dann unter einem rechten Winkel umbiegt und parallel zur Längsaxe verläuft bis zu seiner Einmündung in die Centralhöhle.

Den grössten Theil des Volumens des Parasiten nimmt die Centralhöhle ein, indem sie sich mit Ausnahme der proximalen Partie durch die ganze Länge des Thiers erstreckt. Innen ist dieselbe mit Epithelzellen ausgekleidet. An der einen Seite des Thiers kann man nur eine ganz dünne Bindegewebsschicht zwischen dem Epithel der Centralhöhle und der Hautbedeckung des Thiers beobachten, während diese Zwischenwand auf der andern Seite sich so verdickt hat, dass sie sich in den Hohlraum hervorwölbt. Hier findet man das Ovarium, welches sich als ein auf beiden Seiten geschlossenes Mesodermrohr an dieser Seite des Thiers entlang erstreckt. Diese Röhre ist unregelmässig gebuchtet, füllt beinahe den Raum zwischen Haut und Centralhöhle aus und steht mit dieser letztern durch einen Ausführungsgang in

Verbindung, der von der Seite des Rohrs wenig hinter seiner Mitte seinen Anfang nimmt.

Endlich treffen wir im proximalen Ende der Centralhöhle noch die Anlage zu den Hoden an, die in diesem Stadium einen Entwicklungsgrad erreicht haben, wie ihn Taf. 40, Fig. 48 darstellt, indem sie aus mehreren parallelen Fortsätzen des Epithels der Centralhöhle gebildet wird, von denen jeder aus sehr langen, mit hyalinem Protoplasma ausgestatteten und radiär um eine compacte Axe geordneten oder — in den grössern Fortsätzen — um einen mit Mesodermzellen gefüllten Canal gereihten Zellen besteht, deren Kerne eine periphere Lage besitzen.

Nachdem wir nun die jüngsten postembryonalen Stadien des Parasiten betrachtet und die Anlage aller seiner Organe beobachtet haben, wird es bezüglich der weitem Entwicklung der Organe am bequemsten sein, jedes von diesen einzeln zu untersuchen.

Der Flimmercanal erleidet keine weitere Veränderung mehr, als dass er sich während des fortschreitenden Wachstums des Thiers etwas in die Länge zieht (bei grossen Individuen erreicht er eine Länge von 5—6 mm).

Nach Erlangung der Geschlechtsreife (bei einer Länge von 60 bis 80 mm) verkümmert, wie oben erwähnt, nach und nach der proximale Theil, in welchem sich der Flimmercanal befindet, und schrumpft zuletzt zu einem dünnen Stiel zusammen, welcher die grossen Parasiten mit der Darmwand des Wirths verbindet, bis er zuletzt zerreisst und dadurch jede Verbindung zwischen dem Wirth und dem Parasiten aufgehoben ist.

Das Ovarium ist, wie wir früher gesehen haben, das erste Organ, welches während der postlarvalen Entwicklung auftritt.

Wir haben es als Mesodermbildung neben der Centralhöhle bemerkt, zuerst kugel-, später rohrförmig ausgedehnt. Dieses Rohr streckt sich mehr und mehr in die Länge, so dass es während des Wachstums des Thiers an der einen Wand der Centralhöhle entlang läuft, während gleichzeitig sein Epithel höher wird und nach und nach ein drüsenähnliches Aussehen erhält.

Ein Ausführungsgang von dem Ovarium in die Centralhöhle kam auch sehr früh zum Vorschein, sich als Durchbruch zwischen der Wand der Centralhöhle und der Seite des Ovarialrohrs darstellend.

Auf einem etwas spätern Stadium erscheint der distale Theil des Ovariums in zwei Röhren getheilt, von denen nur die eine mit der

Centralhöhle in Verbindung steht, während die andere sich proximalwärts fortsetzt. Beide Röhren stehen am distalen Ende unter sich in Verbindung.

Das Ovarium ist also in diesem Stadium hufeisenförmig gebogen, aus einem langen, proximalwärts blind endigenden und einem kürzern, in die Centralhöhle mündenden Zweig bestehend.

Die gegenseitige Anordnung (vgl. Taf. 39, Fig. 43) dieser beiden Aeste ist derart, dass der lange, das Ovarium, der Centralhöhle am nächsten liegt, während der kurze, der Oviduct, sich zwischen der äussern Haut und dem Ovarium ausbreitet, gerade bis zu der Ausmündungsstelle, wo er vielfach gewunden und gebuchtet nach der Centralhöhle hin an dem Ovarium vorbei läuft.

Bezüglich des feinem Baues weisen diese beiden Zweige einen auffallenden Unterschied auf; das Ovarium nämlich besteht aus einem ungefähr in gerader Richtung verlaufenden Canal mit engem Lumen, welcher nach der Centralhöhle hin zahlreiche T förmige Hervorwölbungen aussendet. Seine Wände sind aus einem etwas unregelmässigen Cylinder-epithel gebildet, in welchem bei Individuen von ca. 20 mm Länge einzelne Zellen mit grossen Kernen und gelb gefärbten Dotterkörnchen im Protoplasma zum Vorschein kommen — was die erste Eibildung repräsentirt.

Mit dem weitem Wachsthum des Thiers schreitet auch die Eibildung fort, so dass man das Ovarium bei Thieren von 40 mm Länge in der Gestalt, wie in Taf. 39, Fig. 44 abgebildet, vorfindet. §

Gleichzeitig zeigt der Hauptstamm des Ovariums einen unregelmässigen Verlauf, und die Ausbuchtungen werden immer zahlreicher und verzweigter.

Im distalen Theil des Ovariums, in der Nähe der Umbiegung des Rohrs, werden die Eier kleiner, und ihr Auftreten ist seltner, (Taf. 39, Fig. 45 zeigt diese Partie von demselben Ovarium, welches auch der Fig. 44 zu Grunde liegt).

Das Epithel des Ovariums ist hier unregelmässig und bildet eine Menge grösserer und kleinerer Zotten, welche immer breiter werden, je mehr man in den andern Zweig des Rohrs hinübertritt. — Die Zellen gewinnen an Höhe, und alle Kerne liegen in ihrem peripheren Ende, und bald erkennt man das charakteristische, aus hohen, regelmässigen Cylinderzellen zusammengesetzte Oviductepithel (s. Fig. 43 *Od*).

Der Oviduct bildet ein stark gebuchtetes, aber nicht verzweigtes Rohr von bedeutend grösserm Durchmesser als das des Ovariums.

Er verläuft, wie schon gezeigt, zwischen Ovarium und äusserer Haut, bis er quer an erstem vorübergeht und in die Centralhöhle einmündet. Vorn an der Mündung ist sein Epithel stark flimmernd, wie auch hier bald flaschenförmige Drüsenzellen, mit einem schleimigen Secret versehen, zum Vorschein kommen. Taf. 39, Fig. 46 zeigt diesen Theil von einem Parasiten von 40 mm Länge. Bei der Geschlechtsreife des Thiers treten diese Zellen in einem gewissen Bezirk unweit der Mündung in grosser Menge auf, während die cylinderförmigen Stützzellen nur vereinzelt zwischen ihnen vertheilt gesehen werden.

Auch ausserhalb des Oviducts, im Epithel der Centralhöhle um seine Ausmündung herum, trifft man einzelne Drüsenzellen und eine Flimmerauskleidung an, deren Mächtigkeit mit der Entfernung von der Oviductausmündung stetig abnimmt.

Schon bei Individuen von 1,5 mm Länge trat uns die erste Anlage der Hodenbildung entgegen. Diese bestand darin, dass das Epithel der Centralhöhle, während es an Höhe zunahm, sich zapfenförmig in den proximalen Theil des Hohlraums hervorschob (Taf. 40, Fig. 47). Während nun dieser erste Fortsatz sich weiter entwickelt und kurze Verzweigungen aussendet, entstehen um ihn herum mehrere ähnliche Bildungen, wie sie Taf. 40, Fig. 48 wiedergibt.

Unterdessen scheiden die Epithelzellen eine structurlose Basalmembran aus, welche während des Wachstums und der Verzweigung der Fortsätze immer das Epithel begleitet und schliesslich ein festes und stark verästeltes Axensystem im Innern der Epithelzellenmasse bildet.

Von diesem Zeitpunkt an strebt die Hodenanlage wesentlich in die Breite; es werden neue Ausläufer ausgesandt, die alle ungefähr dieselbe Höhe erreichen, indem sie zu gleicher Zeit an Breite zunehmen und kurze Verzweigungen vorschieben, so dass sich bei einem Parasiten von 20 mm Länge eine Bildung, wie in Fig. 49 wiedergegeben, zeigt. Man sieht hier, wie die Epithelzellen, die den Hauptbestandtheil der Anlage bilden, theilweise sehr lang und dünn geworden sind; ihre Kerne liegen alle peripher, während das Protoplasma vollständig hyalin und nur wenig färbbar ist. An der Basis der Anlage bemerkt man mehrere grössere Einbuchtungen, welche als enge, verzweigte Canäle sich nach innen in die früher compacten Axen der Fortsätze erstrecken. Gewöhnlich findet man die Wände dieser Hohlräume mit einer Schicht von Mesodermzellen bedeckt, wie man auch oft auf lose Mesodermzellen in ihrem Innern stösst.

Die Hodenanlage fährt fort sich in die Breite auszudehnen.

In Folge dessen wird die Lage der Hoden unsymmetrisch, indem die Anlage, die sich ursprünglich central im proximalen Theil der Centralhöhle befand, jetzt längs der einen Seite derselben verläuft, gegen die Ausmündung des Flimmercanals hin.

Taf. 40, Fig. 50 zeigt einen Längsschnitt durch die Hodenanlage eines *Enteroxenos* von 40 mm Länge, während Fig. 51 einen Querschnitt in einem ähnlichen Stadium vorführt. Man erblickt hier die Anlage an der Wand der Centralhöhle als eine stark verdickte Partie, die als ein dicker Wulst den Raum proximal vor der Mündung des Flimmercanals ausfüllt.

Einzelne Theile dieser Schnitte weisen dieselbe radiäre Anordnung der Zellen auf, welche auch für die frühern Stadien charakteristisch war; aber im Uebrigen erhält man hier eine sehr unklare Vorstellung von der Structur dieser compacten Zellenmasse, weil das Bild in hohem Grad complicirt und undeutlich wird durch die vielen Zweige, die in verschiedenen Richtungen von den ursprünglichen Fortsatzbildungen ausstrahlen. Auch hier findet man, wie in den frühern Stadien, an der Basis der Anlage grössere und kleinere Einstülpungen, die sich, theilweise mit Mesodermzellen angefüllt, nach innen in die grössern Axen hinein erstrecken.

Schreitet man in der Untersuchung weiter fort, so erhält man bei einem Parasiten von 50 mm Länge ein Bild, das von dem in den frühern Stadien erhaltenen so sehr abweicht, dass man beim ersten Anblick glaubt, nicht dieselbe Bildung vor sich zu haben.

Hier (Fig. 52 u. 53) trifft man die hohen Epithelzellen, die für alle frühern Stadien charakteristisch waren, nicht mehr an. Jetzt erscheinen die Hoden als eine Reihe von Blasen, welche in den proximalen Theil der Centralhöhle hineinragen und von einer sehr dünnen Haut bedeckt sind, die sich bei einer nähern Untersuchung als aus zwei parallel verlaufenden Zellschichten zusammengesetzt darstellt (Fig. 54).

Innen im Hohlraum beobachtet man eine Menge frei liegender Zellen, welche bei näherer Betrachtung in den verschiedensten Theilungsstadien erscheinen.

Eine gründliche Untersuchung dieser Bildung schliesst jeden Zweifel ihrer Identität mit der Hodenanlage aus. Zunächst tritt sie an derselben Stelle der Centralhöhlenwand auf, wo die frühere Anlage ihren Platz hatte, und ausserdem sieht man auch in Fig. 52 u. 53, dass, während der centrale Theil aus den erwähnten Blasen besteht, an der Peripherie noch dieselben Epithelbildungen angetroffen werden, welche die frühern Stadien charakterisirten, hohe Zellen, die fächerförmig

von einem Punkt ausstrahlen oder radiär um eine Axe gelegen sind; und auch zwischen den verschiedenen Blasen findet man Partien dieser Art, so dass es unzweifelhaft ist, dass diese blasenförmigen Bildungen eine spätere Entwicklungsstufe der Stadien repräsentiren, die in Fig. 50 u. 51 vorgeführt sind.

Diese Veränderung des Aussehens der Hodenanlage geht sehr schnell vor sich; es ist daher mit der grössten Schwierigkeit verbunden, sich eine vollständige Serie der verschiedenen Stufen dieser plötzlichen Umwandlung zu verschaffen.

Lange suchte ich vergebens nach einer Beantwortung der Fragen, die sich bei einer Betrachtung solcher Stadien, wie sie Fig. 50 u. 52 wiedergeben, unwillkürlich erhoben: Welches ist das Schicksal der ganzen compacten Ansammlung von Epithelzellen, die ursprünglich die Hodenanlage kennzeichnete? — Woher stammen die beiden Zellschichten, die in den spätern Stadien zusammen die Begrenzung der Blasen bilden? — und wo liegt der Ursprung der losen Zellen im Innern der Blasen? — Oder um alle Fragen in eine einzige zusammenzufassen: Geht die ganze Hodenpartie aus dem eigenthümlich umgebildeten Epithel der Centralhöhle hervor, oder spielen auch die Mesodermzellen irgend eine wesentliche Rolle während der Anlage? Es wäre ja nämlich möglich, dass die Hodenblasen dadurch entstanden wären, dass mehrere Epithelzapfen mit ihren peripheren Enden verwachsen und dadurch zwischen ihnen epithelbegrenzte Hohlräume gebildet wären, in deren Innern die aus Epithelzellen entstandenen Spermatocyten sich entwickelten. — Oder aber die engen Axenhöhlen der Zapfen könnten sich in die Hodenblasen umbilden und die Spermatocyten hier aus Mesodermzellen ihren Ursprung nehmen.

Ich glaubte schon, auf eine befriedigende Antwort dieser Fragen verzichten zu müssen, als ich endlich einige Stadien fand, welche den Schlüssel zu ihrer Lösung boten, und nach einer eingehenden Revision aller meiner Präparate zu folgender Auffassung der Hodenentwicklung gelangte:

Nachdem die Wucherung des Epithels der Centralhöhle eine Entwicklung, wie in Fig. 50 dargestellt, erreicht hat, hört sie auf, während die weitere Umbildung im Innern des Axensystems der Zellenmasse vor sich geht. Wir haben schon gesehen, wie an der Basis der Anlage in den grössern Axen Hohlräume und Canäle zum Vorschein kommen (Taf. 40, Fig. 48—51 *Mes*). Diese verbreiten sich nun bis in die kleinsten Verzweigungen des Axensystems, wobei sie auch stark erweitert werden, indem sie die umgebenden Epithelschichten zur Seite

schieben; und wenn man jetzt eine einzelne der ursprünglichen Fortsatzbildungen betrachtet, so sieht man, dass sie eine Verwandlung erlitten hat, die vollständig derjenigen entspricht, die wir bei der ganzen Hodenanlage durch einen Vergleich zwischen Parasiten von 40 und 50 mm Länge gefunden haben. Die Entwicklung hat uns nämlich gezeigt, dass der ursprüngliche Fortsatz eine compacte Axe enthält, an deren Stelle später ein Hohlraum tritt, der ringsum von der zunächst noch sehr dicken Basalmembran umschlossen wird, und nun findet man diesen Fortsatz in einen blind endigenden, verzweigten Schlauch verwandelt, dessen Wände aus folgenden Schichten bestehen: 1) aus einem niedrigen cubischen Epithel (durch Abplattung der früher hohen Epithelzellen gebildet), das nach innen von 2) der Basalmembran begrenzt wird, deren innere Fläche wiederum von 3) einer zusammenhängenden Schicht von niedrigen Mesodermzellen überzogen wird.

Indem nun diese Umbildung zu gleicher Zeit in den verschiedenen Fortsätzen, aus welchen die Hodenanlage sich zusammensetzt, vor sich geht, werden die Wände der erwähnten Blasen sehr dicht an einander gedrängt, worauf wieder eine innige Verschmelzung an einzelnen Stellen und eine Verbindung zwischen den Hohlräumen innerhalb der einzelnen Fortsätze (s. Taf. 41, Fig. 56—58) erfolgt.

Wenn man nun die Hoden bei einem beinahe geschlechtsreifen *Enteroxenos* betrachtet (Taf. 40, Fig. 52), so scheint es mir einleuchtend, dass die äussere der beiden Zellschichten, welche die Haut um die grossen Hohlräume bilden, aus einer Ausdehnung und daraus folgenden Abplattung der ursprünglichen Epithelbildungen hervorgegangen ist, während die innere Zellschicht als Mesodermbildung angesehen werden muss. Doch jetzt zeigt sich die Hodenanlage als eine Reihe völlig geschlossener Blasen, die nur durch die äussere Epithelschicht mit der Wand der Centralhöhle in Verbindung stehen, während der Zusammenhang zwischen den Mesodermzellen innerhalb und ausserhalb der Blasen aufgehoben ist.

---

Für meine eben dargestellte Auffassung spricht ein Vergleich zwischen zwei Schnittserien, von denen Fig. 51 und 53 einzelne Schnitte zeigen. Es wird dadurch kaum zweifelhaft, dass die Hohlräume der Hodenanlage in Fig. 53 mit den Mesodermeinbuchtungen in Fig. 51 homolog sind. Bei einer Verfolgung derjenigen

Serie, zu den Fig. 53 gehört, zeigt es sich nämlich, dass auch die seitlichen Hohlräume in derselben Beziehung zum Mesoderm stehen, wie auf dieser Figur der mittlere. — Weiter zeigt eine Untersuchung der basalen Theile der Hodenblasen (Fig. 55), dass auch hier die Blasenwand von 2 Zellschichten zusammengesetzt ist und durch einen Zwischenraum vom Centralhöhlenepithel getrennt; doch geht auf einzelnen Stellen (vgl. Taf. 41, Fig. 56—58) die Basalmembran der Hodenblasen in diejenige des Centralhöhlenepithels über. Dies deutet darauf hin, dass die früher länglich gestreckten Hodenzapfen jetzt durch die Erweiterung ihrer Axenhöhlen in die Breite ausgezogen sind, so dass das Epithel der Hodenblasen jetzt auf längern Strecken mit dem Epithel der Centralhöhle parallel verläuft (siehe Taf. 40, Fig. 55); und die Stellen, wo die Basalmembran eine Verbindung zwischen beiden hervorbringt, repräsentiren die Entstehungsstellen der Hodenzapfen aus der Centralhöhlenwand. — Wo mehrere Hodenzapfen verschmelzen (Taf. 41, Fig. 56—59; a, b u. c), bilden sich im basalen Theil der Hodenanlage kleine Bläschen, die innen von Epithelzellen begrenzt sind, und in diesen sind nie Spermatoocyten zu finden, während in denselben Stadien die peripheren Hohlräume der Zapfen von solchen angefüllt sind.

Wie schon hervorgehoben —, treffen wir im Innern der grossen Blasen eine ansehnliche Menge loser Zellen von verschiedener Grösse, die sich bei eingehender Untersuchung als die verschiedensten Stadien der Spermatoogenese offenbaren.

Ob die Zellen in der Wand mit diesen Spermatoocyten in einer genetischen Beziehung stehen, darüber lassen meine Präparate keine bestimmte Entscheidung zu. Theils ist nämlich mein Material dieser Stadien zu gering, theils auch mangelhaft conservirt, und ich kann daher meine Untersuchungen in diesem Punkt nicht als vollendet betrachten. Dasselbe gilt auch in Betreff der weitem Entwicklung der Spermatozellen; ich konnte hier die verschiedenen Stadien beobachten, die in Taf. 40, Fig. 54, und Taf. 41, Fig. 60 abgebildet sind; aber mein vorhandenes Material reichte auch in diesem Punkt nicht zu einer Combinirung dieser Stadien aus.

Von den Hoden wird kein Ausführungsgang gebildet; um in die Centralhöhle hinaus zu gelangen, müssen die Spermatozoen daher entweder activ durch die Hodenwand hindurch dringen, oder diese muss platzen und auf diese Weise den Spermatozoen einen Weg bahnen. Ich habe schon oben (S. 741) einige Gründe angeführt, welche die

erstere von diesen Auffassungen befürworten; aber mit absoluter Sicherheit kann ich diese Frage noch nicht beantworten.

Wir haben nun die postembryonale Entwicklung des *Enteroxenos* bis zur Geschlechtsreife des Individuums verfolgt, und ich will hier zum Schluss noch in ein paar Worten sein weiteres Schicksal erwähnen. Die eben geschlechtsreifen Individuen haben eine Länge von 6—8 cm, aber auch nach dieser Zeit schreitet das Wachstum weiter, bei einigen bis zu der doppelten Länge, 12—15 cm, während sich unterdessen die befruchteten Eier in der Centralhöhle des Parasiten zu Larven ausbilden. Wie oben angeführt, wird zu dieser Zeit nach und nach jede Verbindung zwischen dem Thier und dem Wirth gelöst, und immer wird man die grössten Parasiten lose in der Leibeshöhle der Holothurien gelegen vorfinden. Während das Thier an Länge zunimmt, werden seine Epithelien immer dünner, so dass das Mutterthier in dem Augenblick, wo die Larven im Begriff sind, auszuschlüpfen, einer jeden Berührung gegenüber sehr wenig widerstandsfähig ist. Solange es sich indessen in der Leibeshöhle des Wirths befindet, ist es einer solchen nicht ausgesetzt, und wie ich in den folgenden Capiteln darthun werde, erachte ich es für unzweifelhaft, dass die Larven dem Mutterthier nicht eher entschlüpfen, als bis dieses seinen Wirth verlassen hat.

#### Capitel IV.

##### Zusammenfassung der Resultate.

Man kann drei verschiedene Abschnitte im Leben des *Enteroxenos östergreni* unterscheiden, von welchen der erste und der letzte, die Embryonalentwicklung und die Entwicklung als Parasit, der Beobachtung zugänglich gewesen sind, während der dazwischen liegende Abschnitt, der Sprung von der fertig entwickelten Larve bis zu dem kleinen Parasiten, dagegen nur durch die aus den bekannten Abschnitten sich ergebenden Schlussfolgerungen beleuchtet werden kann.

Ich werde im Folgenden erst in kurzen Zügen die Hauptpunkte unserer Kenntniss über *Enteroxenos* zusammenfassen, so weit sich diese auf directe Beobachtungen stützt, um nachher die Verhältnisse zusammenzustellen, die zur Erleuchtung dieses Abschnittes dienen

können, über welchen noch keine unmittelbaren Beobachtungen vorliegen.

*Enteroxenos östergreni* kommt aussen am Darmcanal bei *Stichopus tremulus* schmarotzend vor. In der Regel ist er am Vordertheil desselben befestigt; ausnahmsweise wird er auch an der Kloake, am Oviduct und an den Wasserlungen gefunden. Grosse Individuen werden oft frei in der Leibeshöhle des Wirthsthiers angetroffen. Der Parasit ist vollständig mit Schichten aus Bindegewebe und Endothel überzogen, welche dem Wirthsthier angehören und mit den entsprechenden Gewebelementen der Darmwand desselben in organischer Verbindung stehen.

Ausser dem Epithel und der Musculatur der Haut besitzt der Parasit keine andern Organe als Flimmercanal, Ovarium und Hoden, welche alle in die grosse Centralhöhle, die sich durch die ganze Länge des Thiers hinzieht, münden. Der Flimmercanal bildet die einzige Verbindung mit der Aussenwelt.

Die Embryonalentwicklung geht in der Centralhöhle des Mutterthiers vor sich, in welcher die Eier gruppenweise, in grössere oder kleinere Kugeln geordnet, liegen.

Die Furchung des Eies ist die eines typischen Gastropoden, und die Larve wird mit den gewöhnlichen Larvenorganen, Velum, Otolithen, Fussdrüsen, einer vollständig entwickelten Schale und Operculum ausgestattet.

Die postembryonale Entwicklung beginnt im Innern des Bindegewebes der Darmwand des *Stichopus tremulus*. Während die wenigen und primitiven Organe des Parasiten angelegt werden und sich entwickeln, wächst er von der Darmwand des Wirths in dessen Leibeshöhle hinaus, jedoch ohne die äussersten Zellenschichten der Darmwand zu durchbrechen und diese vor sich her drängend.

Der Parasit ist im ersten Stadium kugelförmig und besteht aus 2 concentrischen Zellenschichten, zwischen denen sich lose Mesodermzellen finden.

Die äussere Zellenschicht bildet die Epithelschicht der Haut, nimmt aber an der Organbildung keinen weitem Antheil. Die innere Zellenschicht stellt die Begrenzung sowohl der grossen Centralhöhle als die des Flimmercanals dar und spielt auch bei der Bildung der Hoden eine Rolle.

Als Mesodermbildungen zeigen sich Musculatur, Bindegewebe, Ovarium und Spermazellen.

Die Geschlechtsreife tritt ein, wenn das Individuum ungefähr seine halbe Körperlänge (6—8 cm) erreicht hat. Eier und Sperma werden in die Centralhöhle entleert.

Nach dieser Zusammenfassung gehe ich nun zu der Betrachtung des Abschnitts über, in welchem wir die Entwicklung des Thiers nicht haben verfolgen können. Es tritt uns hier die Frage entgegen:

Was geschieht mit der Larve von dem Augenblick an, wo wir sie vollständig entwickelt in der Centralhöhle des Mutterthiers vorfinden, bis zu dem Zeitpunkt, in dem wir sie wieder als einen kleinen, kugelförmigen Parasiten im Bindegewebe des Holothuriendarms treffen? Wie ist sie dahin gekommen? Und welche Verwandlungen hat ihr Bau bei dieser Wanderung erfahren? — Der erste Punkt, der vor der Beantwortung dieser Fragen erledigt werden muss, ist folgender:

Wird die Larve, bevor ihre weitere Entwicklung anfängt, in ein anderes Individuum des *Stichopus tremulus* übergeführt, oder wird die Ausbildung des *Enteroxenos* in demselbem Wirthsthier, auf welchem auch das Mutterthier schmarotzt hat, vollendet?

Wie ich unten zeigen werde, giebt es meiner Auffassung nach gewichtige Gründe, die unbedingt für die erstere dieser beiden Möglichkeiten sprechen, dass also die postlarvale Entwicklung des *Enteroxenos* regulär erst dann ihren Anfang nimmt, wenn die Larve in eine andere Holothurie eingeführt worden ist.

Die erwachsenen Parasiten, in deren Centralhöhle sich vollständig entwickelte Larven befinden, werden in der Regel frei in der Leibeshöhle der Holothurien gefunden, oder sie sind vermittels ihrer fadenförmigen vordern Partie nur noch ganz lose mit deren Darmwand verbunden, und so ist in Folge dessen nicht anzunehmen, dass die Larven direct von dem Wirthsthier nach dem Darmcanal des Wirths hinübergeleitet werden können. Eine solche Ueberführung müsste durch den Flimmercanal des Parasiten geschehen. Aber abgesehen davon, dass diese Annahme schon wegen des engen Lumens desselben wenig Wahrscheinlichkeit besitzt, wird sie auch durch den Umstand völlig ausgeschlossen, dass der ganze Flimmercanal bei den erwachsenen Parasiten stark degenerirt ist, wenn nicht schon jede Verbindung zwischen dem Parasiten und der Darmwand des Wirths vollständig abgebrochen ist.

Die einzige Möglichkeit für ein Eindringen der Larve in die Darmwand des ursprünglichen Wirths wäre, dass die Larven in Folge

eines Zerplatzens der Haut des Mutterthiers sich in die Leibeshöhle des *Stichopus* entleerten und dass sie von hier aus activ in die Darmwand eindringen könnten. Dies ist aber aus folgenden Gründen nicht glaubhaft.

Wenn wir die Larve zum ersten Mal wiedertreffen, nachdem sie ihre Existenz als Parasit begonnen hat, liegt sie innen im Bindegewebe des Holothuriendarms eingebettet, gerade an der Grenze gegen das Darmepithel hin; wäre sie von der Leibeshöhle her eingedrungen, so hätte sich also die Larve durch das Endothel der Leibeshöhle und durch die beiden Muskelschichten des Darms hindurcharbeiten, ferner die Bindegewebsschicht bis zu ihrer innersten Grenze durchbohren müssen, um dann während ihrer postlarvalen Entwicklung wieder in die Leibeshöhle hinaus zu wachsen, dies Mal jedoch ohne durch die Endothelschicht hindurch zu brechen. Bei einer genauen Untersuchung von Schnitten durch einen Holothuriendarm mit solchen kleinen Parasiten wird findet sich nichts, was darauf hindeuten könnte, dass die Larve von der Leibeshöhle eingedrungen wäre; denn sowohl die Endothelschicht als die kräftige Musculatur und der äusserste Theil des Bindegewebes sind vollständig unbeschädigt geblieben, während dagegen das Darmepithel innerhalb der Stelle, wo der Parasit sich befindet, stets etwas verletzt erscheint. Hier könnte man freilich einwenden, dass die in Folge des Eindringens der Larve erfolgte kleine Zerstörung des Endothels und der Musculatur sich schon wieder hergestellt hätte und dass die Verletzung des Darmepithels irgend einem Fehler beim Präpariren zugeschrieben werden könnte. — Wenn ich daher diese Thatsache kaum als beweisend hinstellen kann, so begünstigt sie doch die Auffassung, dass die Larve in die Darmwand vom Darmlumen des Wirths aus und nicht von seiner Leibeshöhle her eingedrungen sei.

Dafür spricht ferner die Ueberlegung, dass man unter der Voraussetzung, dass die Larven in der Leibeshöhle der Holothurien frei werden, kaum eine plausible Erklärung für das Auftreten des *Enteroxenos* nur an einzelnen, bestimmten Stellen des Wirthsthiers geben kann.

Ich habe früher erwähnt, dass das Mollusk gewöhnlich nur auf dem vordersten Theil des Darmcanals der Holothurien sich findet und dass ich ausnahmsweise ein wohl entwickeltes Individuum und nicht selten kleinere Exemplare von *Enteroxenos* an der Kloake des *Stichopus* antraf, sowie dass ich auf den Wasserlungen eine aus 6 kleinen Parasiten bestehende Gruppe und schliesslich 2 kleine Indi-

viduen gerade an der Ausmündung des Oviducts einer Holothurie vorfand.

Nimmt man an, dass die ganze Menge Larven, die in der Centralhöhle eines *Enteroxenos* sich finden, in die Leibeshöhle des Wirthsthiers entleert würden und dass sie nach kürzerer oder längerer Zeit sich an den Wänden derselben festzusetzen versuchen würden — wie kann man sich dann dieses auf bestimmte Partien beschränkte Auftreten des Parasiten erklären? Warum findet man ihn nur an einem kleinen, begrenzten Theil des Darmcanals und nicht an andern Stellen der Wandungen der Leibeshöhle?

Diese letztere ist ja überall von demselben Endothel ausgekleidet, und die Bedingungen des Eindringens der Larve sind in so fern an allen Stellen gleich günstig. Man könnte freilich denken, dass die Larven wirklich überall in das Endothel der Leibeshöhle eingedrungen wären, aber dass sie die nothwendigen Voraussetzungen für ihre weitere Entwicklung nur an der Darmwand vorfanden; man könnte sich ferner denken, dass die Festsetzung der Larve über den ganzen Darmcanal hin stattgefunden habe und dass sämtliche Parasiten ihre postlarvale Entwicklung hier angefangen hätten, dass aber dann der Darmcanal mit den auf ihm haftenden Parasiten in Folge irgend einer Irritation ausgestossen worden wäre und sich wieder neu gebildet hätte, so dass auf diese Weise das Gebiet der Parasiten auf den vordersten, immer zurückbleibenden Theil des Darms beschränkt worden wäre.

Aber dieser Annahme wird eben durch die erwähnten Ausnahmefälle widersprochen, in denen die Parasiten auf der Kloake, am Oviduct und an den Wasserlungen vorkamen. Dass man sie am Oviduct und an den Wasserlungen finden kann, zeigt nämlich, dass auch ausserhalb des Darmcanals die nöthigen Bedingungen für die Entwicklung des Parasiten sich finden; und durch den — nicht so seltenen — Fall, dass die Parasiten an der Kloake festsitzen, wird auch die erwähnte Annahme ausgeschlossen, dass der Darm der Holothurien ausgestossen und wieder regenerirt sein könnte, nachdem die Larven in seine Wandungen hineingedrungen wären. Und dass die Bedingungen zur Entwicklung des Parasiten an der Kloake oder gar an den Wasserlungen und am Oviduct so viel günstigere sein sollten als an der Mitte des Darmcanals, ist wohl kaum anzunehmen, und man kann auch hierin nicht die Ursache erblicken zu dem regulären Auftreten des *Enteroxenos* am vordersten und nicht selten am hintersten Theil des Darmcanals, aber nie an der Mitte desselben.

Die einzige plausible Erklärung ist die, dass die Larven nur in

die erwähnten Stellen eingedrungen sind. Und betrachtet man diese Stellen, an denen die Parasiten gefunden werden, näher, so zeigt sich, dass es eben solche sind, wo es der Larve leicht möglich gewesen ist, von aussen in die Holothurie hineinzukommen, nämlich durch Mund, Analöffnung und Oviduct.

Es unterliegt also, meiner Meinung nach, keinem Zweifel, dass die Larve des *Enteroxenos* in ein neues Individuum von *Stichopus tremulus* übergeführt wird, bevor die postlarvale Entwicklung anfängt, und jetzt drängt sich die Frage auf: Auf welche Weise findet diese Ueberführung statt?

Der mit Larven angefüllte *Enteroxenos*, der frei in der Leibeshöhle der Holothurien liegt, könnte aus dieser hinausgelangen entweder durch den Tod und die Auflösung des Wirths oder auch dadurch, dass die Parasiten mit dem Darmcanal des Wirthsthiers ausgestossen werden.

Das letztere ist wohl gewöhnlich der Fall, und man hat beim Sammeln von *Stichopus* die Gelegenheit, diesen Process zu beobachten, durch welchen ein oder mehrere Parasiten mit dem Darm und den Wasserlungen des *Stichopus* ausgestossen werden.

Damit die Larven nun aus der Hülle des Mutterthiers befreit werden, ist es nothwendig, dass dessen Haut zerreisst. Viele Umstände deuten auch darauf hin, dass der Untergang des Mutterthiers nahe bevorsteht, wenn die Larven ihre Entwicklung vollendet haben. Seine Haut ist nämlich an mehreren Stellen blasenförmig aufgetrieben, dünn und durchsichtig, und der vom Wirth gelieferte Ueberzug, dessen Verbindung mit dem Muttergewebe aufgehört hat, ist schon stark dem Verfall anheimgefallen und löst sich in grossen Fetzen von dem Epithel des Parasiten ab.

Ich habe Gelegenheit gehabt, zu sehen, wie einmal ein *Stichopus* mit seinem Darmcanal 3 Parasiten aussties, von welchen 2 eine bedeutende Grösse hatten (12—15 cm). Der eine von diesen zerplatzte sogleich nach dem Auswerfen in Folge einer Bewegung des Gefässes, in welchen ich ihn gebracht hatte, während der andere, der in vollständiger Ruhe gehalten wurde, sich noch am folgenden Tage unverändert zeigte. Aber durch eine leise Berührung mit einer Pincette zerriss eine der Blasen, und die kleinen, mit Larven angefüllten Kugeln strömten in dichter Folge aus der entstandenen Oeffnung heraus, während die Blase in Folge davon nach und nach zusammenschrumpfte. Es ist unzweifelhaft, dass nur der innere Druck des Mutterthiers dieses Ausströmen der Larven bewirkt hat, da die Beschädigung nur schwach

und an der obern Fläche desselben stattfand, während der Parasit sonst die ganze Zeit in völliger Ruhe gehalten wurde. Die andern Blasen, die durch contrahirte Stücke von der verletzten Blase getrennt waren, hatten keine Veränderung erlitten, und keine Kugel war aus einer Blase in eine andere hinüber passirt. Im Gegensatz zu dem Parasiten selbst, der in Folge der leichtesten Berührung zerstört wurde, zeigten die kleinen Kugeln, welche die Larven einschliessen, eine verhältnissmässig grosse Widerstandsfähigkeit.

Wahrscheinlich geht die Befreiung der Larven in der Natur in ähnlicher Weise vor sich. Ein Parasit, der, nachdem er aus seinem Wirthsthier ausgestossen worden ist, unbeschützt auf dem Meeresboden liegt, wird ohne Zweifel nach kurzer Zeit auf irgend eine Weise eine Verletzung der Haut erfahren, durch welche in Folge der Spannung der aufgetriebenen Partien dann die Larven nach aussen entleert werden.

---

Wir gehen jetzt zu der Frage über, wie die Larven, nachdem sie aus der Centralhöhle des Mutterthiers hinausgelangt sind, in einen neuen Wirth hineingelangen — ob sie möglicher Weise mehrere Wirthsthiere passiren, ehe sie zuletzt bei *Stichopus tremulus* Geschlechtsreife erreichen — oder ob die Larven überhaupt kein freies Dasein führen, indem sie schon, bevor dies begonnen hat, von einem neuen Wirth aufgenommen werden.

Auf diese Fragen vermag ich nur wenig erschöpfende Antworten zu geben; aber ich möchte doch auf einen Umstand hinweisen, der die letzte Annahme, dass die Larven niemals ganz frei werden, unterstützt.

Nach den frühern Ausführungen tritt *Enteroxenos* in der Regel nur am vordersten Theil des Holothuriendarms auf; aber auch innerhalb dieses begrenzten Feldes zeigen sich die Parasiten nicht gleichmässig vertheilt. Wie wir gesehen haben, ist es, wenn man Schnittserien durch ein Darmstück mit sehr jungen Individuen untersucht, auffallend, dass man eine ganze Reihe von Schnitten betrachten kann, ohne auf einen einzigen Parasiten zu stossen, bis plötzlich an einem kleinen, beschränkten Stück der Darmwand eine ganze Menge zum Vorschein kommen, alle gleich über den ganzen Umkreis des Darms vertheilt und annähernd von derselben Grösse; — diese Erscheinung wiederholt sich dann in Zwischenräumen mehr oder weniger ausgeprägt; und man wird immer von den jüngsten Parasiten entweder gar keine

oder eine Anzahl beisammen finden<sup>1)</sup>; — sie treten mit andern Worten gruppenweise und sehr selten vereinzelt auf. Diese gruppenweise Anordnung könnte dadurch hervorgerufen worden sein, dass die Larven, noch zu den früher erwähnten Kugeln verbunden durch den Mund des *Stichopus* gleichzeitig mit seiner Nahrung aufgenommen werden. Wenn dann im Darmcanal desselben die Kugelhaut aufgelöst wird, werden auf einmal alle Larven frei und drängen sich darauf durch das Darmepithel nach allen Seiten hinaus.

Auch auf der Kloake finden sich die Parasiten in Gruppen geordnet — und eine Gruppe von 6 Parasiten wurde an den Wasserlungen angeheftet gefunden — gerade am Ausgangspunkt der beiden Zweige derselben. Dass die kleinen, mit Larven versehenen Kugeln auch auf diesem Wege — durch die Kloake — in die Holothurien hinein gelangen können, ist nicht unwahrscheinlich, wenn man die fortdauernde Strömung des Wassers von und nach den Wasserlungen in Betracht zieht; die Kugeln, die nach dem Zerplatzen des Mutterthiers auf dem feinen Sandboden zerstreut liegen, auf welchem die Holothurien leben, können sehr leicht in dem Wasserstrom hinauf gewirbelt werden und auf diese Weise in die Kloake und von da in die Wasserlungen hineindringen.

Nur für den einen Fall, in welchem 2 Parasiten an dem Oviduct der Holothurien gefunden wurden, ist es nicht annehmbar, dass die Larven passiv in das Wirthsthier aufgenommen wurden, sondern dass sie activ eingewandert sind, nachdem sie, in Folge irgend einer äussern Einwirkung auf die Kugelhaut, schon auf dem Meeresboden frei geworden sind.

Die erwähnte Thatsache, dass die Parasiten gruppenweise innerhalb der Holothurien auftreten, liesse sich nun schwer erklären unter der Voraussetzung, dass die Larven nach einem freien Dasein — activ oder passiv — in den Wirth gelangten; doch sind hier mehr Beobachtungen nöthig, ehe dieser Punkt als aufgeklärt betrachtet werden kann. Ich habe z. B. niemals Molluskenlarven im Darminhalt bei den

---

1) Bezüglich der vollständig ausgebildeten Parasiten ist das Verhältniss nicht dasselbe; man kann nämlich sehr oft nur ein einzelnes Individuum von diesen in einem *Stichopus* antreffen. Dieser Umstand bildet aber doch keinen Widerspruch zu dem oben erwähnten; indem er darin seinen Grund haben kann, dass ein Theil der eindringenden Larven auf einer frühen Stufe ihrer Entwicklung stehen geblieben sind, während andere vielleicht schon durch einen frühern Darmwechsel aus dem Wirthsthier ausgestossen wurden.

Holothurien entdecken können, ich habe sie auch nicht im Epithel des Darms auf ihrem Wege in das Bindegewebe gesehen, und so lange diese Lücke in der Beobachtungsreihe nicht durch zukünftige Untersuchungen ausgefüllt ist, kann keine gut begründete Hypothese aufgestellt werden über das weitere Schicksal der Larve, nachdem dieselbe die Centralhöhle des Mutterthiers verlassen hat.

Noch ferner steht die Antwort auf die zweite Hauptfrage: Welche Veränderungen hat der Bau des *Enteroxenos* erfahren beim Uebergang von Larve in den Parasiten?

Diese Metamorphose geht wahrscheinlich im Verlauf eines sehr kurzen Zeitraums vor sich und zwar in so durchgreifender Weise, dass das Schicksal der verschiedenen Organe nur schwer zu verfolgen ist, besonders weil die geringe Grösse der Objecte jeder Untersuchung über diese Stadien grosse Schwierigkeiten in den Weg legt.

Ich habe mehrmals eigenthümliche Ansammlungen fremder Zellen im Bindegewebe der Darmwand des *Stichopus* gesehen und bin geneigt, diese als dem Parasiten angehörig zu betrachten, sowohl in Folge der Grösse, als auch in Folge ihres Platzes im Wirthsthier. Ich darf aber keineswegs behaupten, dass diese Bildungen ein Zwischenstadium zwischen Larve und Parasiten repräsentirten; im Gegentheil machen sie mit ihren ungeordneten, körnigen Zellen den Eindruck der Degeneration, und möglicher Weise stellen sie Parasiten vor, die aus irgend einem Grunde in ihrer Entwicklung gehemmt wurden und jetzt zu Boden gehen.

Aber, wie auch diese Bildungen zu deuten sein mögen, so werden wir darin doch nicht den Schlüssel finden zur Lösung der Frage nach der Verwandlung der Larve bei ihrem Uebergang zu parasitischer Lebensweise.

Bei einem Versuch, die Organe des geschlechtsreifen *Enteroxenos* zu deuten, erhebt sich zuerst die Frage, ob man in diesen die Organanlagen der Larve wiederzufinden erwarten darf, ob sie, mit andern Worten, als homolog mit den entsprechenden Organen anderer, frei lebender Mollusken betrachtet werden können. Und da man auf diese erste Frage keine sichere Antwort geben kann, so wird in Betreff der Verwandlungsvorgänge selbst jede Annahme auf einem sehr unsichern Boden stehen.

Wenn wir einen Rückblick auf den Bau des geschlechtsreifen *Enteroxenos* werfen, so finden wir von innern Organen ausser dem hermaphroditischen Geschlechtsapparat nur den kurzen und engen

Flimmercanal, der zusammen mit den Geschlechtsdrüsen in die grosse Centralhöhle einmündet.

Was ist nun die Bedeutung dieses Flimmercanals und der Centralhöhle? Können dieselben mit irgend welchen Organen der frei lebenden Gastropoden verglichen werden, oder sind sie vielleicht als eigenthümliche Neubildungen zu betrachten, die als Anpassungen an die parasitäre Lebensweise entstanden sind?

Der Flimmercanal bildet, wie oben gezeigt, eine offene Verbindung zwischen Wirth und Parasit, indem er auf der einen Seite an der Oberfläche des *Enteroxenos* an dessen festgeheftetem Ende mündet und andererseits sich in den grossen Hohlraum im Innern desselben öffnet. — Sonst findet man die Oberfläche von *Enteroxenos* nirgends durchbrochen, und der Flimmercanal bildet also die einzige offene Verbindung mit der Aussenwelt überhaupt.

Es liegt dann zuerst nahe, diesen Apparat als einen stark reducirten Darmcanal anzusehen, indem man dessen Ausmündung an der Oberfläche als Mundöffnung betrachtet und die Uebergangsstelle zwischen Flimmercanal und Centralhöhle als Analöffnung. — Aber ich muss gestehen<sup>2</sup>, dass ich bei dem Flimmercanal keine Eigenschaften gefunden habe, die ihn bestimmt als den Darm des Thiers charakterisiren; und wahrscheinlich ist der bei der Larve angelegte Darmcanal später rückgebildet, und der Flimmercanal repräsentirt irgend ein unserm Parasiten eigenthümliches Organ, dessen Function uns noch nicht bekannt ist.

Welche Bedeutung der Flimmercanal im Leben des *Enteroxenos* auch haben mag, so ist seine Rolle zur Zeit der Geschlechtsreife des Thiers schon ausgespielt. Um diese Zeit fängt nämlich eine Degeneration des ganzen proximalen Theils des Parasiten an, und damit folgt auch eine solche des Flimmercanals; sein Lumen verschwindet, und die Epithelschicht an seinen Wänden wird immer niedriger.

Nicht viel weiter kommen wir bei einer Betrachtung der Centralhöhle des *Enteroxenos*. Sie erstreckt sich durch die ganze Länge des Thiers, in sie werden die Geschlechtsproducte entleert, und auch der Flimmercanal mündet hier. Ihrer Function nach würde die Centralhöhle am besten mit der Mantelhöhle der frei lebenden Gastropoden zu vergleichen sein, während ich nicht behaupten kann, dass sie auch eine dieser homologe Bildung sei<sup>1</sup>).

1) In Uebereinstimmung mit SCHIEMENZ's Hypothese von der Phylogenie der entoparasitischen Gastropoden wäre wohl die Centralhöhle als

Wenn wir in der Ontogenie des *Enteroxenos* eine Deutung seiner Organe suchen, so stossen wir auch hier auf unüberwindliche Schwierigkeiten, indem wir keine Continuität finden zwischen der Larvenentwicklung und der Entwicklung als Parasit. — Und aus der letztern allein ist nichts zu schliessen. Der Parasit ist zuerst mikroskopisch klein und aus zwei Zellschichten aufgebaut, die einander als concentrische Kugelflächen umschliessen und zwischen welchen einzelne zerstreute Zellen liegen; aus dieser primitiven Anlage entwickelt sich dann der grosse geschlechtsreife *Enteroxenos*. Bei einer Betrachtung dieser Entwicklung ist man leicht versucht, die zwei ursprünglichen Zellschichten des Parasiten mit dem Ektoderm und Entoderm einer Gastrula zu vergleichen und daraus Schlüsse auf die Abkömmlinge dieser Schichten zu ziehen; aber wenn man bedenkt, dass der kleine Parasit keine Neubildung ist, sondern vielmehr in Folge einer Verwandlung der schon stark differenzirten Larve entstanden ist, dann verlieren alle solche Schlüsse ihren Werth.

Ich halte es daher für das Beste, vorläufig von allen weitem Erklärungsversuchen abzusehen und befriedigendere Resultate bezüglich des ganzen Entwicklungsganges abzuwarten.

### Capitel V.

**In welchem Verhältniss steht *Enteroxenos östergreni* zu den bisher bekannten entoparasitischen Gastropoden, *Entoconcha mirabilis* MÜLLER und *Entocolax ludwigi* VOIGT?**

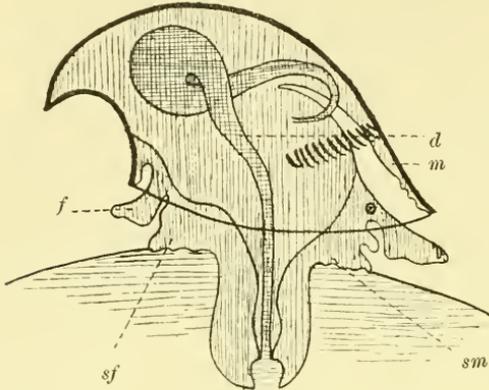
In den letzten Jahren wurden eine ganze Reihe von Gastropodenarten gefunden, die als Schmarotzer an verschiedenen Echinodermen leben, und zwar die meisten als Ektoparasiten. Durch die Untersuchungen von SARASIN und später von KÜKENTHAL ist bei diesen eine stufenweise Entwicklung von eigenthümlichen Organen, Scheinmantel und Scheinfuss, nachgewiesen, Organe, die nur bei parasitisch lebenden Formen nachweisbar sind und hier um so stärker entwickelt, je inniger die Verbindung zwischen Wirth und Parasit, d. h. je tiefer das Mollusk in die Haut des Echinoderms eingedrungen ist (siehe Fig. B).

Die Kenntniss der entoparasitischen Mollusken steht dagegen nicht auf einer hohen Stufe. Früher sind nur zwei Arten von solchen näher

eine Scheinmantelhöhle zu betrachten. Ich werde im nächsten Capitel die Gründe angeben, warum ich seine Hypothese nicht ohne weiteres annehmen kann.

beschrieben worden, *Entoconcha mirabilis* MÜLLER (6) und *Entocolax ludwigi* VOIGT (10)<sup>1)</sup>; diese beiden Arten zeigen eine so abweichende Form, dass man sie — ohne die Embryologie zu kennen — kaum

Fig. B, a



b

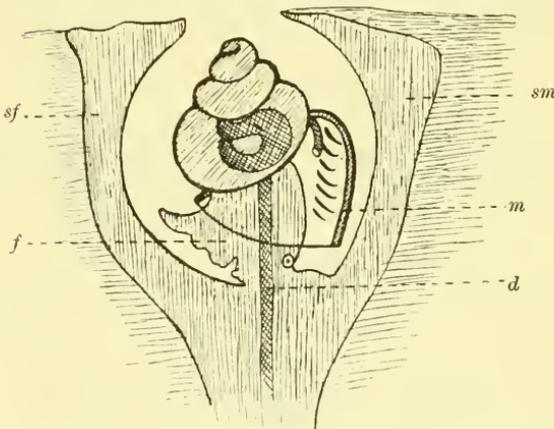


Fig. B. Entwicklung von Scheinfuss und Scheinmantel bei Ektoparasiten.

a *Tycha ectoconcha* (nach SARASIN); b *Stilifer linckiae* (nach SARASIN).

d Darm; f Fuss; m Mantel; sf Scheinfuss; sm Scheinmantel.

als Mollusken erkennen würde. Und obwohl

die ursprünglichen Untersuchungen über diese Arten mit der grössten Sorgfalt ausgeführt wurden, können sie doch nicht als eine genügende Grundlage betrachtet werden für ein volles Verständniss der Bedeutung der verschiedenen Organe, da die Untersuchung über *Entoconcha mirabilis* schon im Jahre 1852 vorgenommen wurde, also ohne die Hilfsmittel der modernen

Technik, und da VOIGT'S Beschreibung von *Entocolax ludwigi* nur auf der Beobachtung eines einzigen Individuums fusst. In Betreff dieser beiden Arten stehen daher eine Reihe Fragen unbeantwortet, und man hat für die verschiedensten Deutungen noch freies Feld.

1) Später ist eine vorläufige Beschreibung einer neuen Art, *Entocolax schiemenzi* VOIGT, im Zool. Anz., V. 24, No. 643 erschienen.

Ein interessanter Versuch einer solchen Deutung wurde von SCHIEMENZ (8) gemacht. Er glaubt, zwischen den Ektoparasiten *Tycho ectoconcha* und *Stilifer linckiae* SARASIN einerseits und den Entoparasiten *Entocolax* und *Entoconcha* andererseits einen phylogenetischen Zusammenhang zu finden, und zwar so, dass die Ektoparasiten während eines immer tiefern Eindringens in die Haut des Wirththiers sich in Entoparasiten verwandelt haben. Ihre Anatomie ist indessen einer vollständigen Umwandlung unterworfen worden, indem sich die parasitischen Organe — Scheinmantel und Scheinfuss — immer stärker entwickelten, bis sie schliesslich den wesentlichsten Theil der Oberfläche des Thiers ausmachten, während alle andern Organe dem entsprechend reducirt wurden, übereinstimmend mit den nunmehrigen Forderungen der parasitischen Lebensweise.

Obschon auch der hier beschriebene neue Entoparasit, *Enteroxenos östergreni*, sich unschwer in SCHIEMENZ's Schema einfügen liesse — vielleicht als das letzte Glied der Reihe —, so finde ich doch in den Resultaten meiner Untersuchung keinen Anlass dazu. In der Ontogenie des *Enteroxenos* — soweit sie bekannt ist — findet man nichts, was auf eine Scheinmantelbildung hindeuten könnte, und wenn auch keine einzelne Thatsache die SCHIEMENZ'sche Hypothese direct widerlegt, so giebt doch die ganze Entwicklung ein Bild, das sehr verschieden ist von dem, was uns dieselbe vorführt.

Ich halte es überhaupt nicht für möglich, auf dem jetzigen Standpunkt unserer Kenntnisse eine wohl begründete Auffassung bezüglich der Phylogenie der entoparasitischen Gastropoden auszusprechen; hierfür ist das Material an Beobachtungen viel zu klein, und wenn auch künftige Untersuchungen vielleicht die Wahrheit der SCHIEMENZ'schen Hypothese darthun werden, so finde ich doch, dass die Lücke in der Kenntniss der Ontogenie der Entoparasiten ausgefüllt werden muss, ehe man berechtigt ist, deren Organe als homolog zu betrachten mit denjenigen der frei lebenden Mollusken oder sogar der Ektoparasiten.

Auf der andern Seite sind die drei bis jetzt bekannten Entoparasiten in vielen Beziehungen unter sich ähnlich, und ich würde mich dann vorläufig darauf beschränken, einen Vergleich zwischen diesen anzustellen, ohne auf die Ektoparasiten Rücksicht zu nehmen.

---

*Entocolax ludwigi*<sup>1)</sup> lag nur in einem einzigen Exemplar vor,

1) Nachdem mein Manuscript schon eingeliefert war, ist es zu meiner Kenntniss gekommen, dass VOIGT 2 Exemplare einer andern

und sein Bau wurde — so weit es an dem einen nicht sehr gut conservirten Exemplar möglich war — mit grosser Sorgfalt von VOIGT untersucht.

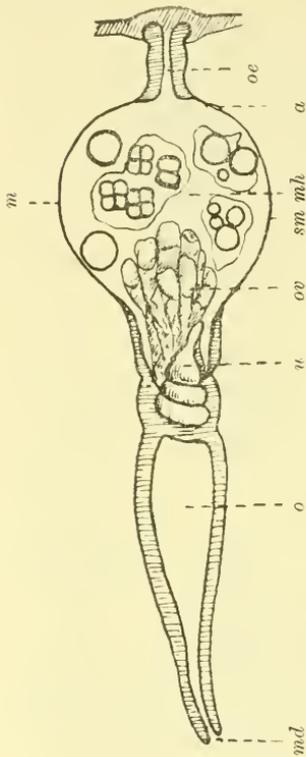


Fig. C. Uebersichtsbild über die Organisation von *Entocolax ludwigi* (nach VOIGT).

*m* (sm) Mantel; *mh* Mantelhöhle; *o* Organ unbekannter Function; *oe* Oesophagus; *ov* Ovarium; *u* Uterus.

Deutung der Organe nach SCHIEMENZ:

*a* Oeffnung zwischen Scheinfuss und Scheinmantel; *m* Scheinfuss; *mh* Scheinmantelhöhle; *o* Darm (*md* Mund); *oe* Fussdrüse; *ov* Ovarium; *sm* Scheinmantel; *u* Uterus.

Ein genaues Studium seiner Beschreibung und seiner Abbildungen verschaffte mir den Eindruck, dass die Darstellung der wirklichen Verhältnisse in allen Punkten zuverlässig war, wenn auch seine Deutung der Organe in verschiedenen Richtungen Einwände zulässt.

VOIGT's Auffassung <sup>1)</sup> ist die, dass der Parasit mit seinem vordersten Ende an das Wirththier angeheftet sei (s. Fig. C) — in dieser Partie findet er die Mundöffnung und das vorderste Darmstück. Die kuglige Anschwellung betrachtet er als modificirte Mantelhöhle, und die Einstülpung am hin-

tersten Ende des Thiers ist er geneigt, als „ein unserm Parasiten eigenthümliches Organ anzusehen, welches sich bei den übrigen Gastropoden nicht findet“.

Die Generationsorgane bestehen aus Ovarium und Oviduct, der am Grund eines Uterus einmündet, welcher letzterer sich wieder in die

*Entocolax*-Art untersucht hat, und dass er dadurch seine frühern Beobachtungen zum Theil berichtigen und ergänzen konnte. Er war auch so freundlich, mir die Hauptresultate brieflich mitzutheilen und Skizzen und Photographien seiner Abbildungen zu schicken; und da eine vorläufige Mittheilung seiner Resultate schon erschienen ist (11), konnte ich aus meinem Manuscript einzelne Erwägungen auslassen, die durch seine neuen Untersuchungen überflüssig geworden waren.

1) Nach seinen neuesten Untersuchungen ist VOIGT in der Hauptsache zu dem Standpunkt übergetreten, der von SCHIEMENZ eingenommen wird, und die SCHIEMENZ'sche Hypothese kommt so jetzt allein in Frage.

Mantelhöhle öffnet. Gerade am Eintritt des Oviducts in den Uterus endigt auch ein offener Canal, der von einem Receptaculum seminis herkommt. In der Nähe vom Uterus mündet auch ein sackförmiges Organ, das als Niere gedeutet wurde.

Im Gegensatz zu obiger Meinung verlegt nun SCHIEMENZ (8) in Uebereinstimmung mit seiner Hypothese die Mundöffnung des Parasiten an das Ende des Thiers, das frei in der Leibeshöhle des Wirthsthiers liegt. Nach seiner Ansicht führt der Mund in den blind endigenden Darmcanal, und in der kugligen Auftreibung erblickt er nicht die Mantelhöhle, sondern eine von den stark entwickelten Organen, dem Scheinmantel und Scheinfuss, umgebene Scheinmantelhöhle, wobei Scheinmantel und Scheinfuss, abgesehen von einer kleinen Oeffnung, vollkommen zusammengewachsen sind.

Hinsichtlich der Erklärung der Generationsorgane stimmen die Verfasser im Wesentlichen mit einander überein, obschon ihre Auffassungen in einzelnen Punkten bezüglich des Baues und des Befruchtungsprocesses einander widersprechen.

Den cylindrischen Theil des *Entocolax*, mittels dessen er angeheftet ist, betrachtet SCHIEMENZ als den stark modificirten Fuss, und den Canal, der diesen durchbohrt, sieht er als eine Fussdrüse an. Um diese nicht offen in die Scheinmantelhöhle münden zu lassen, setzt er die Existenz einer Haut zwischen den beiden Hohlräumen voraus, eine Annahme, zu welcher er, meiner Meinung nach, kaum eine Berechtigung hatte.

Aus VOIGT's Beschreibung geht nämlich hervor, dass er gerade diese Stelle einer besonders genauen Untersuchung unterworfen hat, da die offene Verbindung auch ihm auffallend erschien, und um so weniger wahrscheinlich wird es, dass er eine solche Haut, oder Fragmente derselben, übersehen haben sollte, wenn man bedenkt, dass diese ihrer Natur nach aus allen verschiedenen Elementen zusammengesetzt sein müsste, die sonst in den Wänden der kugligen Anschwellung vorhanden sind <sup>1)</sup>

In so weit steht die SCHIEMENZ'sche Deutung auf einer falschen Basis, als die Annahme dieser Haut ein wesentliches Glied seiner Hypothese bildet. Der Canal, der in die kuglige Auftreibung hinein führt, kann ohne einen solchen Abschluss nach innen nicht als Fuss-

---

1) Durch VOIGT's erneuerte Untersuchung ergibt sich auch tatsächlich, dass SCHIEMENZ in seiner Voraussetzung Unrecht hatte. Auch bei *Entocolax schiemenzi* stehen beide Hohlräume in offener Verbindung

drüse gedeutet werden — was schon KÜKENTHAL aus andern Gründen angedeutet hat —, sondern nur als der äusserste Abschnitt der Scheinmantelhöhle. Und dann erhebt sich die neue Frage von der Bedeutung der kleinen seitlichen Oeffnung des *Entocolax*. Spielt diese irgend eine Rolle im Leben des Parasiten, z. B. beim Ausschlüpfen der Larven, so könnte sie ja als eine Neubildung betrachtet werden und würde nicht störend für die Hypothese sein; aber wenn sie jetzt functionslos ist und als ein Rudiment betrachtet werden muss, dann finde ich, steht sie als ein Fragezeichen bezüglich der Richtigkeit derselben da.

Um dies entscheiden zu können, fehlt es noch an Beobachtungen<sup>1)</sup>; und da die Resultate meiner Untersuchung über *Enteroxenos* auch keine Antwort auf die Frage nach der Phylogenie der Entoparasiten ermöglichen, so lasse ich diese vorläufig offen und beschränke mich im Folgenden darauf, einen Vergleich zwischen *Entocolax* und *Enteroxenos* zu ziehen, in so fern als die aus dem reichern Material des letztern gewonnenen Resultate auch zur Aufhellung dunkler Punkte bei dem erstern dienen könnten.

Bei *Entocolax ludwigi* findet sich eine dünnwandige kuglige Auftreibung, in welcher die Eier ihre Entwicklung beginnen und die von SCHIEMENZ als Scheinmantelhöhle gedeutet ist. Ein Vergleich mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* macht es wahrscheinlich, dass diese Auftreibung keine constante Bildung ist.

Ich habe früher geschildert, wie sich das Aussehen des *Enteroxenos* während des Wachstums verändert; während die jungen Parasiten eine vollständig gleichförmige Oberfläche darbieten und von einer dichten, weissgelben Haut bedeckt sind, zeigen die ältern Exemplare, in deren Centralhöhle Eier und Larven gefunden werden, oft stark aufgetriebene, von einer dünnen, durchsichtigen Haut eingeschlossene Partien.

Diese blasenförmigen Anschwellungen treten ganz ohne Regelmässigkeit auf und sind von verschiedener Grösse; nur scheint es, als ob sie während des Wachstums sowohl an Zahl als an Grösse zunehmen. Es zeigt sich immer, dass Eier und Larven sich vorzugsweise innerhalb dieser Stellen vorfinden, während die oft stark contrahirten Stücke zwischen den Blasen solche nicht aufweisen. Diese Bildungen bei *Enteroxenos* nun zeigen eine so auffallende Aehnlich-

1) Ob die seitliche Oeffnung bei *E. schiemenzi* vorhanden ist, geht aus VOIGT's Mittheilung nicht mit Sicherheit hervor.

keit mit der kugligen Auftreibung bei *Entocolax*, dass man die Analogie beider kaum bezweifeln kann; und die Annahme liegt dann nicht fern, dass sie sich auch in derselben Weise entwickelt haben.

Vergleicht man die ältesten Individuen des *Enteroxenos* mit solchen, deren Eier und Sperma noch in den respectiven Organen

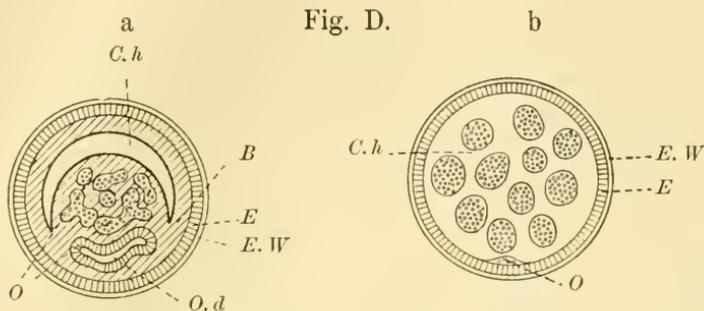


Fig. D. Schematische Querschnitte durch: a junges und b altes Individuum von *Enteroxenos*.

B Bindegewebe; C.h Centralhöhle; E Epithel; E.W Endothel des Wirths; O Ovarium; Od Oviduct.

eingeschlossen sind, so wird man einen solchen Unterschied finden, dass man beim ersten Anblick kaum glauben wird, dass man es mit Individuen derselben Art zu thun habe. Die jungen Individuen zeigen einen Querschnitt, wie in Fig. D, a dargestellt, wo man eine Ovarialzone und einen dünnen Ueberzug unterscheiden kann, beide durch die enge Centralhöhle getrennt, während man bei den ältern Thieren (Fig. D, b) nur einen kreisförmigen, von einer dünnen Haut ausgekleideten und theilweise mit Eiern und Larven angefüllten Hohlraum bemerken kann.

Die Verwandlung wird in dem Augenblick eingeleitet, wo die Eier von dem Ovarium in die Centralhöhle entleert werden. Von diesem Moment an nimmt die Ovarialregion immer an Dicke ab, während die Centralhöhle, in welcher sich Eier und Larven entwickeln, immer grösser wird, bis bei den ältesten Individuen das Ovarium zu einer kaum sichtbaren Verdickung auf der sonst gleichförmig gebildeten Haut zusammengeschrumpft ist, welches letzte Ueberbleibsel auf den am stärksten aufgetriebenen Partien auch nicht mehr zu sehen ist.

Nimmt man nun einen ähnlichen Entwicklungsgang auch bei der kugligen Anschwellung des *Entocolax* an, dann könnte man die Existenz eines Jugendstadiums dieser Parasitengattung voraussetzen, in welchem noch keine solchen Auftreibungen vorhanden sind und in dem man auch vielleicht zwischen einer verdickten Ovarialregion auf der

einen und einem von dieser scharf abgegrenzten dünnen Ueberzug auf der andern Seite unterscheiden kann. Dadurch würde die kuglige Auftreibung an und für sich ihre Bedeutung verlieren, indem sie nur als eine Folge der beginnenden Degeneration der alten Individuen zu betrachten wäre<sup>1)</sup>.

Unter der Voraussetzung, dass das bis jetzt bekannte Stadium des *Entocolax* den ältern Entwicklungsstufen des *Enteroxenos* entspricht und dass beide aus einander ähnlichen Jugendstadien hervorgegangen sind, lässt sich auch ein weiterer Vergleich zwischen beiden Arten anstellen, wie in Fig. E gezeigt ist.

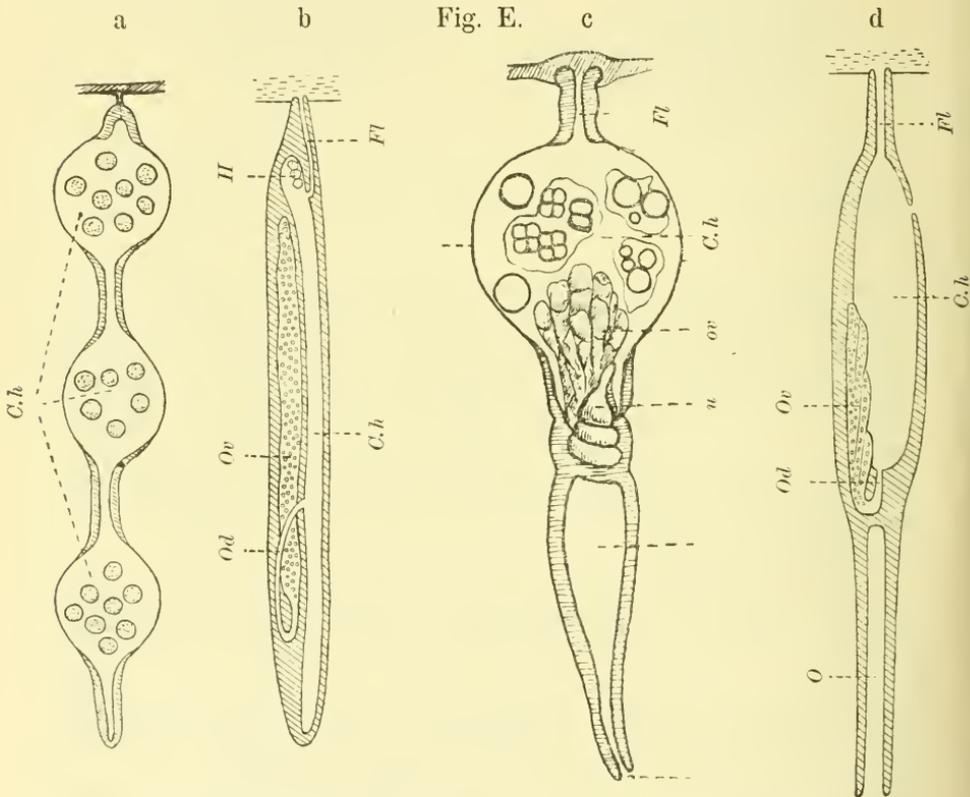


Fig. E, a—b. Schematische Längsschnitte durch: a altes und b junges Individuum von *Enteroxenos*.

c—d. Eben solche durch: c *Entocolax ludwigi*, und d hypothetisches Jugendstadium von demselben.

1) Bei beiden Individuen der neuen Art *E. schiemenzi* ist diese sackförmige Erweiterung weniger scharf begrenzt, und VOIGT hat selbst in einem Briefe die Vermuthung ausgesprochen, dass sie durch ein An-

In diesem Falle würde die kuglige Auftreibung bei *Entocolax* seine erweiterte Centralhöhle repräsentiren. Der Canal zwischen dem festgehefteten Ende und der Centralhöhle würde dem Flimmercanal entsprechen, dessen innere Oeffnung in Folge der kugligen Anschwellung der Centralhöhle auch stark erweitert wäre.

Die Generationsorgane haben bei *Entocolax* eine viel geringere Veränderung erfahren, als dies bei *Enteroxenos* der Fall ist; aber man findet auch hier das Ovarium als ein verzweigtes Rohr, das proximalwärts blind endigt und an seinem distalen Ende in einen Oviduct und Uterus übergeht, der nach einer hufeisenförmigen Umbiegung in die Centralhöhle einmündet. Die Befruchtung geschieht im Uterus von einem Receptaculum seminis aus, während sie bei *Enteroxenos* in der Centralhöhle vor sich geht.

Während des Vergleichs mit *Enteroxenos* drängt sich unwillkürlich die Frage auf, ob *Entocolax* wirklich getrennt geschlechtlich sei und nicht wie *Enteroxenos* ein Hermaphrodit? Entweder müssten dann die Hoden nur bei jungen Individuen von *Entocolax* vorhanden sein, um nach der Ueberführung der Spermatozoen in das Receptaculum seminis zu degeneriren <sup>1)</sup>, oder irgend einem der schon beschriebenen Organe wäre eine falsche Bedeutung zugelegt worden, während es in Wirklichkeit als ein Hoden zu deuten wäre.

Bei *Enteroxenos* sind die Hoden sehr schwer zu erkennen, wenn man nicht zufällig ein Individuum zur Verfügung hat, das gerade vor der Geschlechtsreife steht. Spermatozoen sind da nur sehr kurze Zeit zu finden, und sie zeigen keine Verbindung mit dem dünnen Epithel, das die Hodenwand bildet. Nach der Entleerung der Spermatozoen degeneriren die Hoden sehr bald, so dass sie bei den völlig erwachsenen Thieren kaum mehr zu finden sind.

Unter den bei *Entocolax* beschriebenen Organen wäre dann in erster Reihe an das Receptaculum seminis zu denken; wäre es vielleicht möglich, dass dies einen Hoden repräsentirt? VOIGT spricht sich hierüber folgendermaassen aus (10, p. 675): „Dass das Receptaculum seminis wirklich ein solches und nicht ein Hoden ist, geht aus den histologischen Befunden klar hervor. Es finden

schwollen des Eierstocks entstanden sei und wahrscheinlich noch weiter ausgedehnt werden würde.

1) Nach VOIGT's neuen Untersuchungen ist diese Möglichkeit ausgeschlossen. Er hatte nämlich von *E. schiemenzi* 2 Exemplare zur Verfügung, von denen das eine noch nicht geschlechtsreif war; und hier müssten in dem erwähnten Fall die Hoden zu finden sein.

sich nur ausgebildete Samenkörper in ihm, die Zellen seiner Wandung bilden ein gleichmässiges, deutliches Epithel, an welchem keine Spur einer Umbildung zu Samenelementen zu erkennen ist.“

Dasselbe könnte man zu einer gewissen Zeit auch von den Hoden bei *Enteroxenos* sagen; doch scheint die Form und Lage des von VOIGT beschriebenen Organs darauf hinzudeuten, dass es wirklich ein Receptaculum seminis ist.

Eine andere Möglichkeit <sup>1)</sup> wäre die, dass die räthselhafte „Tasche“ des *Entocolax* fälschlich als eine Niere gedeutet sei. Die histologischen Befunde sprechen auch hier weder für noch gegen eine Deutung derselben als Hoden, und dass keine Spermatozoen darin zu finden waren, besagt ja auch nichts, da das Receptaculum seminis schon gefüllt und die Befruchtung weit vorgeschritten war.

#### Anhang zu dem Vergleich zwischen *Entocolax* und *Enteroxenos*.

Das eine Exemplar von *Entocolax ludwigi*, das VOIGT zuerst zu seiner Verfügung hatte, war nicht so gut conservirt, dass VOIGT über den Bau der Körperwand ins Klare kommen konnte, und ich habe es daher für besser gehalten, über diesen Punkt neue Untersuchungen abzuwarten, ehe ich den Vergleich mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* weiter führte. — Jetzt ist diese Lücke ausgefüllt durch VOIGT's neueste Untersuchungen über *E. schiemenzi*, und da er so freundlich war, mir, ausser einer Abschrift des Manuscripts zu seiner vorläufigen Mittheilung, auch Photographien mehrerer Zeichnungen zu überlassen, bin ich schon jetzt zu einem Vergleich der beiden Genera in den Stand gesetzt. Bei *Entocolax* besteht die Körperwand (nach VOIGT) aus 5 Schichten: 1) einem einschichtigen Epithel, das auf 2) einer structurlosen Basalmembran sitzt; darunter folgen 3) eine Ringmuskel- und 4) eine Längsmuskelschicht, und endlich 5) eine dünne Lage von Bindegewebe.

1) Nach VOIGT's Mittheilung über *E. schiemenzi* wird diese Lösung wahrscheinlicher. Die „Niere“ mündet hier neben der Vagina, zeigt bei dem einen ganz jungen Exemplar den gleichen Bau wie bei *E. ludwigi* und ist bei den ältern, geschlechtsreifen degenerirt. Auf meine Frage, ob VOIGT die Möglichkeit für ausgeschlossen halte, dass dieses Organ als Hoden zu deuten sei, hat er mir brieflich geantwortet, dass er nach einer Revision der betreffenden Schnitte „keine bestimmten Anhaltspunkte gewonnen habe, welche dafür sprächen“ — doch „wüsste er vorläufig keine Gründe anzuführen, die verhindern würden, das Organ als Hoden zu deuten, ausser etwa den Mangel eines Copulationsorgans“.

Ein Blick auf meine Taf. 37, Fig. 9 zeigt, dass in Bezug auf die Körperwand eine grosse Aehnlichkeit zwischen beiden Arten vorhanden ist. Bei dem geschlechtsreifen *Enteroxenos* findet man dieselben Schichten in derselben Anordnung wie bei *Entocolax*; nur kommt bei *Enteroxenos* noch ein äusserster, dem Wirth angehörender Ueberzug dazu.

Die Epithelschicht ist bei *Entocolax* stark gefaltet, während sie bei *Enteroxenos* glatt und aus relativ viel höhern Zellen zusammengesetzt ist. Aehnliche unwesentliche Unterschiede zeigen auch die andern Zellenschichten der Körperwand; aber im Ganzen spricht der Bau derselben zu Gunsten einer Annahme von Verwandtschaft zwischen den beiden Formen <sup>1)</sup>.

*Entoconcha mirabilis* MÜLLER ist der am längsten bekannte entoparasitische Gastropode, der von JOHS. MÜLLER im Jahre 1852 und später von ALB. BAUR im Jahre 1864 beschrieben wurde. Obgleich Beider Aussagen wohl übereinstimmen in den Punkten, welche die groben Züge der Anatomie des Thiers betreffen, zeigen doch einzelne Abweichungen ihrer Auffassung der feinem Structur, dass eine neue Untersuchung mit den Hilfsmitteln der modernen Technik abzuwarten ist, ehe man sich ein ganz deutliches Bild von *Entoconcha* verschaffen kann.

Nach den erwähnten Forschern sitzt sie mit ihrem vordersten Ende an einem Darmgefäss bei *Synapta digitata* derart angeheftet fest, dass der Mund des Parasiten sich im Innern des Gefässes öffnet. Der Darmcanal endigt blind, und der übrige Theil des Thiers wird von einem nach hinten offenen Schlauch gebildet, in dessen Innern die Generationsorgane sich befinden.

Schon aus einem Vergleich der Embryologie der beiden Arten *Entoconcha* und *Enteroxenos* scheint es, dass sie mit einander ziemlich nahe verwandt sind.

Die Resultate der ersten Furchungen des Eies sind bei beiden Arten vollständig gleich (vgl. Taf. 38, Fig. 21—25 mit MÜLLER's tab. 5, fig. 10—13), und man ist in Folge dessen auch wohl berechtigt, anzunehmen, dass die Furchungen in derselben Weise bei beiden vor sich gegangen sind. Wenn die Beschreibungen dieses Processes trotzdem nicht ganz übereinstimmen, dann glaube ich, den Grund darin

1) Eine schematische Darstellung aller drei Entoparasiten folgt am Schluss dieses Capitels.

suchen zu müssen, dass MÜLLER's Material nicht die Beobachtung aller verschiedenen Stadien gestattete, die nöthig sind, um ein Gesamtbild der ersten Entwicklung des Eies zu erhalten.

Im Folgenden führe ich seine Erörterungen über diesen Punkt an (p. 17): „Wenn 4 grosse Furchungskugeln vorhanden sind, so sind auf der einen Seite über der Mitte des Furchungskreuzes auch schon 4 kleine, durchsichtige Furchungskugeln, jede mit ihrem kleinern, hellen Kern, entstanden, . . . Wie sie aus den grossen Dotterballen entstehen, konnte nicht beobachtet werden; . . . Die 4 ersten durchsichtigen Furchungskugeln oder ersten Zellen vermehren sich schnell zu 8, 16 und mehr, während die 4 grossen, undurchsichtigen Dotterballen bleiben.“

Dies schliesst ja nicht aus, dass der Process in Wirklichkeit in derselben Weise bei *Entoconcha* stattgefunden habe, wie ich ihn oben bei *Enteroxenos* beschrieb, nämlich auf die Art, dass nicht nur die erste Gruppe von 4 Mikromeren, sondern auch die zweite und die dritte von den Makromeren abgeschnürt wurde, bevor eine Theilung der Mikromeren begann.

Die ersten Stadien der embryonalen Entwicklung bei beiden Entoparasiten sind also nicht allein unter sich vollständig gleich, sondern man findet in ihrem Furchungsprocess die typische Grundform der ersten Entwicklung aller Gastropoden wieder.

Ebenso ist auch der Bau der völlig ausgebildeten Larven bei *Entoconcha* und *Enteroxenos* sehr ähnlich. Fuss- und Velarbildungen sind dieselben, nur fehlen bei letzterm die steifen Borsten auf dem Velum und ebenso „das eigenthümlich bewimperte Zäpfchen des Fusses“.

Dagegen zeigt sich bei beiden Arten der Fuss „in der Mitte quer eingeknickt und aus 2 Lappen bestehend“, und bei beiden nimmt man „in der Mitte der Einknickung des Fusses eine Art Papille mit einer Oeffnung wahr, in der man eine Wimperbewegung beobachten kann“.

Bei *Enteroxenos* führt diese Oeffnung in eine Drüsenbildung hinein, was wahrscheinlich auch bei *Entoconcha* der Fall ist.

Auch im Uebrigen sind die Larven der beiden Arten übereinstimmend, sowohl bezüglich der Entwicklung der innern Organe als hinsichtlich der äussern Gestalt. Nur weist die Schale bei *Entoconcha* einen deutlichen asymmetrischen Bau auf, während sie bei *Enteroxenos* nur in einer Ebene gewunden ist und eine vollständig bilaterale Symmetrie besitzt.

Bezüglich der Reduction der Molluskenorgane steht die geschlechtsreife *Entoconcha* ungefähr auf derselben Stufe wie *Enteroxenos*.

Es ist von Interesse, einen Vergleich zwischen den Generationsorganen beider Arten anzustellen, speciell weil sich eine auffallende Aehnlichkeit ihres Baues zeigt.

Das Ovarium erscheint bei beiden als ein hufeisenförmig gebogenes Rohr, mit einem langen und einem kurzen Zweig. In dem langen, blind endigenden Zweig werden die Eier entwickelt; er liegt längs der einen Seite des Thiers und besitzt in seiner ganzen Länge eine Reihe T förmiger Ausbuchtungen, während der kurze Ast nicht verzweigt und stark secernirend ist.

Bei *Enteroxenos* ist es unzweifelhaft, dass wir es in dem langen Zweig des Rohres mit dem Ovarium zu thun haben, welches unter hufeisenförmiger Umbiegung in den Oviduct übergeht, der sich wieder in den grossen Hohlraum im Innern des Thiers öffnet. Und ich bin geneigt, zu glauben, dass das Verhältniss bei *Entoconcha* dasselbe ist. Freilich erklären sowohl MÜLLER als BAUR, keine Oeffnung an dem umgeschlagenen Zipfel gefunden zu haben, aber mittels der Technik jener Zeit wäre es fast unmöglich gewesen, eine solch feine Oeffnung nachzuweisen, wenn sie nicht zufällig während der Entleerung der Eier erweitert wäre.

SCHIEMENZ hat schon früher dieselbe Ansicht geäussert, und die völlig entsprechenden Verhältnisse bei *Enteroxenos* scheinen die Richtigkeit seiner Annahme zu bestätigen.

Betreffs der männlichen Geschlechtsorgane bei *Entoconcha* herrscht noch grosse Unklarheit. Die beiden ersten Untersucher, MÜLLER und BAUR, erwähnen die Hoden als eine Ansammlung unter sich vollständig freier Kugeln, in deren Innerm sich Spermatozoen in allen verschiedenen Entwicklungsstufen finden. Diese Kugeln werden immer in einer Gruppe innerhalb einer erweiterten Partie des Schlauchs gefunden, wenig von dem hintern Ende entfernt, und stehen mit der Wand des Schlauchs in keiner Verbindung. Dessen ungeachtet erwähnt BAUR, dass sie durch eine Art von Knospung aus dieser entstehen.

Diese sonderbare Bildung, die von MÜLLER und BAUR als die Hoden der *Entoconcha* betrachtet wird, hält später SCHIEMENZ für Spermaphoren oder sogar für Zwergmännchen, und man weiss dann nicht, ob *Entoconcha* als ein Hermaphrodit oder als getrennt geschlechtlich zu erklären sei.

Schon bei einer ganz oberflächlichen Betrachtung des Auftretens der Kugeln erheben sich jedoch Fragen, die von dem Standpunkt

aus, dass *Entoconcha* getrennt geschlechtlich sei, schwer zu beantworten sind.

Zuerst fragt man sich, in welcher Weise eine Befruchtung vor sich gegangen sein könne, besonders in den vielen Fällen, in denen nur ein einzelner Parasit das Wirthsthier bewohnt. Auf diese Frage sind verschiedene Lösungen möglich, z. B. auch diejenigen, die hinsichtlich des *Entocolax* aufgestellt worden sind, nämlich dass der Befruchtungsprocess schon in dem Augenblick vollzogen gewesen sei, in dem die Larve in das Wirthsthier eingedrungen ist, — oder Zwergmännchen könnten selbständig in die Leibeshöhle des Wirths und in das Weibchen hineindringen. Aber alle diese Erklärungen sind nur Vermuthungen, welche jeder auf thatsächliche Beobachtungen sich gründenden Stütze entbehren und folglich nur geringes Interesse erwecken können.

Aber selbst zugegeben, eine Befruchtung habe auf eine noch völlig unbekante Weise stattgefunden, so erhebt sich doch wieder eine neue Schwierigkeit bei einer nähern Betrachtung der Spermatophoren, die durch einen solchen Vorgang in die *Entoconcha* hineingelangt sein sollten, nämlich die: Warum treten diese Kugeln immer nur in einem Haufen gesammelt und nur an einer bestimmten Stelle im Innern dieses langen, flimmernden Schlauches auf? Sie sollen von aussen durch die hintere Oeffnung des Schlauchs hineingedrungen sein, müssen sich also von hier bis zu der Stelle vorwärts bewegt haben, an der sie immer gefunden werden. Was hat dieselben denn veranlasst, eben an dieser Stelle zu bleiben?

Die Flimmerbedeckung setzt sich ganz nach vorn in dem Schlauch fort. — Die Kugeln stehen mit den Wänden desselben in keinerlei Verbindung, auch sind sie in keiner Weise unter sich vereinigt, und der Querschnitt jeder einzigen Kugel ist bedeutend kleiner als der des Schlauchs.

Die Anschwellung des Schlauchs ist auch gewiss keine primäre Bildung, sondern wird erst gerade in Folge dieser Ansammlung der Kugeln an einer bestimmten Stelle hervorgebracht<sup>1)</sup>. — Es scheint also gar kein Hinderniss zu existiren für die gleichmässige Verthei-

---

1) Bei Betrachtung von MÜLLER's Abbildungen sieht man bei den jüngsten Individuen keine Auftreibung und auch nicht bei solchen, deren Eier schon im Furchungsprocess begriffen sind; man findet sie überhaupt nur zu der Zeit, wo die kugelförmigen Bildungen innen im Thier vorhanden sind.

lung der Kugeln in dem ganzen Schlauch, und wenn dies eben nie vorkommt, so deutet dieser Umstand darauf, dass die Kugeln nicht von aussen hineingebracht, sondern dass sie vielmehr an der Stelle des Schlauchs entstanden sind, wo man sie immer antrifft, dass sie also Bestandtheile des Parasiten sind und dass dieser ein Hermaphrodit ist.

Ein Vergleich mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* begünstigt diese Auffassung, und man kann sich auch durch diese Nebeneinanderstellung eine Vorstellung machen von der Art und Weise, wie diese eigenthümlichen Hoden der *Entoconcha* sich entwickelt haben.

Wir begegneten nämlich bei dem bald geschlechtsreifen *Enteroxenos* ganz ähnlichen Gebilden, blasenförmigen Anhängseln an der Wand der Centralhöhle, mit dünnem Epithel ausgekleidet, in deren Innerm die Entwicklung der Spermatozoen vor sich gegangen ist.

Es war keine offene Verbindung vorhanden zwischen diesen Blasen und andern Theilen des Parasiten, aber sie waren doch nicht ganz von jedem Zusammenhang mit dem Epithel der Centralhöhle losgelöst. Man kann nun eine ähnliche Entwicklung der Kugeln bei *Entoconcha* annehmen, nur mit dem Unterschied, dass die einzelnen Blasen hier nach und nach ganz abgeschnürt werden, während sie bei *Enteroxenos* an ihrer Ursprungsstelle angeheftet bleiben.

In dieser Weise erklärt sich auch die wechselnde Zahl der in den verschiedenen Individuen der *Entoconcha* vorhandenen Kugeln, indem sie, wie BAUR angedeutet hat, „durch eine Art Knospung“ der Wände des Schlauchs entstehen.

Bei einem Vergleich zwischen *Entoconcha* und *Enteroxenos* liegt es nahe, die Centralhöhle des letztern als analog mit dem flimmerbedeckten Schlauch bei *Entoconcha* zu betrachten; aber die Anordnung der Generationsorgane in diesen Hohlräumen ist bei beiden eine ganz verschiedene.

Das Ovarium mit dem Oviduct erscheint bei beiden Gattungen als hufeisenförmig gebogenes Rohr; aber während die zwei Aeste des Rohrs bei *Enteroxenos* am distalen<sup>1)</sup> Ende des Thiers in einander übergehen und das lang gestreckte Ovarium proximalwärts blind endigt, stehen bei *Entoconcha* die beiden Zweige am proximalen Ende

---

1) „Proximal“ und „distal“ sind in Beziehung auf die gewöhnlichen Festheftungsstellen zu den Wirthsthieren beider Parasiten verwendet.

des flimmernden Schlauchs in Verbindung, und das Ovarium dehnt sich nach hinten aus.

Derselbe Gegensatz bietet sich uns dar bei einer Betrachtung der Hoden. Bei *Enteroxenos* liegen sie im proximalen Theil der Centralhöhle, während sie sich bei *Entoconcha* weit distalwärts in dieser befinden — bei beiden also in demselben Verhältniss zum Ovarium.

Bei der grossen Aehnlichkeit der hermaphroditen Generationsapparate der Gattungen *Enteroxenos* und *Entoconcha* scheint dieser Gegensatz ihrer Stellung im Verhältniss zur Längsaxe des Thiers darauf hinzudeuten, dass die festgehefteten Enden der beiden nicht einander entsprechen, sondern dass vielmehr das proximale Ende des *Enteroxenos* dem distalen von *Entoconcha* analog ist, und umgekehrt.

Um einen Vergleich zwischen beiden Gattungen zu erleichtern, habe ich sie in Fig. F schematisirt und so gestellt, dass die Generationsorgane bei beiden gleich gelegen sind, und ich stelle hier auch wieder ein Schema von *Entocolax* dar, um meine Auffassung von dem Verhältniss dieser drei so eigenthümlich umgebildeten Gastropoden zu einander zu illustriren.

Als Grundlage für die Abbildung von *Entoconcha* habe ich den von JOH. MÜLLER (6) beschriebenen Ausnahmefall gewählt, wo der Parasit nicht am Darmgefäss, sondern an der äussern Leibeshöhlenwand befestigt war (tab. b, fig. 3 h, fig. 4—5), und zwar mit dem sonst freien Ende.

Man findet bei allen dreien eine Centralhöhle, in deren Wände die Generationsorgane eingelagert sind. Diese sind bei *Entocolax* am wenigsten umgebildet, während sie bei *Entoconcha* und *Enteroxenos* unter sich eine auffallende Aehnlichkeit zeigen; das Ovarium wird bei allen dreien von einem verzweigten und proximalwärts blind endigenden Rohr gebildet, das am distalen Ende der Centralhöhle unter Uförmiger Umbiegung in einen Uterus übergeht. Dieser mündet in die Centralhöhle aus. Proximalwärts steht die Centralhöhle durch einen engen „flimmernden Canal“ mit der Aussenwelt in Verbindung. Am distalen Ende findet sich bei *Entocolax* und *Entoconcha* eine tiefe Einbuchtung, die sich bis nahe an das hintere Ende der Centralhöhle hin erstreckt, doch ohne mit dieser in offene Verbindung zu treten. Eine solche Einbuchtung ist bei *Enteroxenos* nicht mehr zu finden, indem die Centralhöhle sich hier bis an das hinterste Ende hin erstreckt.

Fig. F.

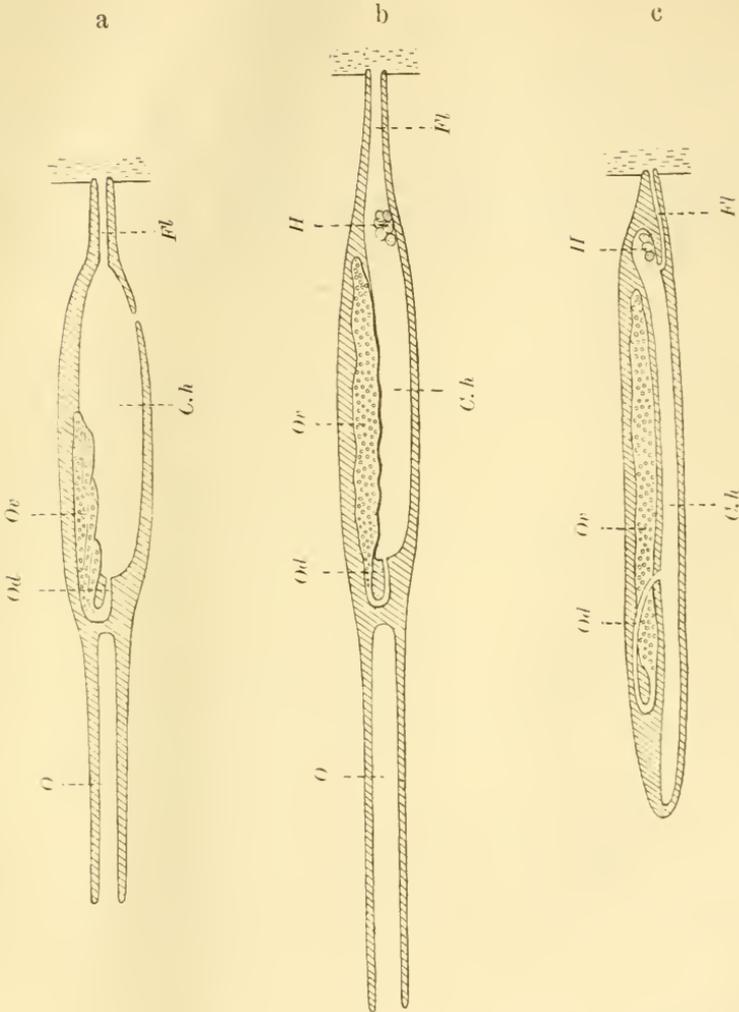


Fig. F. Schematische Längsschnitte von: a *Entocolar ludwigi*; b *Entoconcha mirabilis*; c *Enteroxenos östergreni*.

Es scheint mir nach dem oben Erwähnten unzweifelhaft, dass diese drei entoparasitischen Gastropoden unter sich ziemlich nahe verwandt sind, und jede Aufklärung bezüglich eines von ihnen wird auch zum bessern Verständniss der beiden andern beitragen.

Wenn es sich vielleicht nach zukünftigen Untersuchungen zeigen sollte, dass SCHIEMENZ in seiner Annahme einer Abstammung von den

ektoparasitischen Gastropoden Recht hat, dann würde *Enteroxenos* als das letzte Glied seiner Reihe einzufügen sein. Seine ganze Oberfläche wäre dann von dem Scheinmantel gebildet, während der Darmcanal völlig rückgebildet wäre. Aber, wie schon oben gesagt, so weit als man aus der Ontogenie einer Art Schlüsse auf ihre Phylogenie ziehen darf, sprechen meine Resultate an *Enteroxenos* nicht zu Gunsten seiner Hypothese, und ich habe es für zweckmässig gehalten, vorläufig die verschiedenen Theile des Parasiten mit ganz neutralen Namen zu bezeichnen, um nicht den Erörterungen der Zukunft vorzugreifen.

---

### Literaturverzeichniss.

---

- 1) AUERBACH, L., Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*, in: Jena. Z. Naturw., V. 30, 1896.
  - 2) BAUR, A., Beiträge zur Naturgeschichte der *Synapta digitata*. Die Eingeweideschnecke (*Helicorsyrinx parasita*) in der Leibeshöhle der *Synapta digitata*, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., V. 31, 1864.
  - 3) KORSCHULT u. HEIDER, Lehrb. der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, 1893.
  - 4) KÜKENTHAL, Ergebnisse einer zool. Forschungsreise in den Molukken und Borneo, in: Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt, V. 22, 1896.
  - 5) LANG, A., Lehrbuch der vergl. Anatomie.
  - 6) MÜLLER, JOHS., Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothurien, in: Arch. Anat. Physiol., 1852.
  - 7) SARASIN, Ueber zwei parasitische Schnecken, in: Ergebn. naturw. Forsch. Ceylon, 1887.
  - 8) SCHIEMENZ, Parasitische Schnecken, in: Biol. Ctrbl., V. 9, 1889.
  - 9) SIMROTH, H., Mollusca, in: BRONN Class. Ord., V. 3.
  - 10) VOIGT, W., *Entoconcha Ludwigii*, ein neuer seltsamer Parasit aus einer Holothurie, in: Z. wiss. Zool., V. 47, 1888.
  - 11) —, *Entocolax Schiemenzii* n. sp., in: Zool. Anz., V. 24, 1901.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 37—41.

### Tafel 37.

Fig. 1. Geschlechtsreifes Individuum von *Enteroxenos*. Nat. Gr.

Fig. 2. Dasselbe Individuum, der Länge nach aufgeschnitten. Man sieht das zum Theil leere Ovarium, *O*, und in der Centralhöhle Kugeln mit Eiern. Nat. Gr.

Fig. 3. Darmstück des *Stichopus tremulus*, mit Parasiten von verschiedener Grösse. Wenig vergrössert.

Fig. 4. Altes Individuum von *Enteroxenos*. Nat. Gr.

Fig. 5. Kloake mit Wasserlungen von *Stichopus* und daran junge Individuen von *Enteroxenos*. *Cl* Kloake, *Wl* Wasserlungen.

Fig. 6. Längsschnitt durch das proximale Ende eines geschlechtsreifen *Enteroxenos*, der den Zusammenhang zwischen Wirth und Parasiten zeigt. *E.P* Epithel des *Enteroxenos*, *Fl* Querschnitt durch den Flimmercanal desselben, *D.W* Darmwand des Wirths, *P* Parasit.

Fig. 7. Kleines Stück von Fig. 6 stark vergrössert. (Mit Obj. ZEISS Apochr. 4,0 mm und Oc. 4 gezeichnet.) *B* Bindegewebe des *Enteroxenos*, *B.W* dasselbe des Wirths, *E.P* Epithel des *Enteroxenos*, *E.W* Endothel des Wirths, *M.W* Musculatur des Wirths.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Haut eines kaum geschlechtsreifen *Enteroxenos*. Vergr. wie Fig. 7. Bezeichnungen wie auf Fig. 6 u. 7; ausserdem: *K* keulenförmige Zelle, *T* tropfenähnliche Ansammlung in derselben, *St* Stützzellen.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Haut eines ältern Individuums. Vergr. und Bezeichnungen wie oben. Eine Ringmuskelschicht, *M*, ist auf diesem Stadium gebildet.

Fig. 10. Längsschnitt durch den Flimmercanal. Vergr., wie oben (Fig. 7) angegeben. *E* Epithel des Canals, *B* Bindegewebe.

Fig. 11. Junge Larve des *Enteroxenos*. Man sieht Vorderdarm und Drüsenbildungen.

Fig. 12. Larve, die in die Schale eingezogen ist. *M.d* Mundöffnung.

## Tafel 38.

Fig. 13—19. Bildung der Richtungskörper.

Fig. 20—28. 2—28zellige Stadien. Die Zahlen des einen Quadranten der Furchungskugel (Fig. 28) zeigen die Ordnung, in welcher die Zellen entstanden sind.

Fig. 29. Quadrant einer 32zelligen Furchungskugel.

Fig. 30. Gastrulastadium. *Fh* Furchungshöhle.

Fig. 31—32. Längsschnitte durch eine junge Larve; Fig. 32 ist median getroffen, Fig. 31 an der Seite. *Md* Mundöffnung, *Per* Anlage des Pericardiums.

Fig. 33—35. Schnitte durch ein etwas älteres Stadium. 33 medianer Längsschnitt; 34 Frontalschnitt (in der Richtung  $\alpha$ — $\beta$ , Fig. 32); 35 Querschnitt (in der Richtung  $\alpha$ — $\beta$ , Fig. 33); *Dr* grosse, *dr* kleine Drüse des Larvenfusses; *Dt* Dotterreste, *F* Fuss, *Per* Pericardialanlage, *S* Schale, *Vd* Vorderdarm.

Fig. 36. Medianer Längsschnitt durch eine in die Schale hinein-gezogene Larve. Bezeichn. wie oben. Ausserdem: *A* Stelle der Analöffnung, *D* entodermaler Darm, *Op* Operculum.

(Fig. 30—36 sind mit ZEISS, Apochr. 4,0 mm und Oc. 4 gezeichnet.)

## Tafel 39.

Fig. 37—41. Querschnitte durch die Darmwand des *Stichopus tremulus*, um die jüngsten Stadien der postembryonalen Entwicklung von *Enteroxenos* zu zeigen. *A* Mündung des Flimmercanals in der Centralhöhle, *B* Bindegewebe des Parasiten, *B.W* Bindegewebe der Darmwand des Wirths. *C.h* Centralhöhle, *E.P* Epithel (Parasit), *E.W* Endothel (Wirth), *Fl* Flimmercanal, *M.W* Musculatur (Wirth), *O* Ovarialanlage, *O.d* Oviduct, *P* Parasit.

(Fig. 37—39 sind mit ZEISS, Apochr. 4,0 mm + Oc. 2 gezeichnet,

Fig. 40 mit Obj. A. + Oc. 8 und Fig. 41 mit Obj. A. + Oc. 4.)

Fig. 42. Längsschnitt durch den proximalen Theil des *Enteroxenos*. *Md* Mündung des Flimmercanals auf der Oberfläche. 42a Mündung des Flimmercanals, stark vergrössert. Obj. Apochr. 4,0 mm, Oc. 4.

Fig. 43. Längsschnitt durch die distale Ovarialregion eines Individuums von 40 mm Länge, wo das Ovarium in den Oviduct übergeht. Obj. ZEISS A., Oc. 3. *E* Epithel der Haut, *E.C* Epithel der Centralhöhle, *O* Ovarium, *Od* Oviduct.

Fig. 44—46. Längsschnitte durch das Epithel vom Ovarium (44), vom Oviduct (46) und von der Uebergangsstelle zwischen beiden (45). Obj. ZEISS D., Oc. 4.

## Tafel 40.

Fig. 47—49. Längsschnitte durch den proximalen Theil der Centralhöhle, um die erste Anlage der Hoden zu zeigen. Fig. 47 Obj. D.,

Oc. 4; Fig. 48—49 Obj. D., Oc. 2. *A* Ausmündung des Flimmercanals, *B* Bindegewebszellen, *B.M* Basalmembran, *Ch* Centralhöhle, *E. C* Epithel der Centralhöhle, *H. E* Hodenepithel, *Mes* einwandernde Mesodermzellen.

Fig. 50. Längsschnitt durch die Hodenanlage eines *Enteroxenos* von 40 mm Länge. Obj. A., Oc. 2. Bezeichnungen wie oben. Ausserdem: *Ht* Haut. Die Centralhöhle ist mit + bezeichnet.

Fig. 51. Querschnitt durch ein ähnliches Stadium wie Fig. 50. Vergr. und Bezeichn. dieselben.

Fig. 52, 53. Längs- und Querschnitte durch die Hodenanlage von Individuen von 50 mm Länge. Vergr. und Bezeichn. wie oben. *H* Hodenblasen.

Fig. 54, 55. Partien aus Fig. 52 stärker vergrössert. Obj. Apochr. 4,0 mm, Oc. 8. Fig. 54 ist von der Seite einer Blase genommen und zeigt das äussere Hodenepithel, das innere Keimepithel und mehrere lockere Zellen, die in reger Theilung begriffen sind. Auf Fig. 55 sieht man einige Zellen, die scheinbar im Begriff sind sich loszulösen. *B* Bindegewebe, *C. E* Epithel der Centralhöhle, *H. E* Hodenepithel, *K. E* Keimepithel, *S. p* Spermazellen.

#### Tafel 41.

Fig. 56—59. Längsschnitte durch die Hoden eines geschlechtsreifen *Enteroxenos*. Fig. 56 ganz auf der Seite derselben, Fig. 57, 58 der Reihe nach näher der Mitte, und Fig. 59 ungefähr median getroffen. Man bemerke die schrittweise Verschmelzung der Fortsätze *a*, *b* und *c*. Obj. A., Oc. 2. Bezeichn. wie oben.

Fig. 60. Stadien aus der Spermatogenese, bei derselben Vergrösserung gezeichnet wie Fig. 54 u. 55, Taf. 40.

Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

## Studien am thierischen Ei.

### I. Ovarialei und Eireifung von *Asterias glacialis*.

Von

Dr. Max Hartmann.

(Aus dem Zoologischen Institut München.)

---

Hierzu Tafel 42 u. 43.

#### Einleitung.

Die Absicht, mit der ich zuerst an die Untersuchung des thierischen Eies herantrat, war, die morphologischen und substantiellen Veränderungen der Nucleolen des Keimbläschens zu studiren, um dadurch zur richtigen physiologischen Deutung dieser Gebilde beizutragen. Während eine grosse Anzahl, hauptsächlich älterer Forscher, den Nucleolus oder Keimfleck in sehr nahe Beziehungen zum Chromatin brachten, indem sie direct aus ihm die Chromosomen entstehen liessen (O. HERTWIG) oder denselben wenigstens als Bildungsherd der chromatischen Substanz betrachteten, wurde in neuerer Zeit diese Ansicht bestritten und diesen Gebilden nur mehr eine geringe Bedeutung zugemessen. Statt zum Aufbau oder doch zur Ernährung und zum Wachsthum der Chromosomen zu dienen, sollen sie im Gegentheil ein Abspaltungsproduct des Kerns sein, das noch während der Kernruhe oder doch zu Beginn der Mitose aus dem Kernraum entfernt wird. Diese letztere Ansicht ist hauptsächlich von VAL. HÄCKER aufgestellt und in einer Reihe von Schriften vertreten worden. In seiner neuerdings erschienenen „Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre“ (1899) hat er dieselbe wiederum ausführlich zu begründen versucht und ihr den Namen „Kernsecret-Theorie“ beigelegt. Dieselbe hat in der That manches Verlockende für sich; vor allem bereitet sie den theoretischen Speculationen BOVERI's (Continuitäts- und Individualitätshypothese der Chromosomen) und in Folge dessen auch der Theorie

WEISMANN's keinerlei Schwierigkeiten. Dagegen steht sie nicht nur mit der ältern Darstellung von O. HERTWIG (78), sondern auch mit neuern Befunden im Widerspruch. So hat RICH. HERTWIG (98) bei den Nucleolen von *Actinosphaerium eichhorni*, die aus Plastin und Chromatin bestehen, mannigfache Umlagerungen der beiden sie bildenden Substanzen und die schliessliche Entstehung der Chromosomen aus ihnen beschrieben. Im Laufe meiner Studien erschien dann noch die Aufsehen erregende Arbeit von CARNOY u. LEBRUN (99), die an Tritoneneiern ähnliche Befunde lieferte.

Da somit für das Sonnenthierchen (und später auch für Wirbelthiere) der sichere Nachweis einer Entstehung der Chromosomen aus dem Nucleolus erbracht war, schien es interessant und wichtig, beim Ei von Metazoen, besonders solchen Formen, die eine deutliche Zusammensetzung des Keimflecks aus zweierlei Substanzen aufweisen, die Untersuchung aufzunehmen und die Nucleolen aufs genaueste von ihrem frühesten Auftreten an zu verfolgen. Ich habe nun von einer Reihe von Formen, hauptsächlich aus dem Kreise der Mollusken und Echinodermen, die Ovarialstadien untersucht und von einer Form, nämlich von *Asterias glacialis*, welches günstiges Object seit O. HERTWIG's (78) bahnbrechender Arbeit nicht mehr genauer studirt worden war, auch die Eireifung. Bei diesem Seestern konnte man das schliessliche Schicksal des Nucleolus aufs genaueste verfolgen, und man gelangte dabei zu Resultaten, die im Grossen und Ganzen mit denen O. HERTWIG's übereinstimmten. Das Wichtigste ist die Wiederbestätigung der Entstehung der Chromosomen aus dem Nucleolus. In vielen Einzelheiten stimmen meine Befunde nicht mit denen dieses Forschers überein, was übrigens bei den ungenügenden Methoden der damaligen Zeit nicht anders zu erwarten war.

Leider liegen meine Untersuchungen über die Entwicklung der Ovarialeier noch nicht lückenlos vor. Daher werde ich, durch gewisse Umstände zu einem vorläufigen Abschluss dieser Arbeiten genöthigt, im Folgenden nur über meine Befunde bei der Eireifung von *Asterias* berichten, denselben jedoch eine kurze Beschreibung des Ovarialeies dieses Seesterns vorausschicken, wobei ich dann Gelegenheit haben werde, auf verschiedene interessante Thatsachen bei der Entwicklung der Ovarialeier kurz hinzuweisen.

Eine allgemeine und ausführliche Besprechung der Nucleolenfrage soll deshalb vorläufig unterbleiben und daher auch auf die Literatur dieser Frage nicht näher eingegangen werden. Wer sich für dieselbe interessirt, wird in den neuerdings erschienenen Arbeiten von MONT-

GOMERY (99) und OBST (99) eine ausführliche Aufzählung und Besprechung derselben finden.

Das Material an Ovarialeiern habe ich selbst während eines ca. 2monatlichen Aufenthalts an der russischen Zoologischen Station in Villefranche-sur-mer gesammelt und conservirt. Zur Fixirung wurde HERMANN'sche und FLEMMING'sche Flüssigkeit, vor allem aber Eisessigsublimat (5proc. Eisessig) und Pikrinessigsäure benutzt. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle dem Leiter der Station, Herrn Dr. DAVIDOFF, meinen wärmsten Dank auszusprechen für die freundliche Aufnahme und hülffreie Unterstützung bei der Beschaffung und Verarbeitung des Materials. Die Eireifungsstadien von *Asterias* hatte mein verehrter Lehrer, Herr Prof. RICH. HERTWIG, aus Messina kommen lassen und mir zur Verfügung gestellt. Dieselben waren vorzüglich conservirt, theils in Sublimat, theils in Pikrinessigsäure, zwei vollständige Serien, die ganz mit einander übereinstimmen<sup>1)</sup>. Für die freundliche Ueberlassung derselben, vor allem aber für die Anregung zu dieser Arbeit und das stets ihr entgegengebrachte Interesse fühle ich mich verpflichtet, meinen innigsten Dank hiermit zum Ausdruck zu bringen.

Bevor ich mit der speciellen Beschreibung beginne, will ich noch darauf aufmerksam machen, dass mir die Berlinerblau-Methode von LIST (97) vorzügliche Dienste geleistet hat. Ausser ihr wurden noch mit gutem Erfolg HEIDENHAIN'sches Hämatoxylin mit starker Karminvorfärbung und DELAFIELD's Hämatoxylin verwendet. Die von OBST (99) angegebene Methode, Methylgrün und Karmin, erwies sich als unzuverlässig, indem sie je nach der Dauer der Einwirkung verschieden wirkte und ausserdem feine Strukturen leicht verdeckte.

## Specieller Theil.

### I. Ovarialei.

Ich beginne mit der Schilderung des Ovarialeies von *Asterias glacialis* am Schluss der Wachstumsperiode. Leider besass ich gerade von diesem Seestern nur wenig Material. Denn bei meiner Ankunft am Meer (Ende Februar 1899) fand ich nur noch bei 2 Individuen einen Theil der Eier im Ovar vor; alle übrigen von mir geöffneten Exemplare — ihre Zahl belief sich auf etwa 100 — hatten dieselben schon sämmtlich entleert. Bei diesen beiden Exemplaren

1) Bei einem weitem Aufenthalt in Villefranche im Frühjahr 1901 habe ich selbst verschiedene Serien conservirt und auch lebend untersucht.

lagen nun die Verhältnisse folgendermaassen: Das Keimbläschen ist an die Eioberfläche emporgerückt, wo es noch von einer mehr oder minder dicken Dotterschicht bedeckt bleibt. In dem Keimbläschen ist ein feines Lingerüst zu erkennen, in welches ein grosser und mehrere kleinere Nucleolen eingelagert sind (Fig. 1). Ausserdem liegen noch durch den ganzen Kernraum zerstreut Anhäufungen von Chromatin, theils in Form kleiner, nucleolusartiger Kugeln, theils in Form unregelmässiger Klümpchen. Es liegt also eine Vertheilung des Chromatins im Kerngerüst vor.

Den grossen Nucleolus werde ich im Folgenden Hauptnucleolus nennen, die kleinern Nebennucleolen. Ich verwende diese beiden Ausdrücke in derselben Weise wie HÄCKER (99) in seinem neuen Lehrbuch. Es soll damit keine substantielle Verschiedenheit der Nucleolen ausgedrückt werden, in welchem Sinne diese Begriffe von einigen Forschern gebraucht werden, sondern nur eine rein morphologische. Der bleibende Bestand während der ganzen Eientwicklung und die stetige Ueberlegenheit an Grösse gegenüber den kleinern Nebennucleolen, die während der Eientwicklung verschwinden und wieder auftauchen, scheint mir im vorliegenden und ähnlichen Fällen diese Benennung zu rechtfertigen. Auf eine allgemeine ausführliche Discussion der Nomenclatur der Nucleolen kann ich hier noch nicht eingehen.

Der Hauptnucleolus nun besteht aus zwei Theilen, was man schon am lebenden Object deutlich beobachten kann, wie es ja auch schon O. HERTWIG (78) beschrieben hat. Man kann eine grosse, blasse Kugel wahrnehmen, der eine stärker, lichtbrechende Partie aufsitzt oder auch zum Theil angelagert ist (Fig. 1). Behandelt man Schnitte von Ovarien mit der LIST'schen Berlinerblau-Methode (Schema 2), so erscheint die grosse Kugel in blassblauer Farbe, während der kleinere Abschnitt des Keimflecks dunkelblau gefärbt ist. Auch im Bau ist ein scharfer Unterschied zwischen beiden Theilen bemerkbar: der grössere zeigt ein deutliches Netz- oder wahrscheinlicher Maschenwerk, der kleine dagegen scheint homogen zu sein, wenigstens kann man mit unsern optischen Hilfsmitteln nichts von einem feinern Bau erkennen. Damit ist freilich nicht ausgeschlossen, dass er doch einen solchen besitzt, sondern es ist möglich und, wie wir später sehen werden, sogar wahrscheinlich, dass auch ihm eine derartige Beschaffenheit zukommt, die nur nicht mehr wahrnehmbar ist. Ich sagte oben, dass der Bau des grossen Theils des Keimflecks wohl eher wabig als netzig sei. Aus der Beobachtung vorliegender Ovarialeier allein würde ich es nicht wagen, mich mehr für die eine oder andere Art des Baues auszu-

sprechen. Aber bei Eireifungsstadien von *Asterias* zeigte sich der Keimfleck so offenbar wabig-vacuolig, dass die Vermuthung nicht ungerechtfertigt erschien, auch die Structur des Nucleolus beim Ovarialei möge derartig beschaffen sein. Von Kunstproducten kann bei den geschilderten Verhältnissen nicht die Rede sein. Denn erstens lässt sich die Verschiedenheit der beiden Theile des Hauptnucleolus am lebenden Object beobachten, und dann handelt es sich ja bei der LIST'schen Methode um keine Färbung im gewöhnlichen Sinn, sondern um eine echt chemische Reaction. Färbt man die Schnitte nach der Vorbehandlung mit der zuletzt erwähnten Methode, auf die nur die Nucleolussubstanz reagirt, mit Boraxkarmin nach, so nimmt der grosse Abschnitt des Hauptnucleolus einen sehr schwach violetten, der kleine dagegen einen stark violetten, mehr zu Roth neigenden Ton an. Bei Anwendung von HEIDENHAIN's Hämatoxylin erscheint der grosse Theil in grauvioletter, der kleine in tief schwarzer Farbe. Andere Tinctionen, wie DELAFIELD's Hämatoxylin, Safranin etc., liefern ähnliche Unterschiede.

Die Nebennucleolen folgen in ihrem Verhalten Reagentien gegenüber dem grossen Abschnitt des Hauptnucleolus. Ihre Grösse und Zahl in den einzelnen Keimbläschen ist verschieden. Meist sind in jedem Kern 2—3 vorhanden. In einigen Fällen kam der grösste der Nebennucleolen an Umfang fast dem Hauptnucleolus gleich (Fig. 1). In einem einzigen, in Fig. 1 abgebildeten Falle zeigte derselbe eine, wenn auch noch etwas schwach ausgebildete Differenzirung der Nucleolussubstanz in zwei Partien, wie sie vom Hauptnucleolus oben beschrieben wurde. Alle übrigen Nebennucleolen besaßen die Structur des grossen Theils des Hauptnucleolus, wobei höchstens die Maschen etwas enger und feiner waren als bei letzterm (Fig. 1).

Die oben geschilderten Befunde bei den Nucleolen deute ich folgendermaassen: Der grosse Abschnitt des Hauptnucleolus und ebenso die Nebennucleolen bestehen aus der Substanz der echten Nucleolen, dem Plastin, wie man dieselbe wohl am besten nach dem Vorgang von CARNOY, ZACHARIAS und RICH. HERTWIG nennt. O. HERTWIG gebraucht dafür den Ausdruck Paranuclein. Diese Substanz hat eine eigene Structur von vermuthlich wabiger Beschaffenheit. Ein derartiger Bau von Nucleolen wurde schon von mehreren Forschern beschrieben. So fand BÖHMIG (98) bei Nemertinen ähnliche Structuren, und RICH. HERTWIG constatirte bei *Actinosphaerium* auf gewissen Stadien einen solchen Zustand der Plastinsubstanz. Vor allem aber

1) Auch bei Ovarialeiern konnte ich mich später an anderem Material deutlich von dem wabigen Bau überzeugen.

stimmen die Befunde KORSCHOLT's (95) am Keimfleck von *Ophryotrocha* und DOFLEIN's am Keimfleck von *Bdellostoma* (99) und an Nucleolen von *Noctiluca* (00) mit dem Verhalten bei *Asterias* überein. In dem kleinern Abschnitt des Hauptnucleolus haben wir wahrscheinlich eine sehr engmaschige Modification des Plastins zu erblicken. Dieser Theil ist aber noch, wie die oben geschilderten Tinctionen beweisen, sehr reichlich mit Chromatin erfüllt, während bei dem grossen Abschnitt chromatische Substanz nicht oder nur in sehr geringen Spuren vorhanden sein kann, und zwar fein vertheilt auf dem Maschenwerk. Was hier von dem Hauptnucleolus gesagt wurde, gilt in derselben Weise für die Nebennucleolen. Auch sie bestehen aus vermuthlich wabigem Plastin, das nur meist etwas feiner gebaut ist (engere Maschen) und fast kein Chromatin enthält.

Ich komme nun auf die Anordnung der Hauptmasse des Chromatins im Kern zu sprechen. Wie schon erwähnt, ist derselbe theils in Form kleiner nucleolusartigen Kugeln oder Kugelreihen, theils in Form unregelmässiger, oft zusammenhängender Klümpchen im Kerngerüst zerstreut. Mit der LIST'schen wie auch mit andern Methoden liess sich nun die interessante Thatsache feststellen, dass alle Chromatingebilde eine Grundlage homogenen Plastins besitzen. Nach Vornahme von Berlinerblaufärbung konnte man im Keimbläschen ausser den Nucleolen noch schwach blaue, meist etwas verschwommene, unregelmässig geformte Bildungen beobachten. Zuerst machte mich diese Wahrnehmung etwas irre an der Zuverlässigkeit der LIST'schen Methode, bis ich dann nach Anwendung von HEIDENHAIN's und DELA-FIELD's Hämatoxylin zur Ueberzeugung kam, dass man es auch hier mit Plastinsubstanz zu thun habe, die als Grundlage des Chromatins dient (Fig. 1). Auch bei der Bildung der Chromosomen der ersten Richtungstheilung erkennt man, dass dieselben stets eine Grundlage von Plastinsubstanz aus dem Keimfleck mitnehmen (Fig. 4—14). In diesem Verhalten stimmt unser Seestern wiederum mit den Befunden RICH. HERTWIG's bei *Actinosphaerium* überein. Auch viele andere Forscher scheinen eine derartige Grundlage chromatischer Elemente beobachtet zu haben, wenigstens ist auf Abbildungen öfters derartiges zu erkennen. Daher scheint mir die Vermuthung nahe liegend, man habe es bei dieser Beziehung zwischen Plastin und Chromatin mit einem vielleicht weit verbreiteten Princip zu thun.

Die hier gegebene Schilderung der Kernverhältnisse der Ovarialeier von *Asterias* stimmt in manchem nicht mit der Darstellung überein, die O. HERTWIG davon gegeben hatte. Nach diesem Forscher

zeigt das Keimbläschen ausser dem Keimfleck nur ein „protoplasmatisches Gerüst“, also keine Chromatinvertheilung auf letzterm und keine Nebennucleolen. Da nun auch meine frühesten Eireifungsstadien sich viel mehr diesen Befunden HERTWIG's anschlossen, indem bei denselben im Kern immer nur ein Hauptnucleolus vorhanden war, der alles Plastin und Chromatin in sich vereinigte, so drängte sich mir die Vermuthung auf, dass das vorliegende Material keine normalen Zustände aufweise. Es stammte ja auch aus Ovarien, die ihre Eier schon fast vollständig entleert hatten. Man hätte demnach bei den oben geschilderten Verhältnissen das Auftreten von Nebennucleolen und die Vertheilung der chromatischen Substanz im Kern als Rückbildungserscheinungen solcher Ovarialeier aufzufassen, die aus irgend welchen Gründen zu lange in den Keimstöcken zurückgeblieben sind. Bei einem abermaligen Aufenthalt in Villefranche im Frühjahr 1901 erhielt ich normale, reife Eier in grosser Menge und fand daran meine Vermuthung bestätigt. Ich will daher jetzt noch eine Darstellung des normalen, reifen Ovarialeies beifügen, wobei ich mich kurz fassen kann.

In dem noch prall kugligen Keimbläschen dieser Eier befindet sich ausser einem feinen Liniergerüst nur ein Nucleolus, in dem alles wahrnehmbare Plastin und Chromatin vereinigt ist. Auch hier lassen sich an dem Keimfleck zwei Theile unterscheiden, wovon der kleinere calottenartig dem grössern auf- oder angelagert erscheint. Hier konnte man sich nun aufs deutlichste von dem wabig-vacuoligen Bau des Plastins überzeugen. Schon am lebenden Ei nimmt man einige grössere Vacuolen wahr, vor allem in dem chromatinfreien Theil des Keimflecks, zuweilen aber auch in dem stark chromatischen. Diese Vacuolen hat auch schon O. HERTWIG gesehen und auf tab. 6, fig. 1 und tab. 8, fig. 2 abgebildet. Die genauere Untersuchung ergab nun, dass der ganze Keimfleck einheitlich aus einem feinwabig-vacuoligen Plastin besteht, wobei hier und da eine grössere Vacuole vorkommt. Das Hervortreten des scheinbar besondern kleinern Theils wird hervorgerufen durch reichliche Einlagerung von Chromatin in demselben, wodurch auch dessen vacuolige Plastinunterlage zum Theil verdeckt wird. Dem eventuellen Einwand, die feine Wabenstructur sei Kunstproduct, kann ich die deutliche Wahrnehmbarkeit der grössern und mittlern Vacuolen am lebenden Object entgegenhalten, und zwischen diesen und dem feinern Wabenwerk kann man doch offenbar keinen Unterschied machen. Wir haben also, um es nochmals zu wiederholen, in dem Nucleolus

eine wabig-vacuolige Plastinkugel vor uns, in der eine Partie durch reichlichen Chromatingehalt kugelartig abgesondert erscheint.

Ich habe oben die Schilderung der anormalen Eier beibehalten, weil ein Vergleich mit dem normalen Ei einen Vorgang zu illustriren vermag, der bei der Entwicklung des Ovarialeies eine grosse Bedeutung zu haben scheint. Es spielen sich nämlich während derselben eine Reihe von Veränderungen im Kern ab, die hauptsächlich Chromatin und Plastin betreffen, wodurch die regen Wechselbeziehungen zwischen diesen beiden Zellsubstanzen zum morphologischen Ausdruck gelangen. Nach dem Vorgang von SCHAUDINN (99) kann man dieselben „vegetative Kernveränderungen“ nennen im Gegensatz zu den reproductiven bei der Zellvermehrung. SCHAUDINN beschreibt unter obigem Namen bei *Trichosphaerium* einen vollkommen in sich geschlossenen Kreis von Umlagerungen, die während des sog. Ruhestadiums im Kern vor sich gehen. An denselben betheiligen sich bei diesem, den Amöben nahe stehenden Protozoon Linin und Chromatin, und sie bestehen in Maschenerweiterung des Gerüsts, Auflösung und Vertheilung des Chromatins im Kern und Wiederansammeln desselben zu einem Chromatinnucleolus. Bei *Actinosphaerium*, wo nach RICH. HERTWIG gleichfalls solche Veränderungen vorkommen, betheilt sich daran in hervorragender Weise die Plastinsubstanz, von der SCHAUDINN noch nichts erwähnt. In noch weit höherm Maasse spielt diese Substanz eine Rolle bei den Entwicklungsvorgängen im Ovarialei der Metazoen, wo die „vegetativen Kernveränderungen“ vermuthlich eine weite Verbreitung besitzen.

Bei dem normalen Ovarialei sahen wir alles Plastin und Chromatin im Nucleolus vereinigt. Werden nun die Eier länger im Ovar zurückbehalten, so tritt der grössere Theil des Chromatins mit einer Plastinunterlage aus dem Keimfleck heraus und zerstreut sich im Kern. Auch reine Plastinkügelchen lösen sich ab und verbreiten sich als einzelne Klümpchen oder ballen sich zu einigen Nebennucleolen zusammen. Wir haben also dieselben Vorgänge vor uns, die wir als „vegetative Kernveränderungen“ bezeichnet haben. Solche Veränderungen, d. h. eine Vertheilung des Chromatins im Kern und hierauf eine Wiederansammlung desselben im Keimfleck, konnte ich auch bei jugendlichen Eierstockseiern von *Asterias* beobachten. Befunde von OSC. HERTWIG bei *Ascaris*, von KORSCHULT (95) bei *Ophryotrocha*, von OBST (99) bei Mollusken<sup>24</sup> und Spinneneiern, vor allem aber die neuen Resultate von CARNOY u. LEBRUN (99) an Tritoneneiern deuten auf eine weite Verbreitung derartiger vegetativer Kernveränderungen bei der Oo- und

Spermatogenese der Metazoen hin. Mir selbst gelang es, mehr oder minder vollständig bei einigen andern Echinodermen und etlichen Mollusken diese Vorgänge festzustellen. Besonders zwei Ophiuren (*Ophiura laevis* und *Ophioglypha lacertosa*) sowie die pelagische Schnecke *Phyllirhoe bucephala* boten solche Befunde in sehr augenfälliger Weise, wobei sich auch innerhalb des Nucleolus complicirte Veränderungen vollzogen. Meine Untersuchungen hierüber sind noch nicht zum Abschluss gelangt, sie sollen vor allem noch durch Beobachtungen und Experimente am lebenden Ei vervollständigt werden, wodurch vielleicht ein Einblick in die ursächlichen Bedingungen gewonnen werden kann. Da jedoch diese Vorgänge bei der Entwicklung des Ovarialeies gewisse logische Beziehungen zeigen zu der jetzt zu schildernden Ausbildung der Chromosomen und dadurch als weitere Stütze für die sich daraus erschliessenden Ansichten dienen können, so hielt ich es für angebracht, schon hier darauf hinzuweisen.

## II. Eireifung.

Zum Studium der Richtungskörperbildung ist *Asterias glacialis* ein äusserst günstiges Object. Denn bekanntlich hat man es bei diesem Seestern ganz in der Hand, sich vollständige Entwicklungsserien derselben zu verschaffen. Entleert man nämlich der Reife nahe stehende Eier in Meerwasser, so beginnt ohne weiteres die Vorbereitung der ersten Richtungstheilung. Man kann dann den ganzen Process am lebenden Ei unter dem Mikroskop verfolgen und die wichtigen Stadien im geeigneten Moment fixiren. Um so mehr ist es daher zu verwundern, dass dieses günstige Object seit den Untersuchungen von O. HERTWIG und FOL, also seit 25 Jahren, nicht mehr genauer studirt worden ist.

Die Bildung der 1. Richtungsspindel vollzieht sich bei ungestörter Entwicklung in ca. 1 Stunde, von der Entleerung der Eier ins Wasser an gerechnet. Bei einer Reihe von Serien, die Herr Prof. HERTWIG im letzten Winter von verschiedenen Mittelmeerstationen hatte kommen lassen, war während dieser Zeit die Entwicklung nicht oder kaum vor sich gegangen. Die gleiche Erfahrung machte ich darauf im Februar dieses Jahres (1901) in Villafranca, fand aber, dass sich die Eier entwickelt hatten, nachdem ich sie 12 Stunden und mehr im Zimmer in Meerwasser hatte stehen lassen. Schuld daran war die für Mittelmeergegenden abnorm kalte Witterung dieses Winters. Denn als ich nun Versuche mit warmem Wasser im geheizten Zimmer vornahm, begannen die Eier sich zu entwickeln, und es stellte sich dabei

heraus, dass dies von dem Moment an geschieht, wo die das Ei im Ovar umgebende Gallertschicht unsichtbar wird. Bei normaler Temperatur nun quillt die gallertige Zone sehr rasch und ist in wenigen Minuten verschwunden, während sich dieselbe bei zu kalter Temperatur Stunden lang erhält, wodurch die Entwicklung sehr hinausgeschoben wird oder selbst ganz unterbleibt. Es wäre daher am richtigsten, die Zeitangaben bei den Entwicklungsvorgängen vom Punkte des Verschwindens der Gallertzone an zu machen. Da dies jedoch normaler Weise immer mit der Entleerung ins Wasser zeitlich fast zusammenfällt und die folgenden Befunde nur an solchen normalen Serien gewonnen sind, werde ich die Zeit immer von der Entleerung der Eier ins Wasser an rechnen.

In den ersten 10—20 Minuten stimmen die Eier bezüglich der allgemeinen Bauverhältnisse mit den Ovarialeiern noch ziemlich überein. Wie dort liegt in dem der Eioberfläche stark genäherten Keimbläschen der grosse Nucleolus, wobei nur die Membran des Keimbläschens nicht mehr prall gespannt, sondern hier und da etwas eingebuchtet ist. Wie dort ist in dem Keimfleck alles zur Wahrnehmung gelangende Plastin und Chromatin vereinigt, wie dort besteht er aus einem feinen, wabig-vacuoligen Plastin mit einigen grösser ausgebildeten Vacuolen. Dagegen hat sich die Chromatinvertheilung in dem Nucleolus verändert. Während es früher calottenartig am Rande des Keimflecks zusammengeballt war, ist es jetzt mehr in die Mitte desselben gerückt. Zuweilen ist es auch hier noch auf einen kugelförmigen Raum zusammengedrängt, und solche Bilder haben offenbar OSC. HERTWIG veranlasst, von einem „soliden, runden Körper“ zu reden, der die Mitte des Keimflecks einnimmt. Den schmalen Zwischenraum jedoch, der ihn umgeben soll und wonach er in einer centralen Vacuole läge, kann ich mir nur als Kunstproduct erklären (HERTWIG, tab. 6, fig. 2, und tab. 8, fig. 5). Im Allgemeinen zeigt das Chromatin die Tendenz, grössere Verbreitung im Nucleolus einzunehmen. Indem daher nach der Peripherie zu die chromatische Substanz strahlenförmig sich auf den Maschen ausbreitet, entstehen unregelmässige, verästelte Figuren, wie man sie allgemein innerhalb der ersten 30 Minuten im Keimfleck beobachten kann (Fig. 3).

Während nun der Keimfleck innerhalb der ersten halben Stunde in dieser Beschaffenheit verharret, sind inzwischen andere Veränderungen im Keimbläschen vor sich gegangen. Die Kernmembran hatte, wie schon bemerkt, ihr pralles Aussehen verloren und sich verschiedentlich eingebuchtet. Nun bemerkt man nach etwa 20—30 Minuten an der

der Eioberfläche zugekehrten Seite eine grössere Einbuchtung, die immer mehr gegen das Kerninnere vordringt. Die Kernmembran selbst wird an dieser Stelle schon frühzeitig undeutlich. Zwischen 30 und 40 Minuten kann man an dieser Einbuchtung eine feine Plasmastructur beobachten, die von einem Centrankörperchen ausgeht. (Letzteres wurde von einem andern Schüler des Münchener Instituts, Dr. TRINCHESE, zum Gegenstand einer Arbeit gemacht, die demnächst erscheinen wird.) Die Plasmastrahlung wird rasch deutlicher, und die Kernmembran löst sich an der Stelle ihres Auftretens auf. Kern- und Zellplasma fangen an sich mit einander zu vermischen, und die Strahlung tritt in Beziehungen zum Nucleolus. Während dieser nämlich im Ovarialei ungefähr in den ersten 20 Minuten eine ganz unbestimmte Lage im Keimbläschen einnahm, ist er, wo er nicht bereits schon so lag, inzwischen an die Eioberfläche in die Nähe der Strahlung gerückt. Hier haben sich nun zwischen 30 und 40 Minuten verschiedene Veränderungen an demselben vollzogen. Vor allem hat er seine kugelige Gestalt verloren, er ist entweder ellipsen- oder birnartig verlängert (Fig. 4 u. 5) — in Bezug auf die Strahlung orientirt — oder er ist in die Breite gezogen (Fig. 6 u. 7). Mit dieser Gestaltänderung ist auch eine Aenderung in seinem Bau vor sich gegangen. Während nach 30 Minuten der Wabenbau des Plastins, mit Ausnahme weniger grösserer Vacuolen, aus gleichen feinen Bläschen bestand, herrscht jetzt mehr Mannigfaltigkeit und Unregelmässigkeit nach Grösse und Gestalt derselben, wobei das zahlreiche Vorkommen mittelgrosser Vacuolen auffällt. Ein Vergleich von Fig. 2 u. 3 mit Fig. 4 u. 5 zeigt diesen Unterschied deutlich. Es ist wahrscheinlich, dass diese Veränderung im Bau des Keimflecks nach Art einer Function von der Gestaltveränderung desselben abhängt. Vor allem aber hat jetzt die chromatische Substanz ihre Tendenz, sich im Keimfleck feiner und auf einen grössern Raum zu vertheilen, weiter verfolgt. Nach einer halben Stunde ist die Chromatinmasse, obwohl sie schon stark verästelt ist, noch so dicht gelagert, dass sie sich als deutliche Figur vom Plastinnucleolus abhebt (Fig. 3). Indem nun die einzelnen Chromatinkörnchen gegen die Peripherie des Nucleolus zu wandern und sich auf dem Maschenwerk fein vertheilen, verliert sich der Anblick eines aus zwei Theilen bestehenden Nucleolus, der dadurch ein mehr einheitliches Aussehen gewinnt. Nur um die jetzt häufiger vorhandenen, grössern Vacuolen, die meist in der Mitte zusammenliegen, ist die chromatische Substanz noch dichter gelagert, wodurch sie sich scharf vom Vacuoleninhalt abhebt (Fig. 4, 5).

Während derselben Zeit hat sich, wie schon bemerkt, die Kernmembran an der Stelle des Auftretens aufgelöst, und diese ist bis an den Nucleolus herangerückt. Jetzt beginnt die Bildung der Chromosomen, indem sich Chromatinkörner bald einzeln, bald in Klumpen oder Reihen vereinigt, von dem Nucleolus loslösen und in die Strahlung übertreten. Die chromatischen Elemente halten an dem, schon bei der Schilderung des Ovarialeies besprochenen Princip fest und nehmen bei diesem Ueberwandern stets eine Grundlage von Plastinsubstanz mit. Dieses Platin aber hat stark an Farbintensität verloren und erscheint vollkommen homogen. Während des ganzen Processes der Chromosomenbildung sieht man nun im Bereich der Strahlung auf der dem Nucleolus zugekehrten Seite hier ein kleines Plastinklumpchen mit einem Chromatinkorn in der Mitte, dort eine grössere, unregelmässige, wolkenartig erscheinende Platinansammlung, in der 3, 4 und mehr solcher zum Theil noch verschmolzenen Körner zusammenliegen, oder ein verschwommener Platinstreifen, in dem die Körner in einer Reihe hinter einander gelagert sind.

Diese häufig auftretenden Chromosomenreihen sind es jeden Falls, die OSC. HERTWIG zu der Ansicht gebracht haben, die vorher im Centrum gelegene, dichtere Substanz — darunter ist das Chromatin zu verstehen — nehme allmählich eine keulenförmige Gestalt an und wachse schliesslich als Stäbchen in die Strahlung hinein, wo es dann in einzelne Theile zerfalle. Die Betrachtung von Totalpräparaten liefert in der That diesen Eindruck. Genauere Untersuchung zeigt dagegen, dass die chromatische Substanz keineswegs im Zusammenhang als einheitliches Stäbchen in die Strahlung hineinwächst. Sie ist ja auch bei diesen Stadien auf dem Maschenwerk des Nucleolus fein vertheilt und tritt eben ohne besondere Regelmässigkeit, wie es sich gerade trifft, in einzelnen Theilen mit ihrer Platinunterlage in die Strahlung über, wobei sie sich erst kurz vor oder während der Loslösung vom Nucleolus zu deutlichen Klumpchen verdichtet. Dass dabei Reihen von Chromosomen in mehr oder minder innigem Zusammenhang zur Beobachtung gelangen, erscheint bei der ihnen zukommenden Platinunterlage leicht verständlich. Mit alleiniger Ausnahme eines hier und da vorkommenden, frühzeitigen Zerfallens des Nucleolus in einzelne Gruppen, vollzieht sich nach O. HERTWIG das Uebertreten der chromatischen Substanz in die Strahlung stets auf dem Wege der hier besprochenen, scheinbaren Stäbchenbildung. Auch dies ist keineswegs der Fall, sondern, wie schon oben mitgetheilt, lösen sich auch einzelne Chromosomen und Chromosomenklumpen vom Keimfleck ab, und dies ist nach meinen Beobachtungen sogar die Regel.

Im Folgenden will ich nun des genauern die Art und Weise der Chromosomentstehung an der Hand der Abbildungen erläutern. Fig. 4 zeigt uns, wie ein einzelnes Chromosom gerade im Begriff ist, sich vom Nucleolus abzulösen. An dem birnartig zugespitzten Ende desselben hat sich chromatische Substanz zu einem Korn verdichtet. Direct dahinter ist das Platin lichter geworden, und an dieser Stelle wird offenbar die Verbindung mit dem Keimfleck gelöst. Derselbe Fall ist auf Fig. 9 und sehr deutlich auf Fig. 15 zu sehen. Immerhin ist dieser Modus verhältnissmässig selten, nur hier und da kann man in nächster Nähe der Nucleolen ein einzelnes getrenntes Chromosom beobachten, z. B. auf Fig. 6, 7 und 13. Am häufigsten ist die Abtrennung eines mehr oder minder grossen Brockens von Platin, dessen Chromatin sich zu mehreren, manchmal noch verbundenen Körnern verdichtet hat. Bei dem sehr frühen Stadium der Fig. 4 liegt der einzige bis jetzt abgelöste Brocken in nächster Nähe des Keimflecks und enthält 4 oder 5 Chromosomen. Auf Fig. 5 liegt die Gruppe schon weiter vom Nucleolus entfernt, und die einzelnen Körner beginnen schon aus einander zu rücken. Hier ist daher deren Herkunft aus dem Keimfleck nicht ohne weiteres erkennbar. In vielen andern Fällen aber kann man beobachten, dass die Gruppe durch eine breite Platinbrücke noch mit dem Keimfleck verbunden ist, und derartige Bilder liefern wohl den überzeugendsten Beweis für die Abstammung der Chromosomen aus dem Nucleolus (Fig. 8 u. 10—14). Reihen zusammenhängender Chromatinkörner sind auf Fig. 7, 10 und 13 abgebildet. Bei den Figg. 10 und 13 befinden sich die letzten Chromosomen noch im Zusammenhang mit dem Nucleolus und bilden dadurch den sichern Hinweis auf die Herkunft der ganzen Reihen. Dieselben sind auf Fig. 7 und 10 verschiedentlich geknickt, und an einer Stelle ist ihre Platinverbindung unterbrochen. Dies pflegt bei den Reihen sowohl als bei den unregelmässigen Gruppen kurze Zeit nach der Loslösung von dem Keimfleck allgemein vor sich zu gehen. Die einzelnen Chromosomen rücken dann aus einander und liegen getrennt für sich oder 2, 3 vereinigt in dem Strahlensystem zerstreut, wie auf den Figg. 4—14 überall zu sehen ist. Nach der obigen Darstellung könnte man meinen, die Loslösung der Chromosomen vollziehe sich stets nach einander an derselben Stelle des Keimflecks. Das ist jedoch nicht der Fall. In Fällen, in denen — wie in Fig. 4, 5, 9, 13 — der Nucleolus in die Länge gezogen ist, mag dies vielleicht zu Anfang des Processes derart vor sich gehen; wenn jedoch der Keimfleck quer zur Strahlung gelagert ist (Fig. 6—8), so geschieht

offenbar von Anfang an das Ueberwandern chromatischer Substanz an mehreren Stellen zugleich.

Durch die stets fortschreitende Abgabe von Chromatin- und Plastinelementen verliert der Nucleolus allmählich an Grösse und Farbintensität, wobei er auch seine Gestalt verändert. Seine Oberfläche wird unregelmässig bucklig (Fig. 10), gegen die Strahlung zu wird er oft in langen Lappen ausgezogen (Fig. 13—15). Sehr häufig zerfällt er in zwei und mehr Theile (Fig. 8, 11 u. 12), was — wie im Falle Fig. 8 — schon auf sehr frühem Stadium geschehen kann. Aus den Theilstücken entwickeln sich die Chromosomen in ganz derselben, verschiedenartigen Weise, wie sie oben geschildert wurde. In den Anfangsstadien hob sich die chromatische Substanz besonders in der Umrahmung der grössern Vacuolen stark ab, weil sie dort dichter eingelagert war. Zuweilen war sogar noch eine gewisse, unregelmässige chromatische Figur erkennbar, gleichfalls durch deren dichte Lagerung hervorgerufen (Fig. 6 u. 7). Diese starken Unterschiede haben sich allmählich gleichfalls ganz verwischt, weil eben die chromatische Substanz ausgewandert ist. Ein Zustand, in dem alle diese Veränderungen schon so weit gediehen sind — die Chromosomenbildung ist fast vollendet — zeigen die Figg. 13—15. Auf Fig. 13 ist in dem der Strahlung zunächst liegenden Theil ausser dem eben sich ablösenden Chromatinkorn keine chromatische Substanz mehr im Nucleolus vorhanden. Derselbe weist zwei lange Fortsätze fein vacuoligen Plastins auf, zwischen denen sich eine äusserst schwach gefärbte, homogene, plastinöse Substanz befindet, wohl das Ueberbleibsel der hieraus entstandenen Chromosomen. Der dem Eiinnern zugekehrte Theil zeigt grössere und stärker umrandete Vacuolen, weil hier auf dem Maschenwerk sich noch Spuren chromatischer Substanz befinden. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei Fig. 14 u. 15, wie deren Betrachtung von selbst ergibt.

Wenn die genügende Menge Chromatin aus dem Nucleolus in die Strahlung hinüber befördert ist, d. h. wenn die bestimmte Anzahl von Chromosomen gebildet ist, was bei Fig. 15 wahrscheinlich nach Los-trennung des an der Spitze des Nucleolus liegenden Chromatinkorns vollzogen ist, verliert der Nucleolus seine zuletzt meist unregelmässig lappige Gestalt und rundet sich wieder zu einer Kugel ab. Gleichzeitig rückt das Strahlungssystem von ihm ab, so dass er jetzt ganz im Plasma liegt; er besitzt noch immer den wabig-vacuoligen Bau, vielleicht befindet sich auch noch ein Rest von chromatischer Substanz auf seinem Maschenwerk (Fig. 16 u. 17).

Der ganze Vorgang der Bildung der Chromosomen, der hiermit zu Ende ist, vollzieht sich ungefähr innerhalb 20 Minuten, so dass man also nach Ablauf einer Stunde meist Stadien antrifft, wie sie in Fig. 16 und 17 wiedergegeben sind. Während dieser Zeit ist auch die Kernmembran vollständig zur Auflösung gelangt, und Kern- und Zellplasma haben sich mit einander vermenget. Das Erstere hat sich gewöhnlich schon nach 50 Minuten vollzogen. Nach dieser Zeit ist der Keimfleck nur noch von einer immer schmaler werdenden Schicht ehemaligen Kernplasmas umgeben, welche stärker gefärbt erscheint als das Zellplasma, aber allmählich in letzteres übergeht (Fig. 12—15). Spuren des Kernplasmas nimmt man noch wahr zu einer Zeit, wo Strahlung und Nucleolus schon ganz getrennt liegen, also noch nach  $1-1\frac{1}{2}$  Stunden (Fig. 16, 17).

Auf eine Erscheinung muss ich noch aufmerksam machen, die während des ganzen Processes auf allen Präparaten zu beobachten war. Es befand sich nämlich um den Nucleolus herum stets ein heller, strukturloser Hof. Nur an der Stelle, wo die Strahlung an den Keimfleck herantrat, war er von dieser unterbrochen (Fig. 4—14). Später, wenn der Nucleolus schon ganz im Plasma liegt, ist dieser Hof immer noch wahrnehmbar. Er ist allerdings jetzt viel schmaler und umgibt ihn ganz. Am wahrscheinlichsten ist diese Bildung als Folge von Schrumpfungen bei der Conservirung anzusehen. Der Umstand aber, dass dieser helle Raum nicht vorhanden ist an der Stelle, an der die Strahlung angrenzt, ist wohl auf die starken Anziehungskräfte zurückzuführen, die an dieser Stelle wirken.

Während der ganzen Zeit, innerhalb welcher im weitem Entwicklungsgang die Spindelfigur ausgebildet und der 1. Richtungskörper gebildet wird, kann man noch den im Plasma liegenden Rest des Nucleolus wahrnehmen. Er wird allmählich immer kleiner und blasser und verschwindet zuletzt. Dies fällt meist mit der Ausstossung des 1. Richtungskörpers zeitlich zusammen, doch kann auch noch später, wenn schon das 2. Richtungskörperchen gebildet wird, ein kleiner Rest des sich auflösenden Keimflecks vorhanden sein. Das Aufgehen desselben im Plasma ist nicht mit besondern morphologischen Vorgängen verbunden, es ist wohl einfach als eine Zersetzung und Diffusion seiner Substanzen aufzufassen. Solange der Nucleolus zur Beobachtung gelangt, behält er seinen vacuoligen Bau bei. Bald sind es nur wenige grössere Vacuolen mit breiten, schwach gefärbten Umrabmungen (Fig. 18a), bald viele kleine, wobei aber auch hier und da eine grössere darunter ist (Fig. 18b u. c). Gegen Schluss der Auflösung wird der

vacuolige Bau immer undeutlicher, und man sieht schliesslich nur noch eine kleine, sehr blasse, homogene Kugel. Nach 2—2 $\frac{1}{2}$  Stunden ist auch dieser letzte Rest des Nucleolus verschwunden.

Das Fortbestehen des Keimflecks im Cytoplasma nach der Auflösung des Keimbläschens wurde schon früher mehrmals beobachtet und beschrieben. Zum ersten Mal wurde dieses Verhalten meines Wissens von HÄCKER bei der ersten Reifungstheilung des *Aequorea*-Eies gefunden und später von demselben auch beim Seeigeleri angegeben. Bei *Myzostoma* wurde das Uebertreten des Nucleolus in das Zellplasma übereinstimmend von WHEELER (97) und KOSTANECKI (98) gefunden. Neuestens beschrieb noch OBST (99) in den Eiern von *Limax maximus* neben der 1. Richtungsspindel einen grossen, kugligen, von zahlreichen Vacuolen durchsetzten Nucleolus. Die zahlreichen Vacuolen verschmelzen zu einer einzigen im Centrum liegenden. Nach Bildung des 2. Richtungskörpers war das Gebilde verschwunden.

Alle diese Forscher brachten den Nucleolus nicht in Beziehung zu der Chromosomenbildung, sondern folgern gerade aus seinem Persistiren neben der fertigen Spindel, dass er nichts mit der Entstehung dieser Gebilde zu thun habe. HÄCKER führt das Uebertreten des Keimflecks ins Plasma und seine dortige Auflösung mit an zur Begründung seiner „Kernsecret-Theorie“ der Nucleolen. Beim *Echinus*-Ei constatirt er selbst bei dem Metanucleolus — so nennt er von nun an den Keimfleck — den Schwund der früher vorhandenen centralen Vacuole. Nun aber LIST (99) nachgewiesen hat, dass dieses centrale Gebilde keine Vacuole ist, sondern chromatische Substanz, was ich selbst nach eigenen Untersuchungen bestätigen konnte, so kann man daraus wohl den Schluss ziehen, dass dieses Chromatin bei der Ausbildung der Chromosomen Verwendung gefunden habe. Auch OBST sagt ausdrücklich von *Limax*, dass bei dem neben der in Ausbildung begriffenen Spindel im Zellplasma liegenden Nucleolus die Substanz fehle, welche beim Keimbläschen den kleinern Theil seiner Masse ausmachte. Obwohl er dies zugiebt und die Auflösung des Keimbläschens nicht beobachten konnte, spricht er doch von der „Thatsache, dass, wie bei andern Arten, auch bei *Limax* der Nucleolus offenbar nicht zur Ausbildung des Chromatins verwendet wird“. Das Fehlen der einen Substanz beim Metanucleolus von *Limax* macht nun im Vergleich mit meinen Befunden auch für dieses Object gerade das Gegentheil der oben citirten Behauptung wahrscheinlich, dass nämlich auch hier die verschwundene Substanz zur Bildung der Chromosomen aufgebraucht wurde. Ich kann daher in dem Weiterbestehen des Keim-

flecks im Plasma durchaus nichts Beweisendes erblicken für die Verneinung der Beziehungen zwischen Nucleolus und Chromosomen; vielmehr scheinen mir besonders die näher ausgeführten Fälle von *Psammechinus* und *Limax* eine solche Deutung nicht bloss zuzulassen, sondern sogar zu verlangen.

---

Ueber Plasmastrahlung und Spindelbildung will ich nur wenige Worte hinzufügen. In der Mitte der erst einfach auftretenden Strahlung liegt ein Centrosom oder, besser gesagt, ein Centralkorn. Die Strahlung kommt zu Stande durch die radiale Einstellung des Gerüst- oder Maschenwerks, was wohl durch die im Centrosom wirkenden Kräfte veranlasst wird. Dabei werden die Querverbindungen weniger deutlich, sind aber immer noch gut sichtbar, und die Körnchen werden aus dem Umkreis des Centrosoms verdrängt. Gegen den Nucleolus hin bilden sich schon frühzeitig stärkere Fasern aus; auch sie sind keinesfalls echte Fasern, sondern bieten diesen Anblick in Folge der Verdickung der Radialwände des centrirten Protoplasmas. Auch hier sind die Querwände stets zu sehen. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass ein Theil der Plastinsubstanz, die sich mit den Chromosomen vom Nucleolus ablöst, mit zur Verdickung der Radialwände verwendet wird. Man vergleiche hierzu die Abbildungen 4—15. Später theilt sich die Strahlung, und es entsteht eine Doppelstrahlung, wobei sich die beiden Systeme Anfangs häufig überkreuzen. Diese Ueberkreuzung findet auch statt bei den Spindelfasern, die nun gleichfalls von beiden Centren aus ihren Ursprung nehmen. Die Fasern der beiden Systeme, die sich nach dem Nucleolus richten, bilden dort einen spitzen Winkel, wo die Chromosomen liegen. Indem die Centrosomen weiter aus einander rücken, wird dieser Winkel immer stumpfer, die dortige Ueberkreuzung der Fasern verliert sich immer mehr, bis diese ganz in einander übergehen und eine nach dem Nucleolus hin stark ausgebuchtete Spindel entsteht, bei welcher aber immer noch die Querwände zu sehen sind. Hieraus entsteht weiter dann die normale Spindel (Fig. 16, 17). Der Bau und die Entstehung dieser Spindel erklärt sich in einfachster Weise durch Annahme der BÜTSCHLI'schen Wabentheorie und durch die Centrentheorien der Zelltheilungsmechanik, die im Anschluss daran von BÜTSCHLI, v. ERLANGER und RHUMBLER (99) weiter entwickelt wurden.

### Zusammenfassung der Hauptresultate.

Zum Schluss wollen wir die wichtigsten Resultate nochmals kurz zusammenfassen. Während der Wachstumsperiode des Ovarialeies

vollziehen sich „vegetative Kernveränderungen“, bestehend in Vertheilung der chromatischen Substanz im Kern und Ansammlung derselben im Nucleolus. Bei *Asterias glacialis* ist am Schluss dieser Periode alles Chromatin und Platin im Nucleolus vereinigt, und aus demselben entstehen dann nach der Entleerung ins Wasser unter Herantritt einer Strahlung und Auflösung des Keimbläschens die Chromosomen der ersten Richtungstheilung.

Ausser den Befunden von CARNOY u. LEBRUN (99) bei Urodelen ist diese Wiederbestätigung der Befunde O. HERTWIG's (78) die einzige genauere Darstellung einer Entstehung der Chromosomen aus dem Nucleolus beim Ei der Metazoen in neuerer Zeit. Bei den Tritonen liegen die Verhältnisse weit verwickelter als bei *Asterias*, und die CARNOY'sche Darstellung lässt nicht sicher erkennen, ob die angenommene Reihenfolge der Stadien auch die richtige ist. Das ist auch der Haupteinwand, den man gegen dieselbe machen kann. Von einem derartigen Einwand kann bei *Asterias* nicht die Rede sein. Die Reihenfolge der Stadien ist absolut sicher, und die Verhältnisse sind zudem von einer Einfachheit, die vielfach an Protozoen (*Actinosphaerium*) erinnert. CARNOY ist in seinen Folgerungen sehr weit gegangen; er hält damit die mit der Reife im Zusammenhang stehenden Theorien, die sich an die Namen BOVERI, WEISMANN, HÄCKER etc. knüpfen, alle für widerlegt. Dies ist jeden Falls etwas zu radical vorgegangen. Aber eins lässt sich auf Grund meiner Befunde im Verein mit denen CARNOY's (99) und R. HERTWIG's (98) mit Sicherheit aussagen, dass sich dieselben nie ohne Zwang mit der Annahme einer Individualität und damit auch qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen in Einklang bringen lassen. Ausserdem halte ich die „Kernsecrettheorie der Nucleolen“ von HÄCKER dadurch für widerlegt, wenn ich auch nicht in Abrede stellen will, dass vielleicht nucleolusartigen Bildungen bei andern Objecten derartige Aufgaben zukommen.

### Literaturverzeichniss.

---

- BÖHMIG, L. (98), Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen, in: Z. wiss. Zool., V. 64, 1898.
- CARNOY et LEBRUN (99), La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, in: La Cellule, V. 16, 1899.
- DOFLEIN, FR. (99), Ueber Eibildung und Eiablage von *Bdellostoma stouti* LOCK., in: Festschr. KUPFFER, Jena 1899.
- (1900), Zell- und Protoplasmastudien. I. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zelltheilung nach Untersuchungen an *Noctiluca* und andern Organismen, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1900.
- HÄCKER, V. (93), Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. II. Ueber die Function des Hauptnucleolus und über das Aufsteigen der Keimbläschen, in: Arch. mikr. Anat., V. 42, 1893.
- (99), Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.
- HERTWIG, O. (78), Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, III. Theil, in: Morph. Jahrb., V. 4, 1878.
- (90), Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden, in: Arch. mikr. Anat., V. 36, 1890.
- HERTWIG, RICH. (99), Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichhorni*, in: Abh. bayr. Akad. Wiss., 2. Cl., V. 29, Abth. 3.
- KORSCHULT, E. (95), Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: Z. wiss. Zool., V. 60, 1895.
- V. KOSTANECKI, K. (98), Die Befruchtung des Eies von *Myzostoma glabrum*, in: Arch. mikr. Anat., V. 51, 1898.
- LIST, TH. (96), Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 12, 1896.
- MONTGOMERY, THOS. H. (99), Cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus, in: Journ. Morphol., V. 15, 1899.
- OBST, P. (99), Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoideen, in: Z. wiss. Zool., V. 66, 1899.
- RHUMBLER, L. (99), Allgemeine Zellmechanik, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 18, 1899.
- SCHAUDINN, FR. (99), Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium sieboldi* SCHN., in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, Anh., 1899.
- WHEELER, WM. (98), The maturation, fecundation and early cleavage of *Myzostoma glabrum*, in: Arch. Biol., V. 15, 1898.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 42 u. 43.

Allen Abbildungen sind Schnittpräparate von Eiern von *Asterias glacialis* zu Grunde gelegt. Die Figg. 1—3, 6, 7, 10, 16—18 sind bei ZEISS  $1/_{18}$  homogene Immersion und Compensationsocular 4, die übrigen bei ZEISS  $1/_{12}$  homogene Immersion und Compensationsocular 8 mit dem ABBE'schen Zeichenapparat entworfen.

Fig. 1. Keimbläschen eines Ovarialeies. Ein Hauptnucleolus und ein Nebennucleolus, Chromatin zum grössten Theil im Kern zerstreut. Conservirung: Eisessig-Sublimat. Färbung: LIST's Methode und DELAFIELD's Hämatoxylin.

Fig. 2. Abschnitt des Keimbläschens eines Ovarialeies mit Keimfleck, der alles Plastin und Chromatin enthält. Conservirung: Eisessig-Sublimat; Färbung: DELAFIELD's Hämatoxylin.

Fig. 3. Abschnitt des Keimbläschens eines reifenden Eies 20 Minuten nach Entleerung ins Meerwasser. Keimfleck wie bei Fig. 2. Conservirung: Sublimat; Färbung: DELAFIELD's Hämatoxylin.

Fig. 4—15. Abschnitte aus reifenden Eiern, welche die Bildung der Chromosomen aus dem Nucleolus und die Auflösung des Keimbläschens veranschaulichen. Fig. 4—8 sind entworfen nach Präparaten von Eiern, die nach 40 Minuten, Fig. 9—15, die nach 50 Minuten conservirt sind, von der Entleerung ins Meerwasser an gerechnet. Conservirung: Sublimat oder Pikrinessigsäure; Färbung: Fig. 4, 8, 11—15 DELAFIELD's Hämatoxylin; Fig. 9 u. 10 LIST's Berlinerblau-Methode und Boraxkarmin.

Fig. 16 u. 17. Abschnitte aus reifenden Eiern, 60 Minuten nach der Entleerung. In Ausbildung begriffene Spindel und Metanucleolus im Plasma. Conservirung: Sublimat; Färbung: Fig. 16 DELAFIELD's Hämatoxylin, Fig. 17 HEIDENHAIN's Hämatoxylin.

Fig. 18. In Auflösung begriffene Nucleolen ca.  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach der Entleerung der Eier. Conservirung: Sublimat; Färbung: DELAFIELD's Hämatoxylin.







1



2.



3

Verlag von *Gustav Fischer* in *Jena*.

Reproduktion von *J. B. Obernetter*, München.









4.



5.



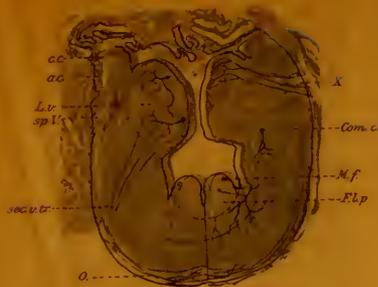
6.



7.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

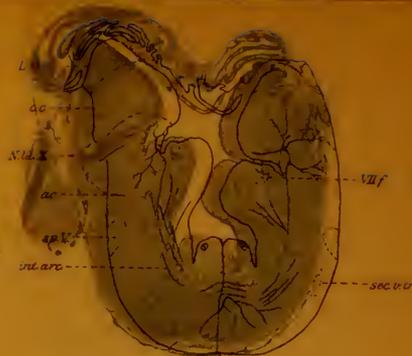
Reproduktion v. J. B. Obernetter München



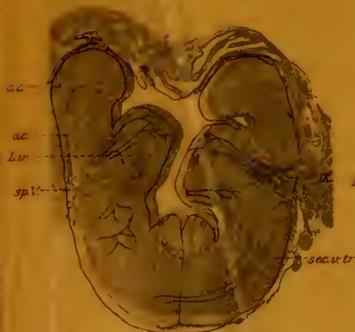
8



10



111



9



12



13



8.



10.



11.



9.



12.



13.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

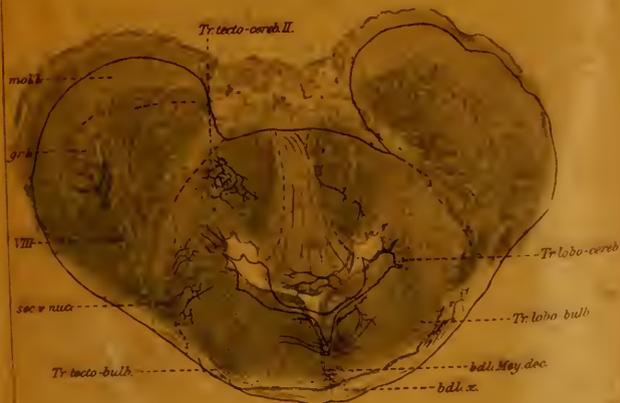
Reproduktion v. J. Obernetter München



14  
14.



16  
16.



15  
15.



17  
17.



14.



16.



15.



17.

Verlag von G. Fischer in Jena.

Reproduktion von J. Obermayer München



18.18



22.1



19



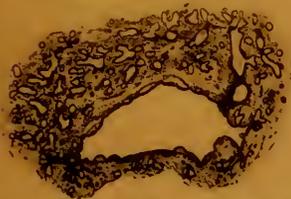
22



20



19.



18.



21.



22.



20.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

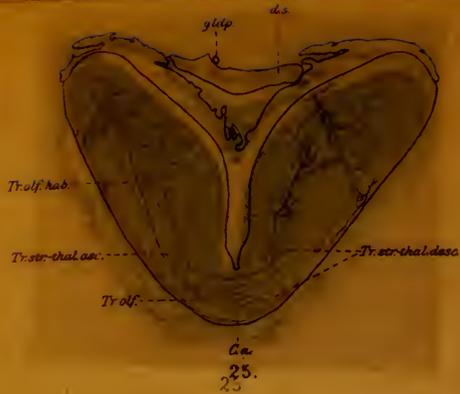
Reproduktion v. 29 Obernetter München.



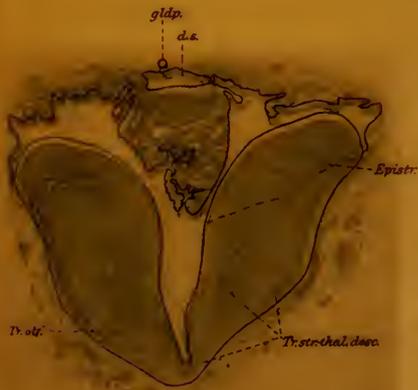
23.



24.



25.



26.



27.



28.



23



24



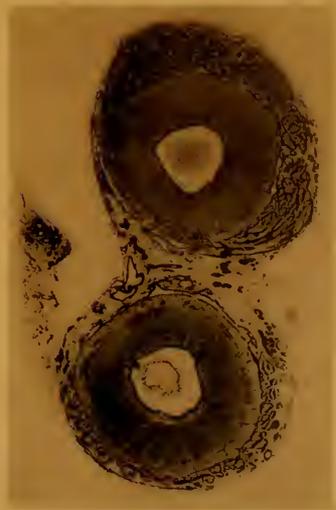
25.



26.



27.

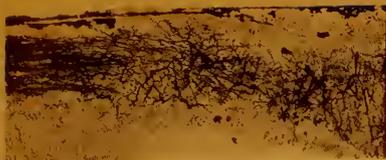


28.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion v. J. B. Obernetter, München





29.



30.



31.



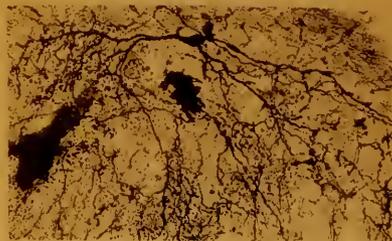
32.



33.



34.



35.



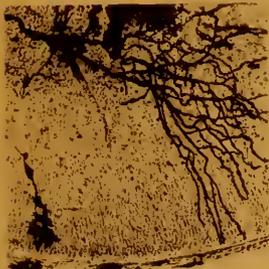
37.



39.



38.



41.



36.

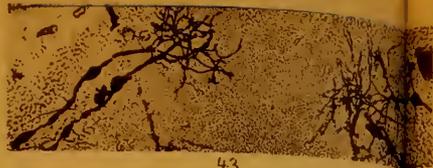


40.

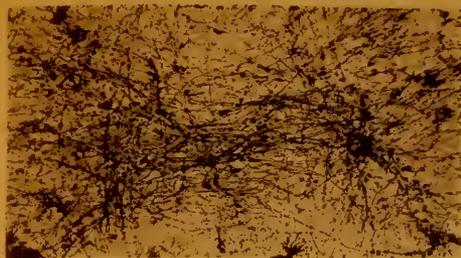




42.



43.



46.



44.



45.



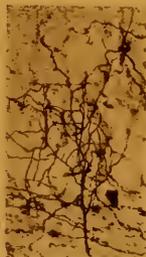
47.



51.



48.



50.



52.



53.



49.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion v. J. Obernetter, München





54



55.



61



56



60



57



58



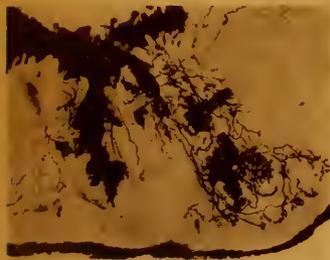
67



59.



65.



62.



63



64



66.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion v. J. B. Obernetter, München.





68.



69.



70.



71.



72.



73.



74.



75.



76.





77.



78.



81.



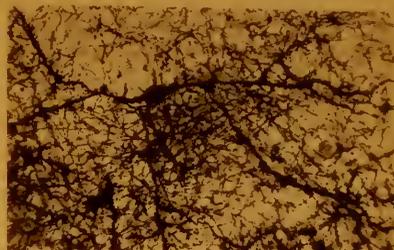
82.



83.



79.



80.

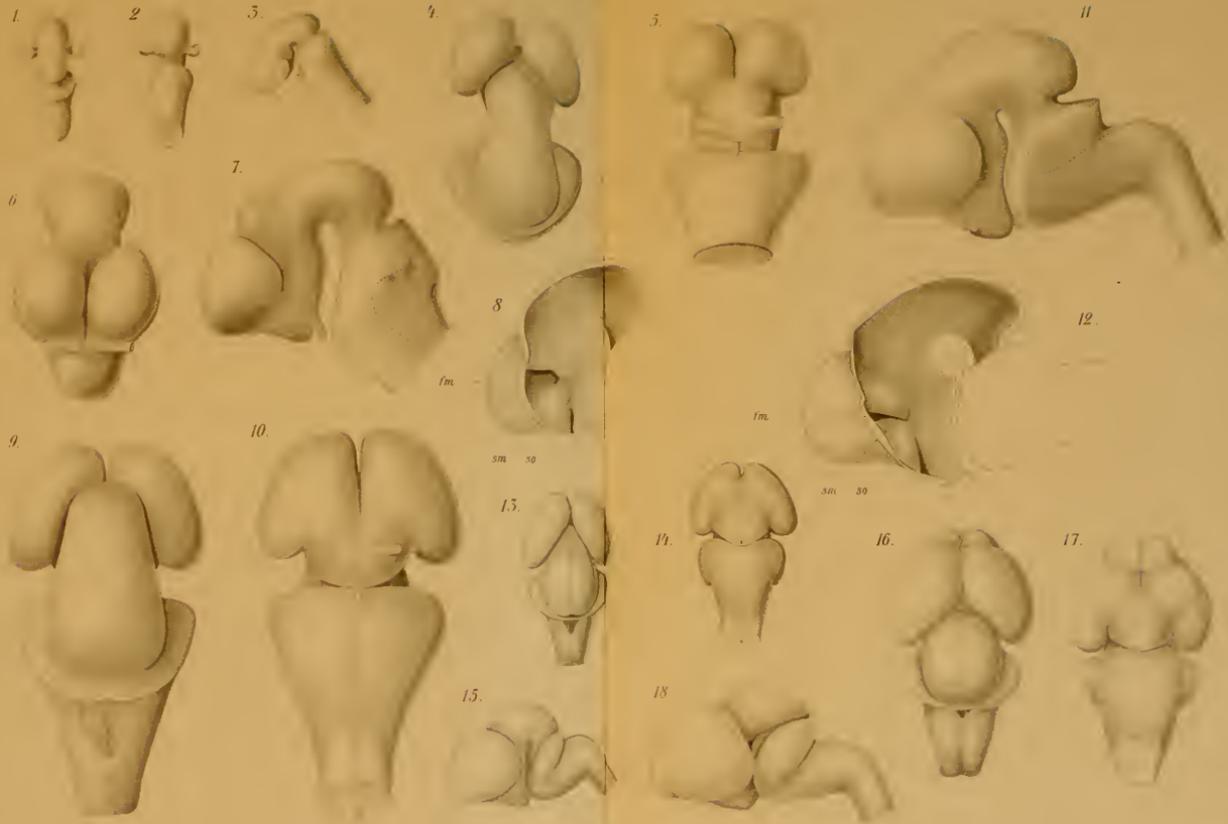


84.

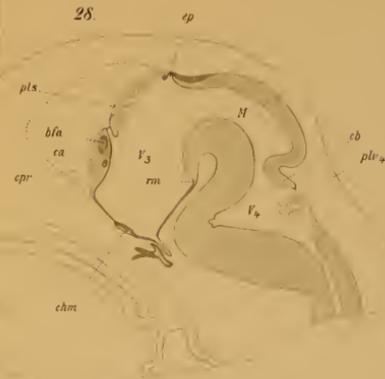
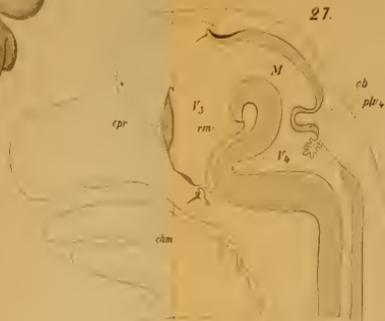
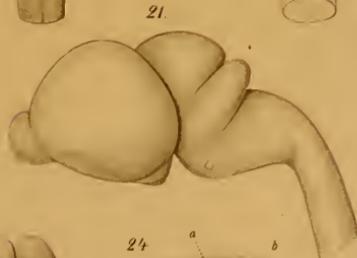
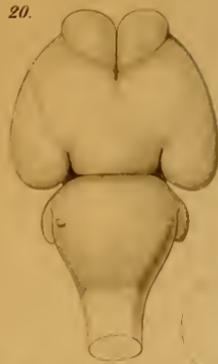
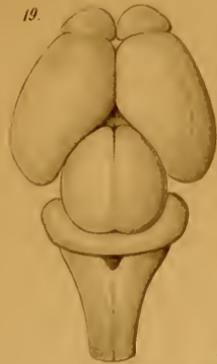




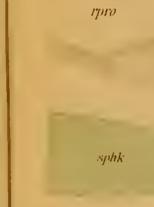
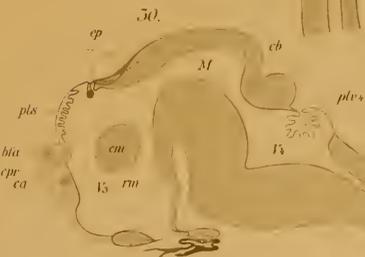
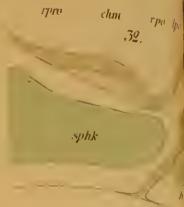
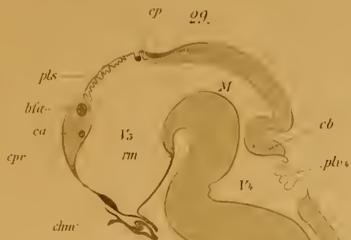




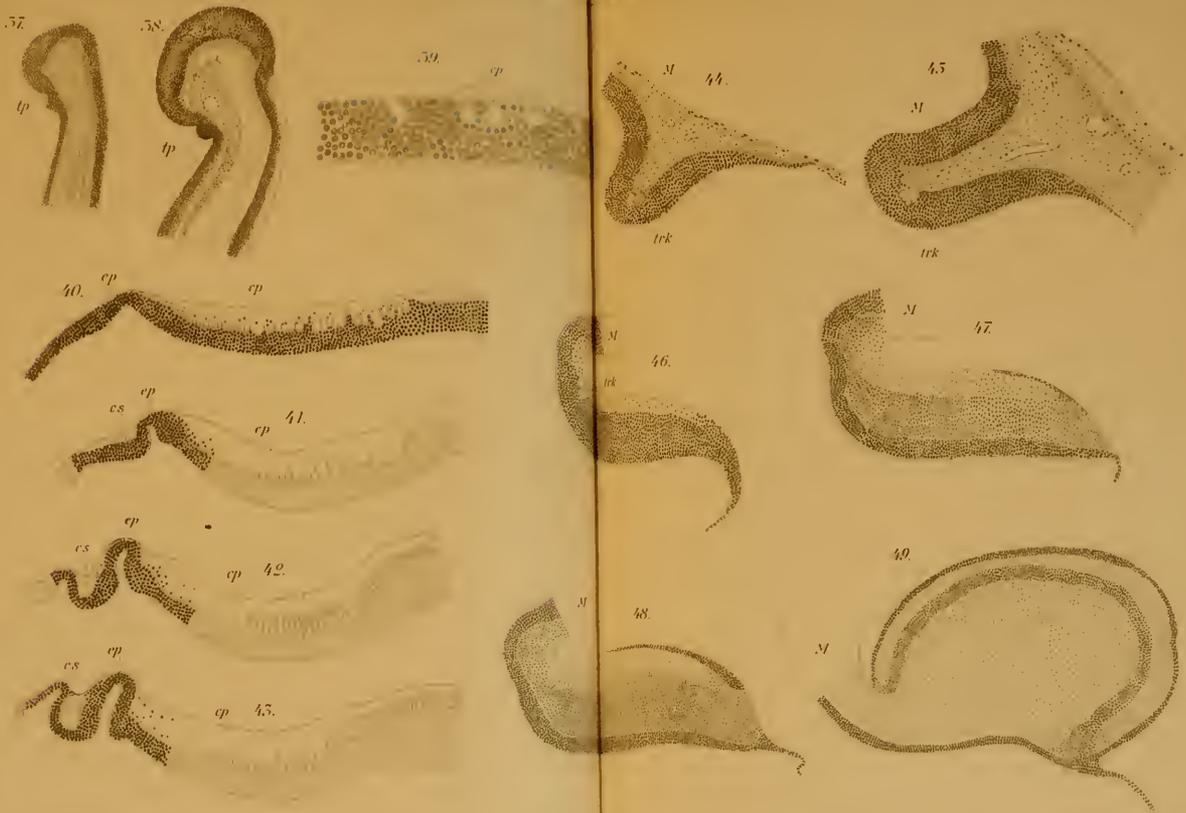






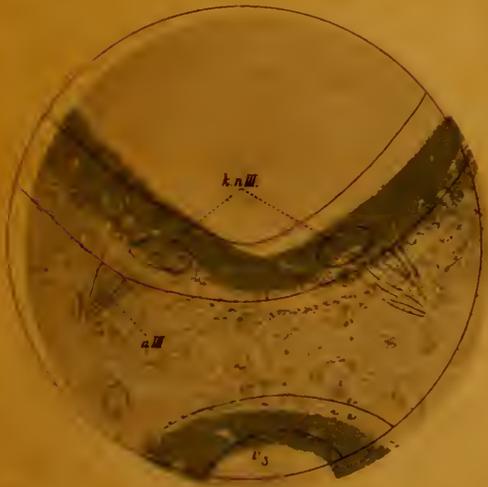








51.



56



52



53



54



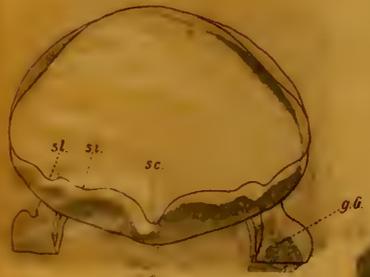
55



57



58



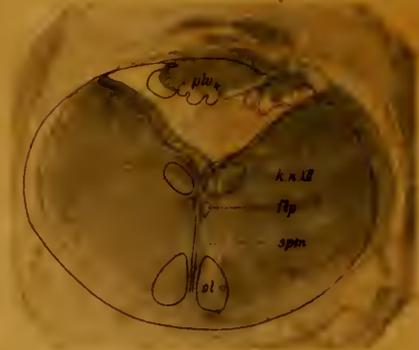
59



60



61



62



63

Ver. Gustav Fischer

n. Jent.



51.



56



50.



52



53



57



54



55



59



60



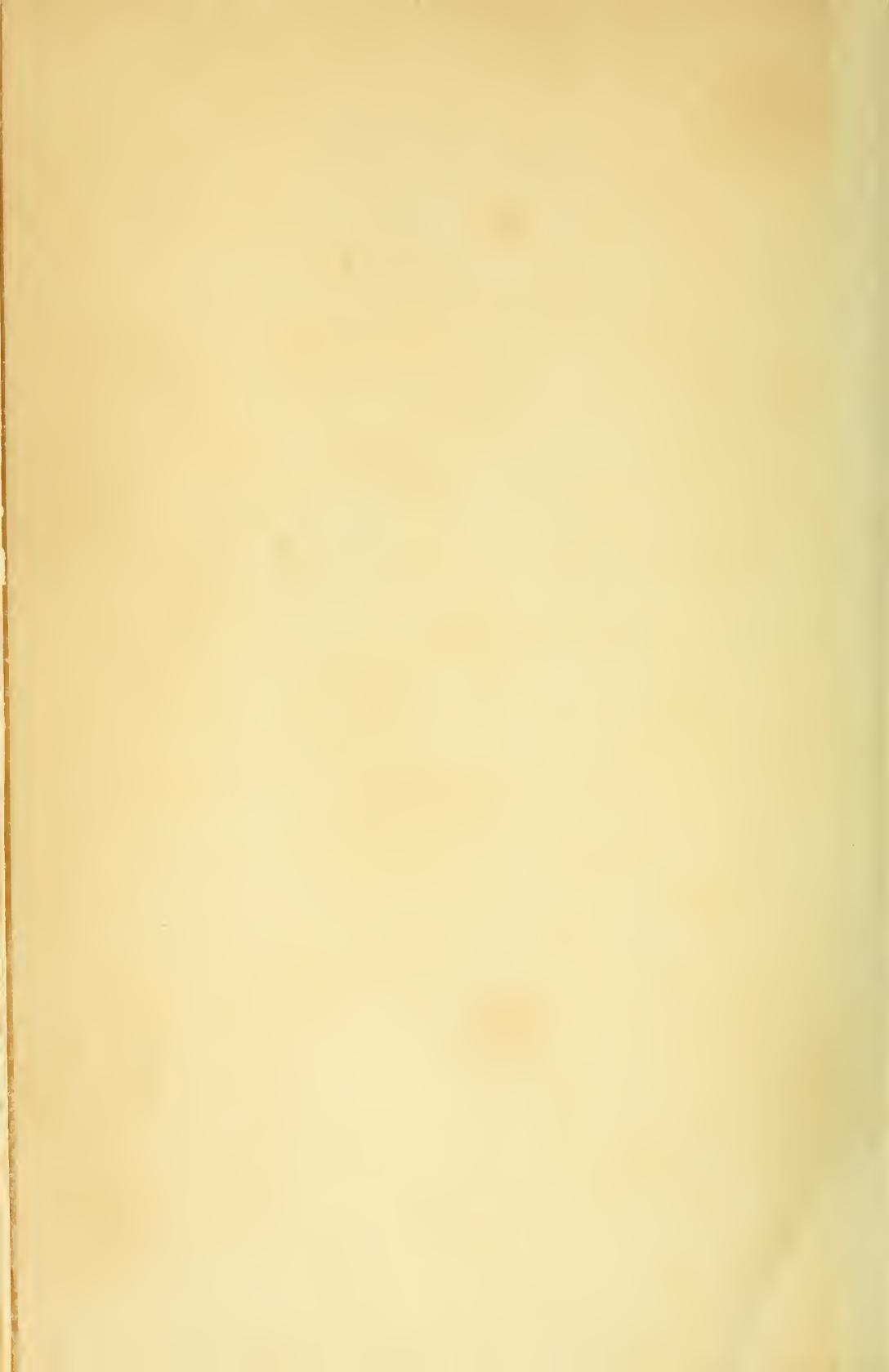
61



62

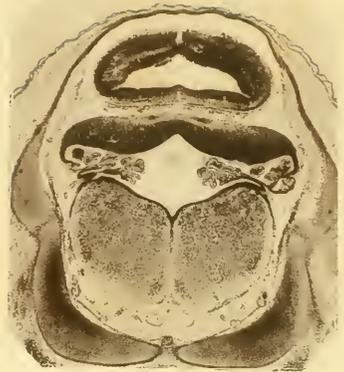


58

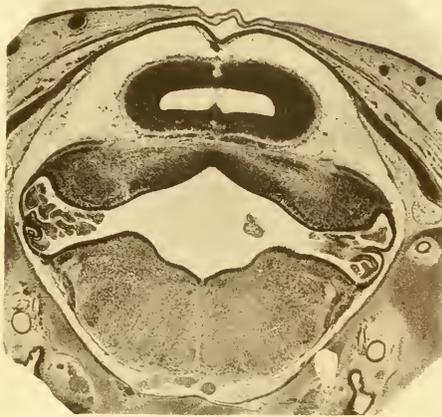




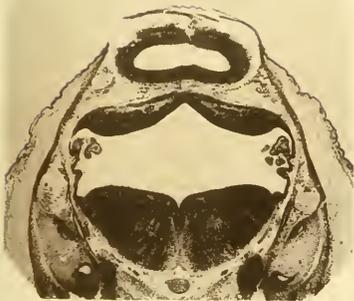
63



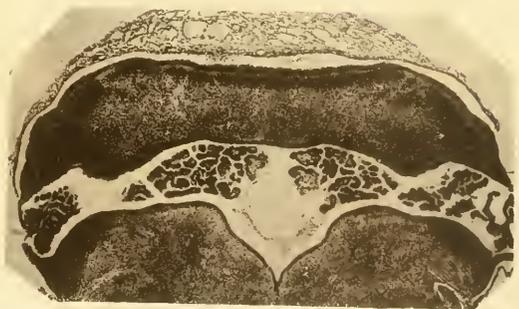
65



66



64



67

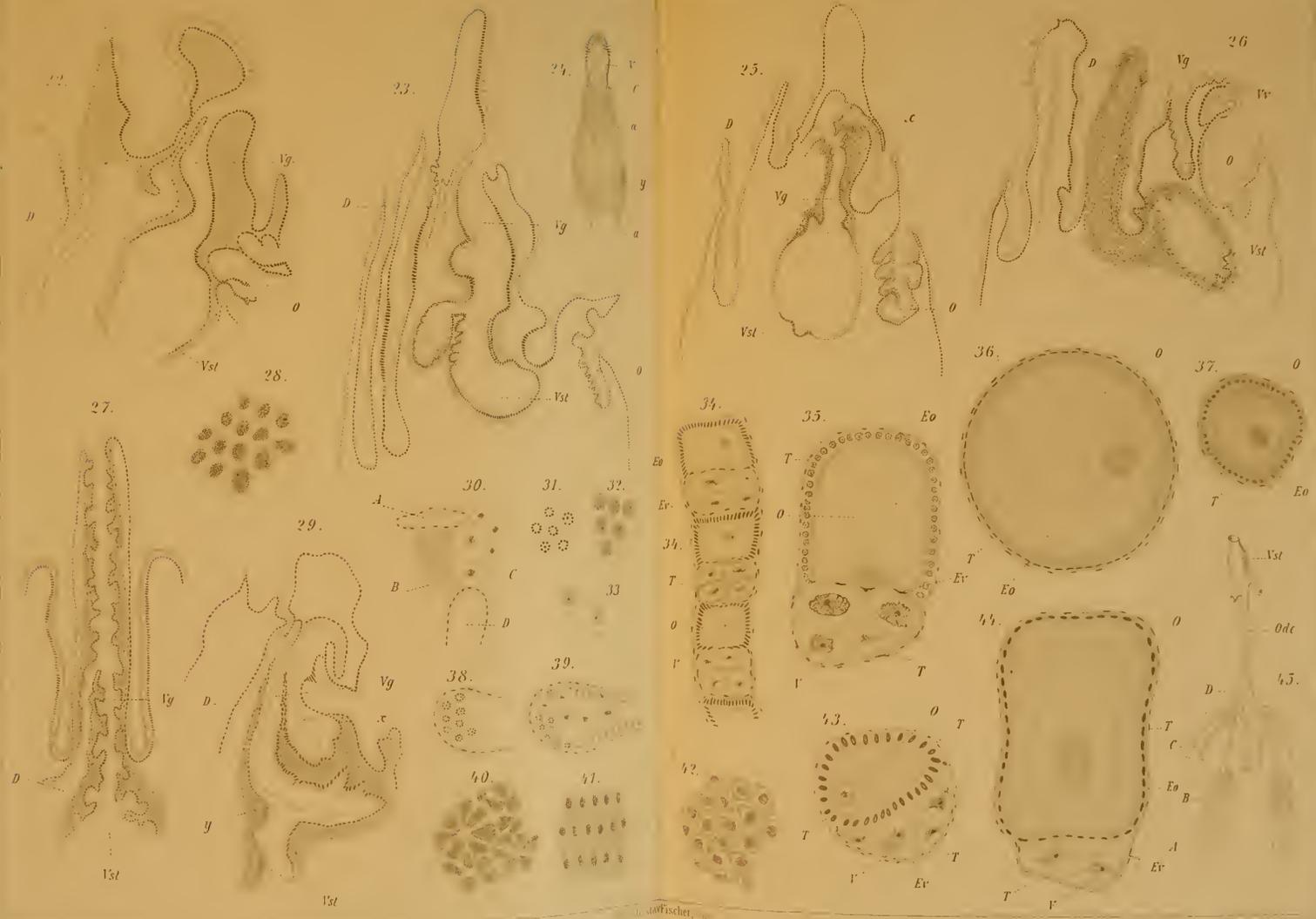
Grönberg phot.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

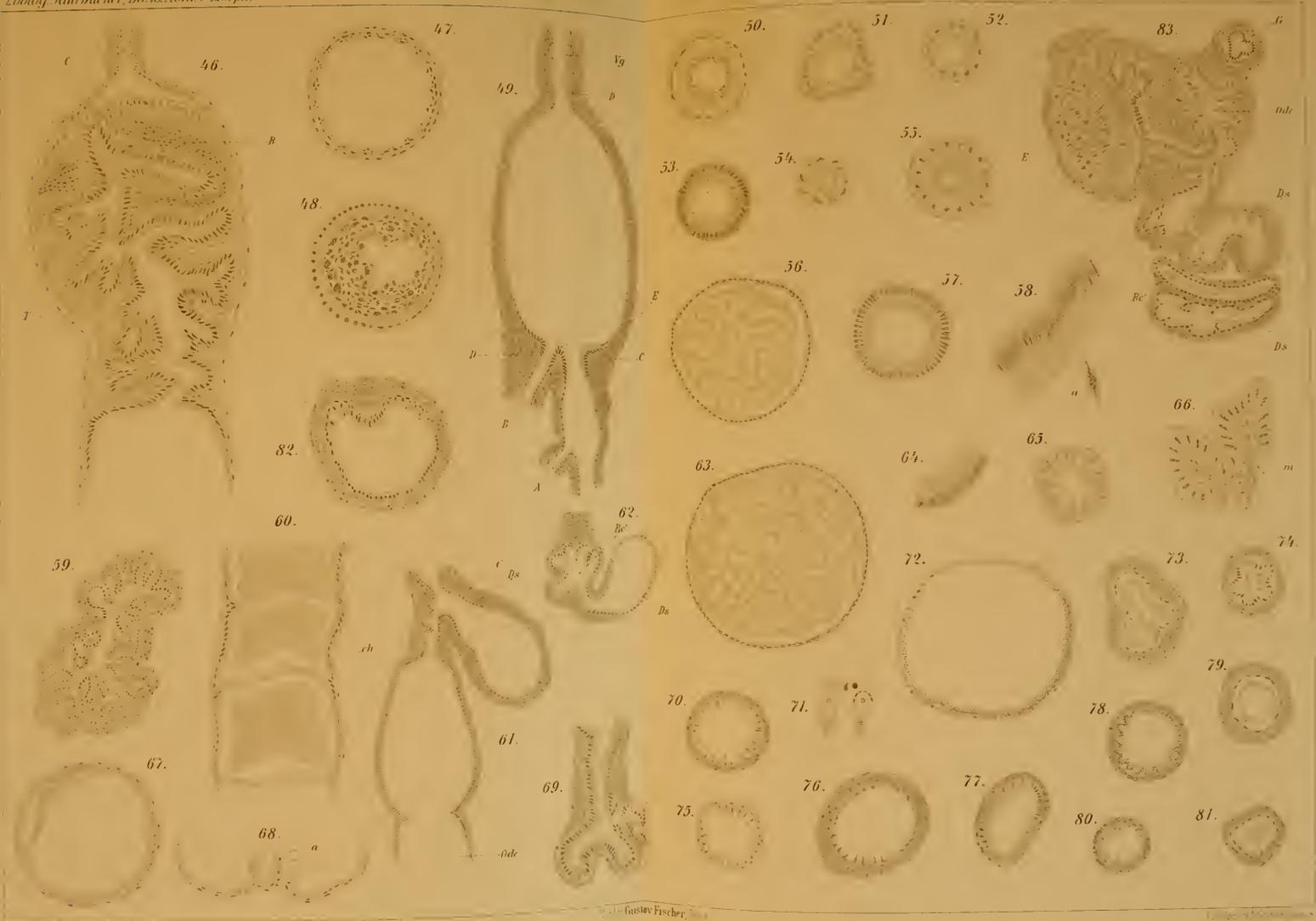




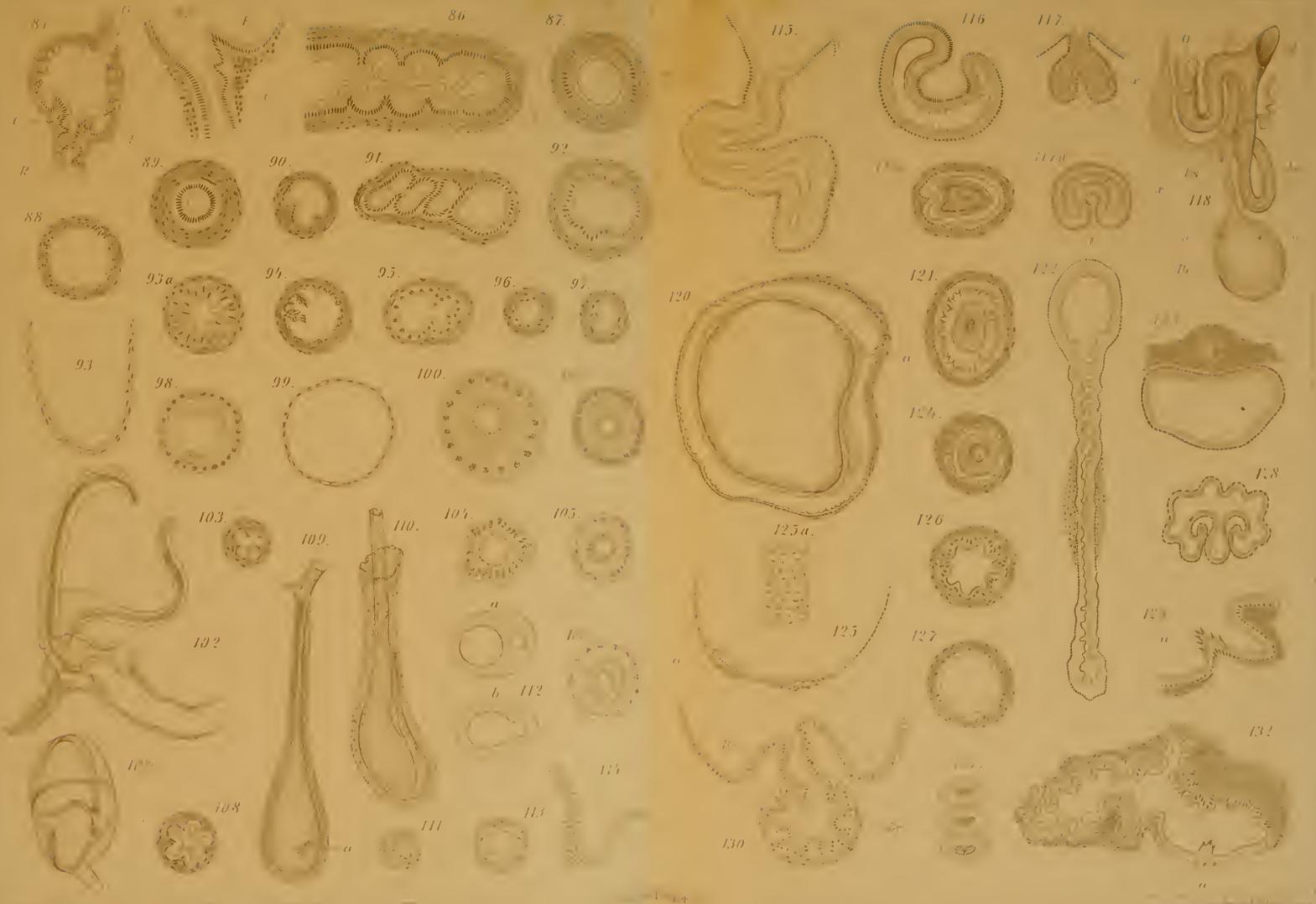




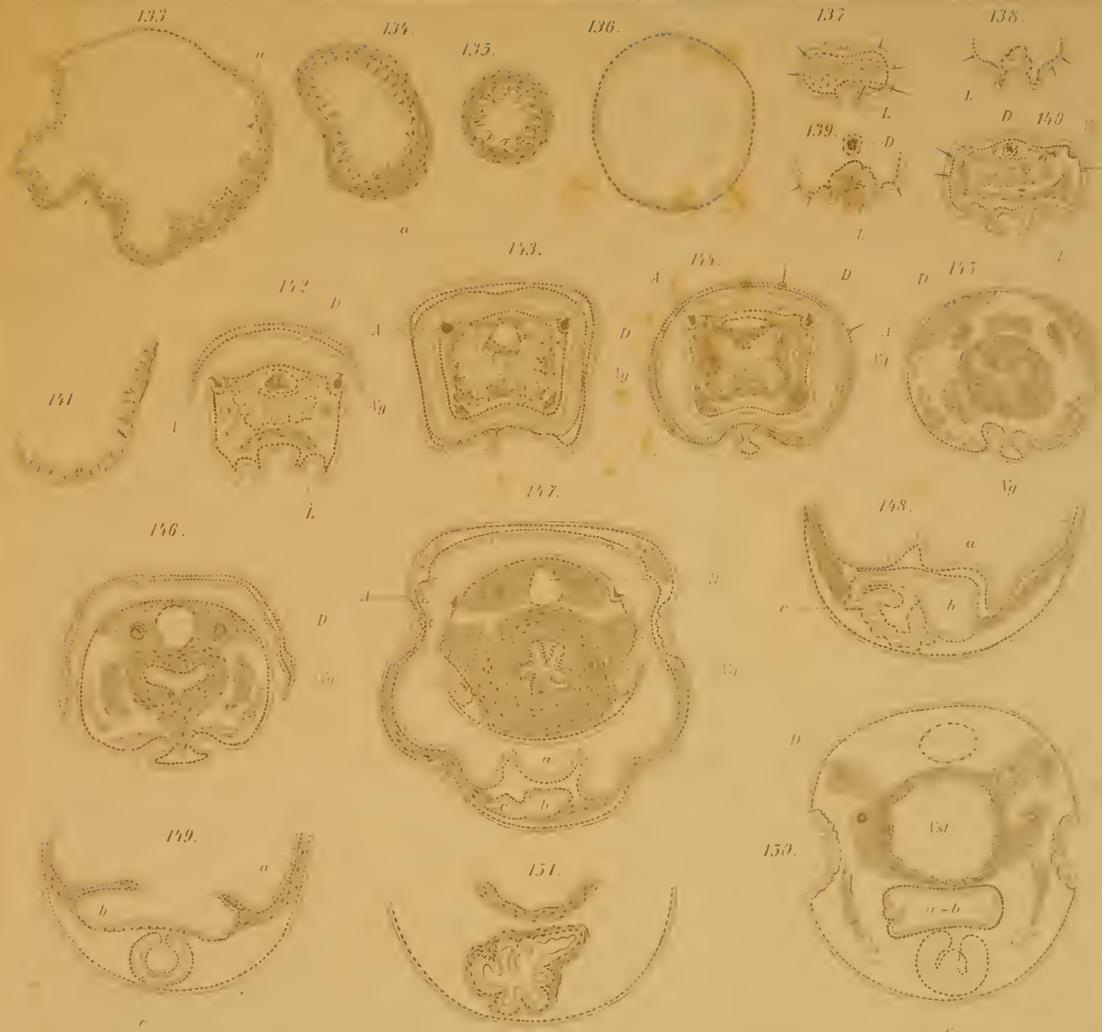




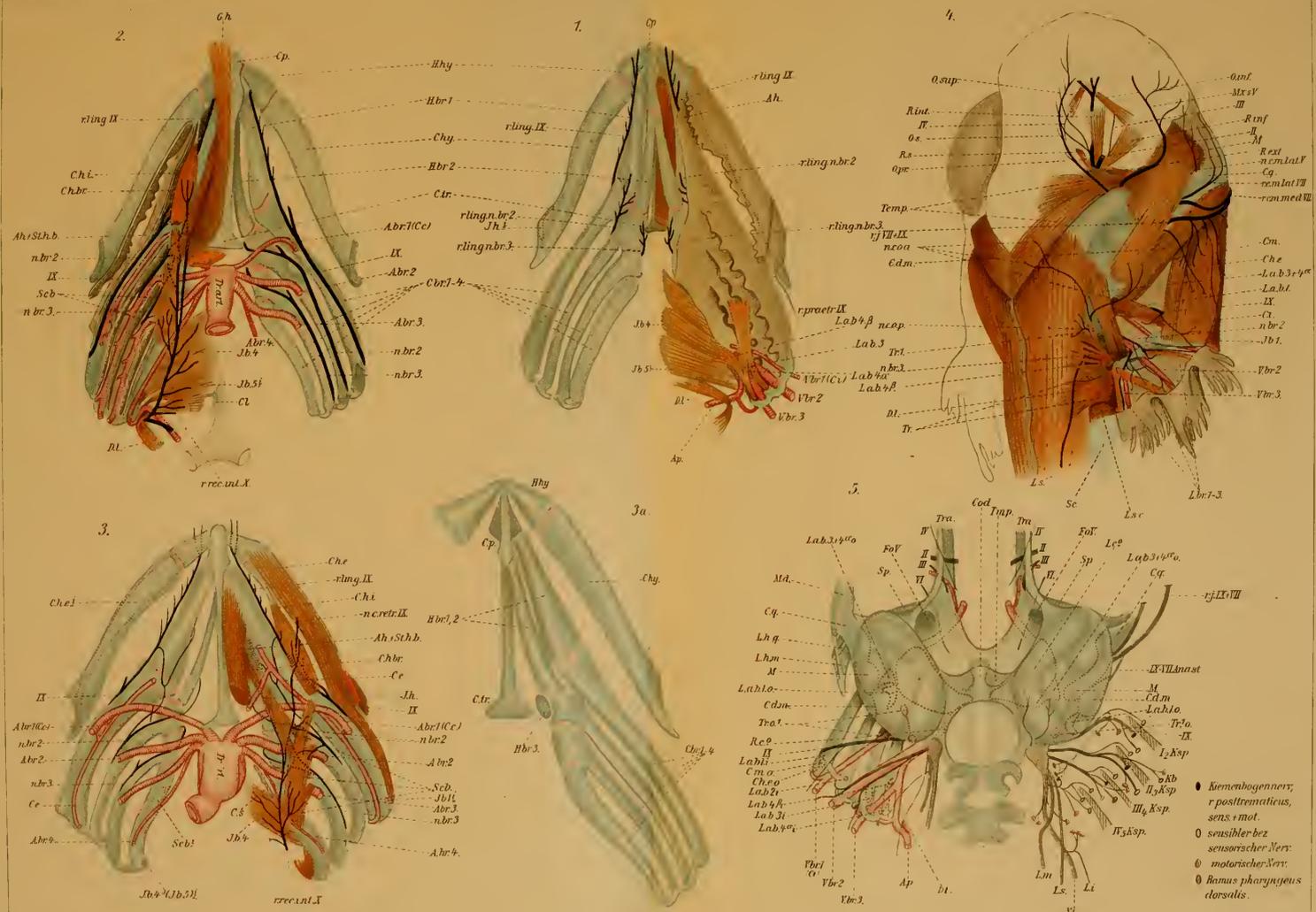










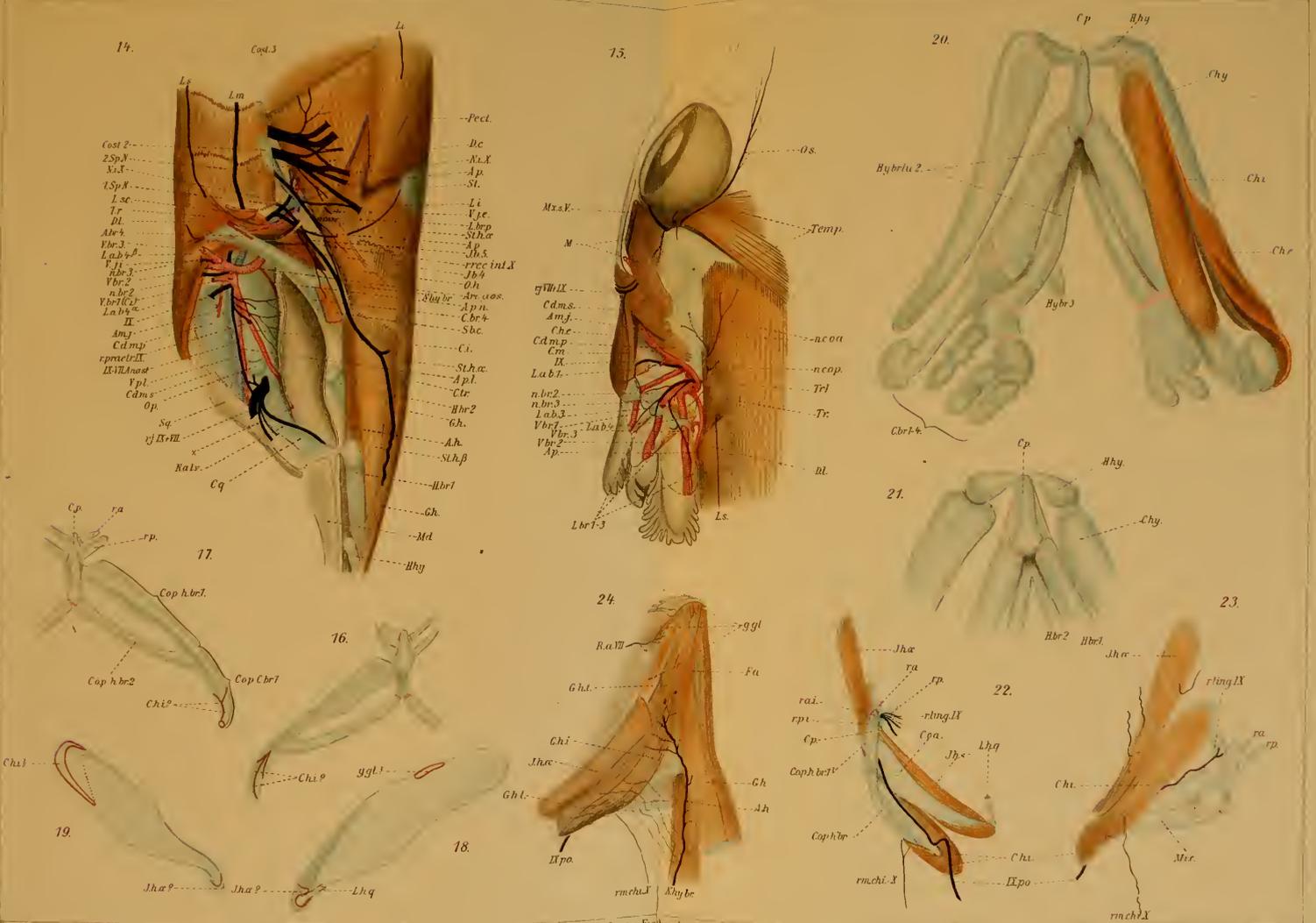


\* Kiembogenner,  
 r posttracheus,  
 sens. mot.  
 0 sensibler bez  
 sensorischer Nerv.  
 0 motorischer Nerv.  
 0 Ramus pharyngeus  
 dorsalis.









14. *Cod. 3*  
*Ls*  
*Lm*  
*Cost 2*  
*2 Sp. X*  
*Ki. 8*  
*1. Sp. X*  
*L. sc*  
*Tr*  
*DL*  
*Ab 4*  
*Vbr. 3*  
*L. ab. 3. β*  
*Vbr. 3*  
*Vbr. 2*  
*n. br. 2*  
*Vbr. 1 (C)*  
*L. ab. 3. α*  
 II  
*Amj*  
*Cd. m. j*  
*re. p. r. e. t. r. II*  
*II. III. Anas*  
*Yp. 1*  
*Cd. m. s.*  
*Op*  
*Sq*  
*v. j. II. VIII*  
*Kals*  
*Cq*  
*Ls*  
 --Fect.  
 --Be  
 --Ka. X  
 --A. j.  
 --Sl.  
 --Li  
 --Vie.  
 --Lbr. α  
 --St. h. α  
 --Ap  
 --Ab. 5  
 --rrec. inl. X  
 --Jb. 4  
 --Oh  
 --Ab. eos.  
 --Ap. n.  
 --Cbr. 4  
 --Sbc.  
 --Ci.  
 --St. h. α.  
 --A. pl.  
 --Ct. r.  
 --Hbr. 2  
 --Ch.  
 --A. h.  
 --St. h. β  
 --Hbr. 1  
 --Gh.  
 --Md.  
 --Hby

15.  
*os*  
*Temp.*  
*M*  
*Mx. K.*  
 VIII IX  
*Cd. m. s.*  
*Am. j.*  
*Cbr. 4*  
*Sbc.*  
*Ch.*  
*Cd. m. p.*  
*Cr.*  
*L. ab. 1.*  
*IX*  
*n. br. 2*  
*n. br. 3*  
*L. ab. 3*  
*Vbr. 1*  
*Vbr. 2*  
*Ap.*  
 --nc. α  
 --nc. β  
 --Tr.  
 --Bl.  
*Ls*  
*Lbr. 1-3*

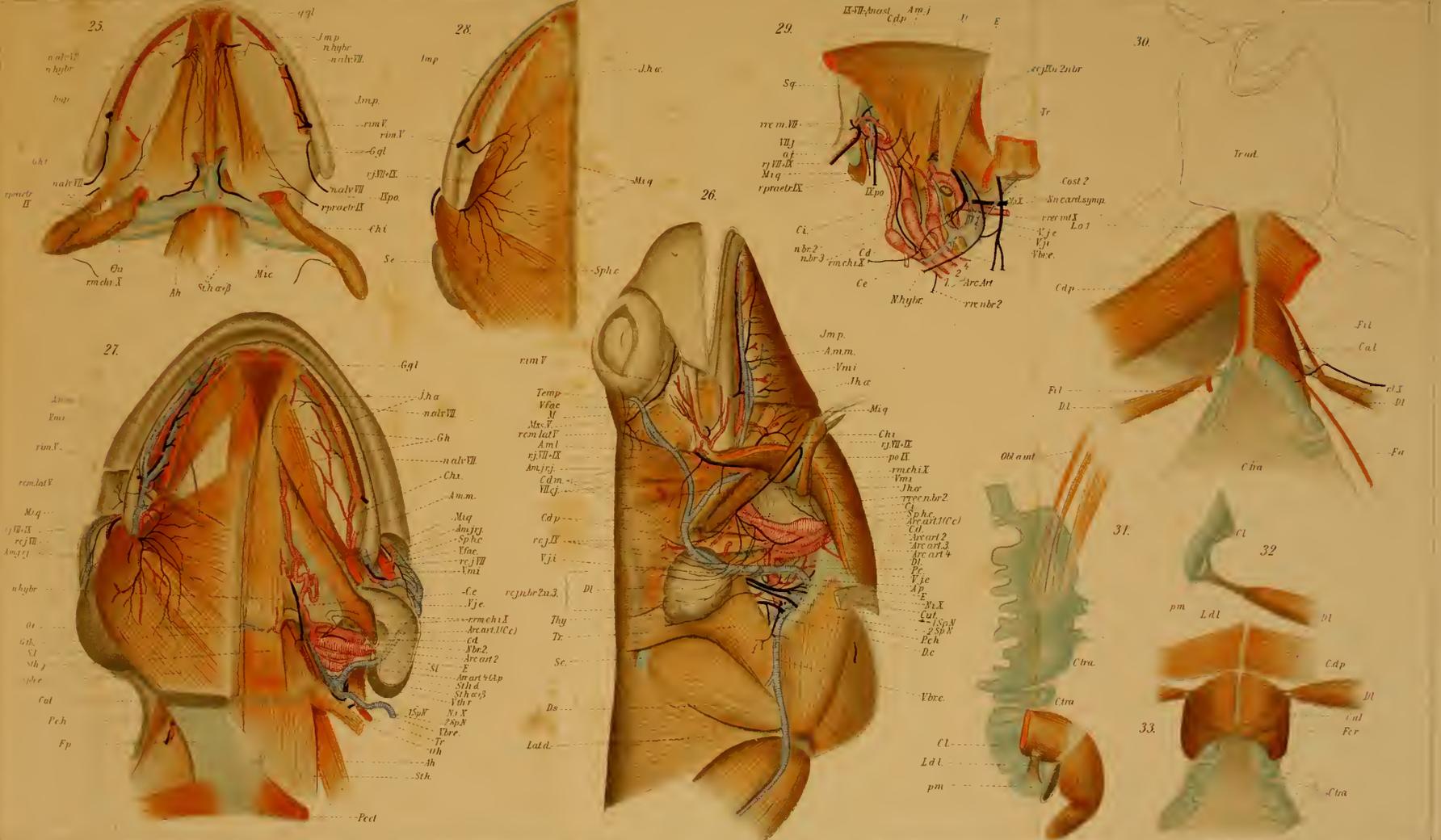
20.  
*Cp*  
*Hby*  
*Chy*  
*Ch.*  
*Ch.*  
*Hybr. 1-2*  
*Hybr. 3*  
*Cbr. 1-4*  
 Cp  
 Hby  
 Chy  
 Hbr. 2  
 Hbr. 1  
 Jh. α

17.  
*Cp*  
*ra*  
*rp.*  
*Cop. h. br. 1*  
*Cop. h. br. 2*  
*Cop. Cbr. 1*  
*Chi. 1*  
 19.  
*Jh. α. 1*  
*Jh. α. 2*  
*Lh. q*

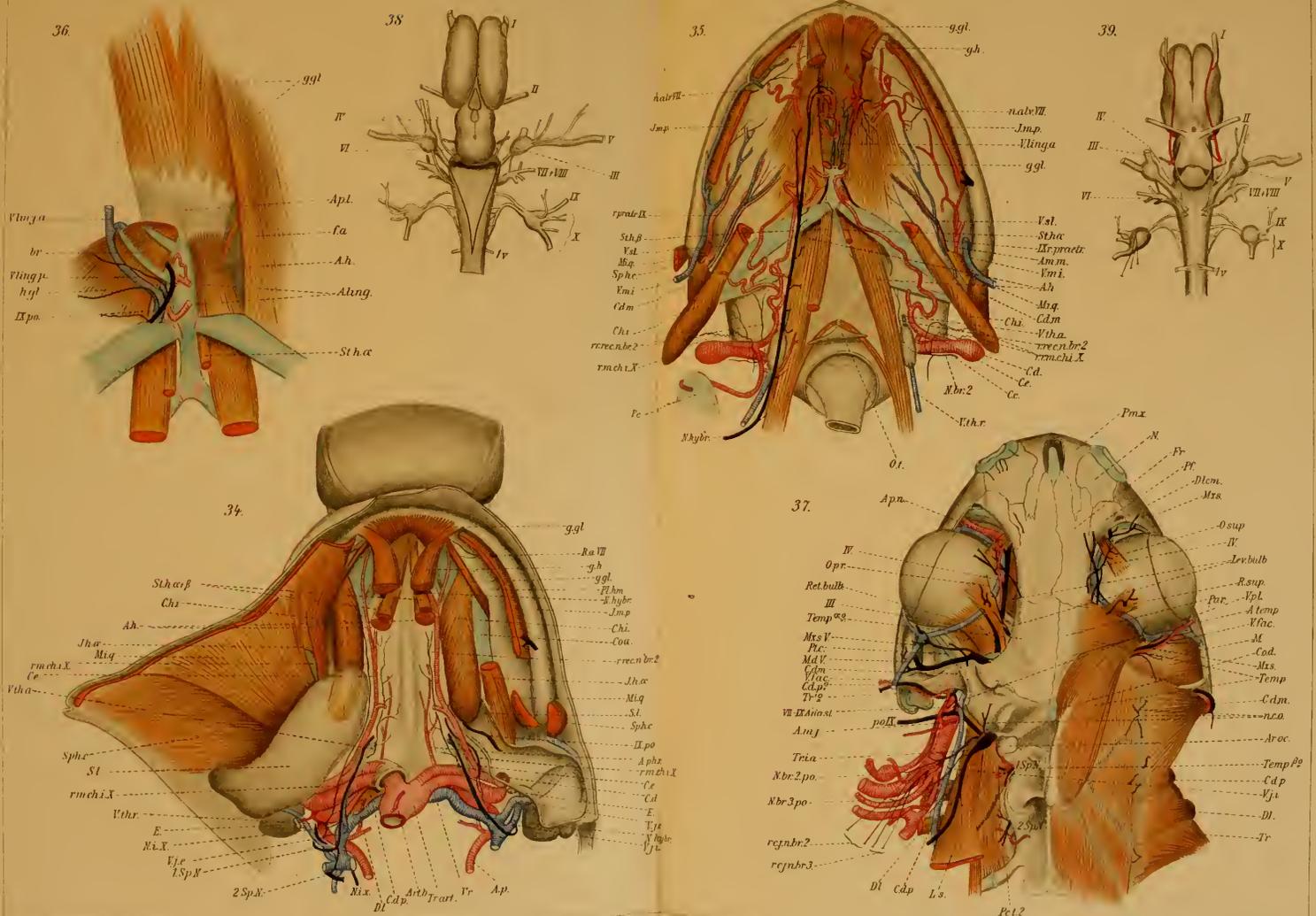
24.  
*gg. 1*  
*R. a. VII*  
*Gh. l.*  
*Chi*  
*Jh. α.*  
*Gh. l.*  
*IX. po.*  
*rm. chi. I*  
*Jhy. br.*  
 --gg. 1  
 --Fu  
 --Gh.  
 --Jh.  
 --IX. po.  
 --rm. chi. I  
 --Jhy. br.

21.  
 Cp  
 Hby  
 Chy  
 Hbr. 2  
 Hbr. 1  
 Jh. α  
 22.  
*rai.*  
*rpi.*  
*Cp.*  
*Cop. h. br. 1*  
*Cop. h. br.*  
*rm. chi. I*  
*ra*  
*rp.*  
*rt. ang. IX*  
*Cpa.*  
*Jh. α.*  
*Lh. q*  
*Ch.*  
*IX. po.*  
*rm. chi. I*  
 23.  
*rt. ang. IX*  
*ra*  
*rp.*  
*Ch.*  
*M. c.*  
*rm. chi. I*

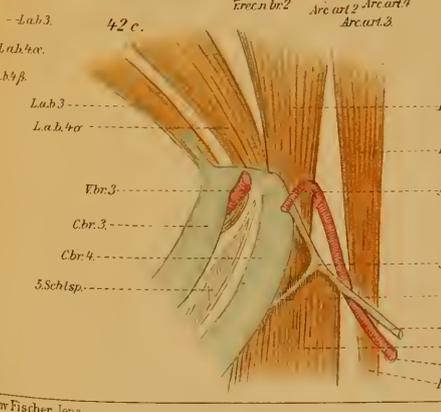
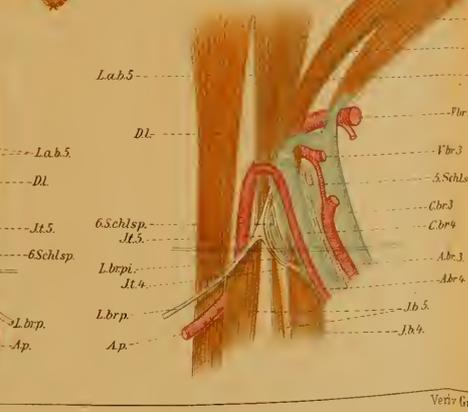
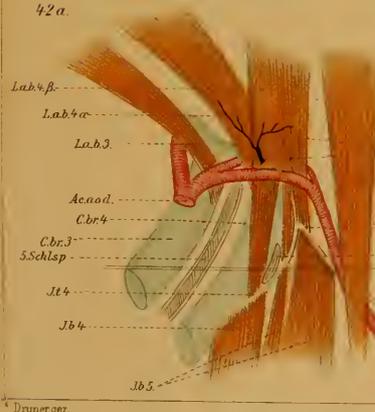
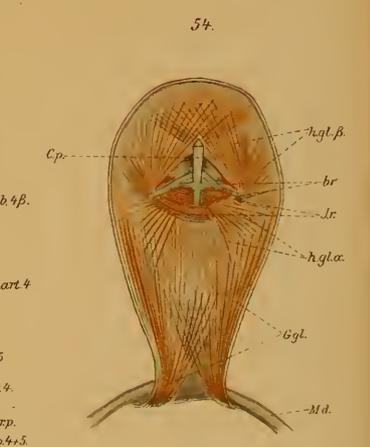
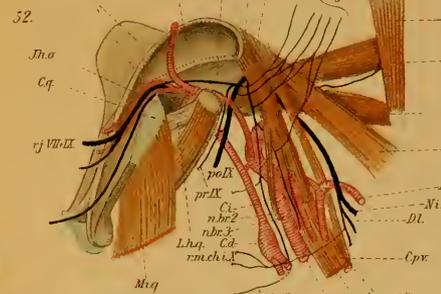
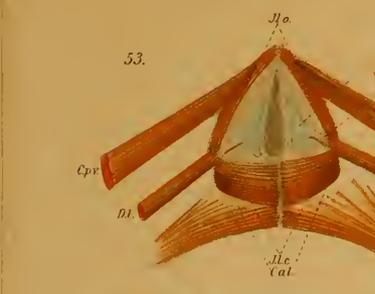
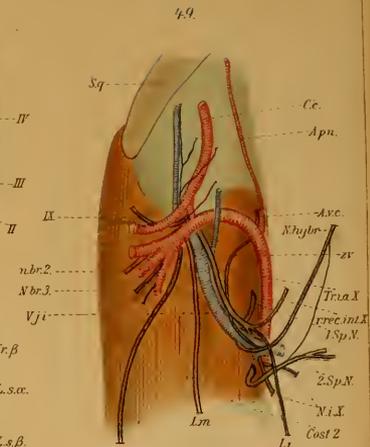
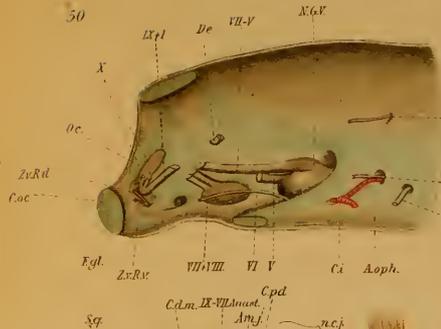
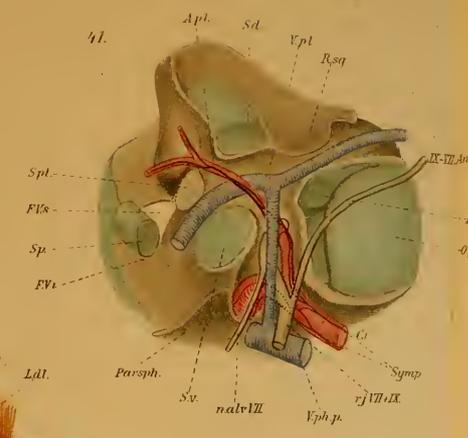
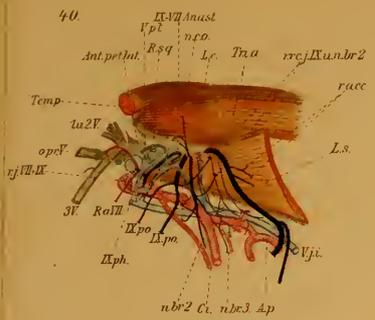














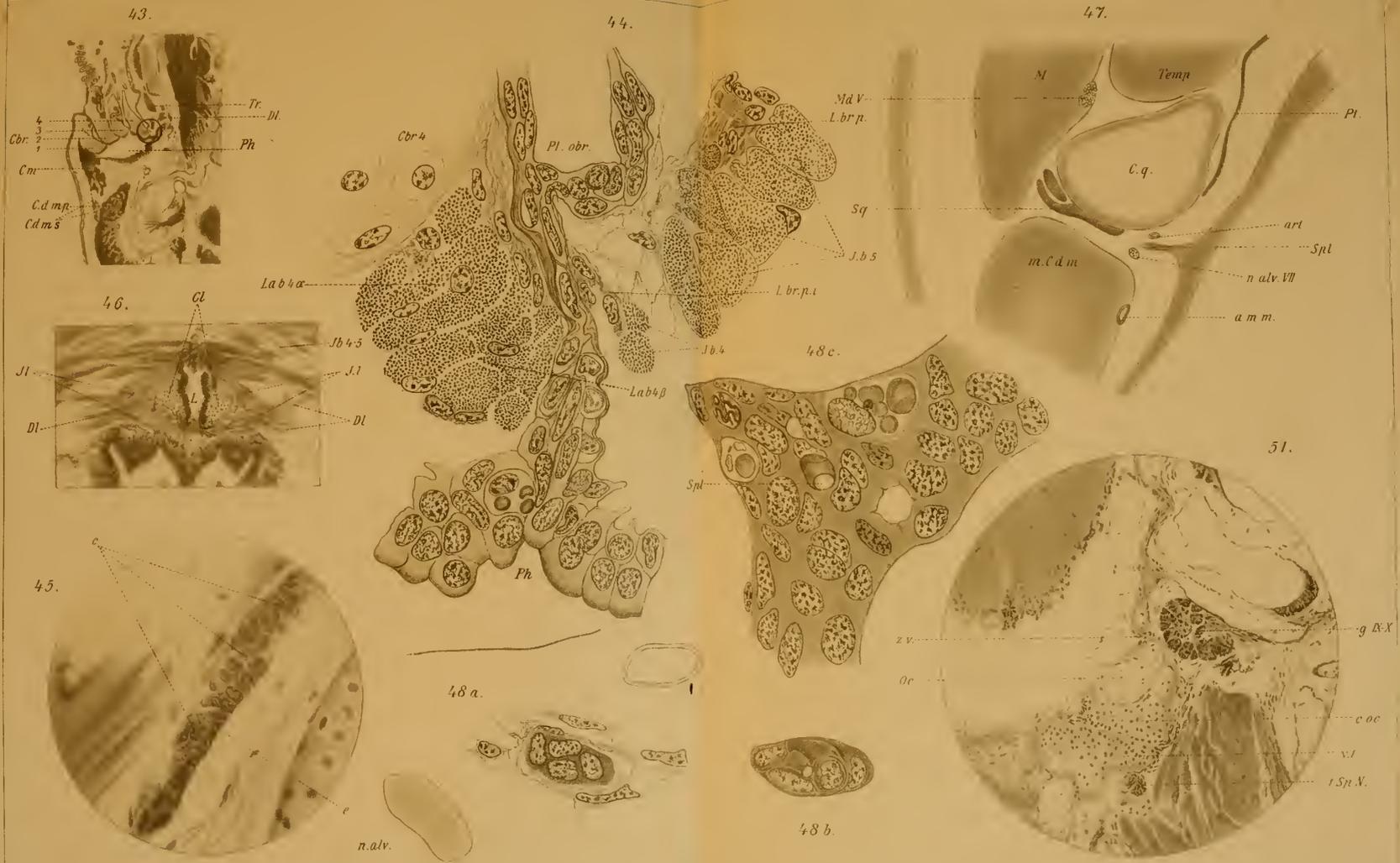




Fig 1



Fig 2



Fig 3



Fig 4



Fig 5



Fig 6

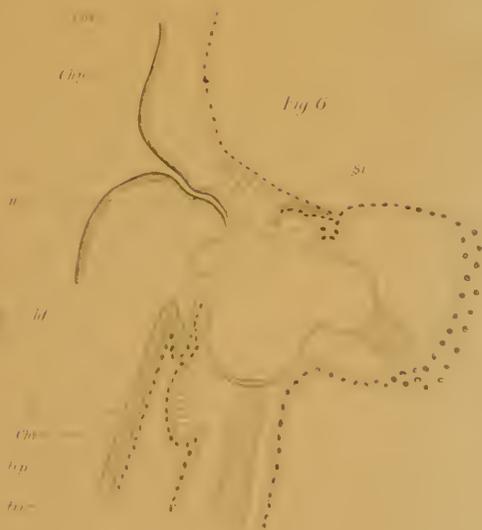


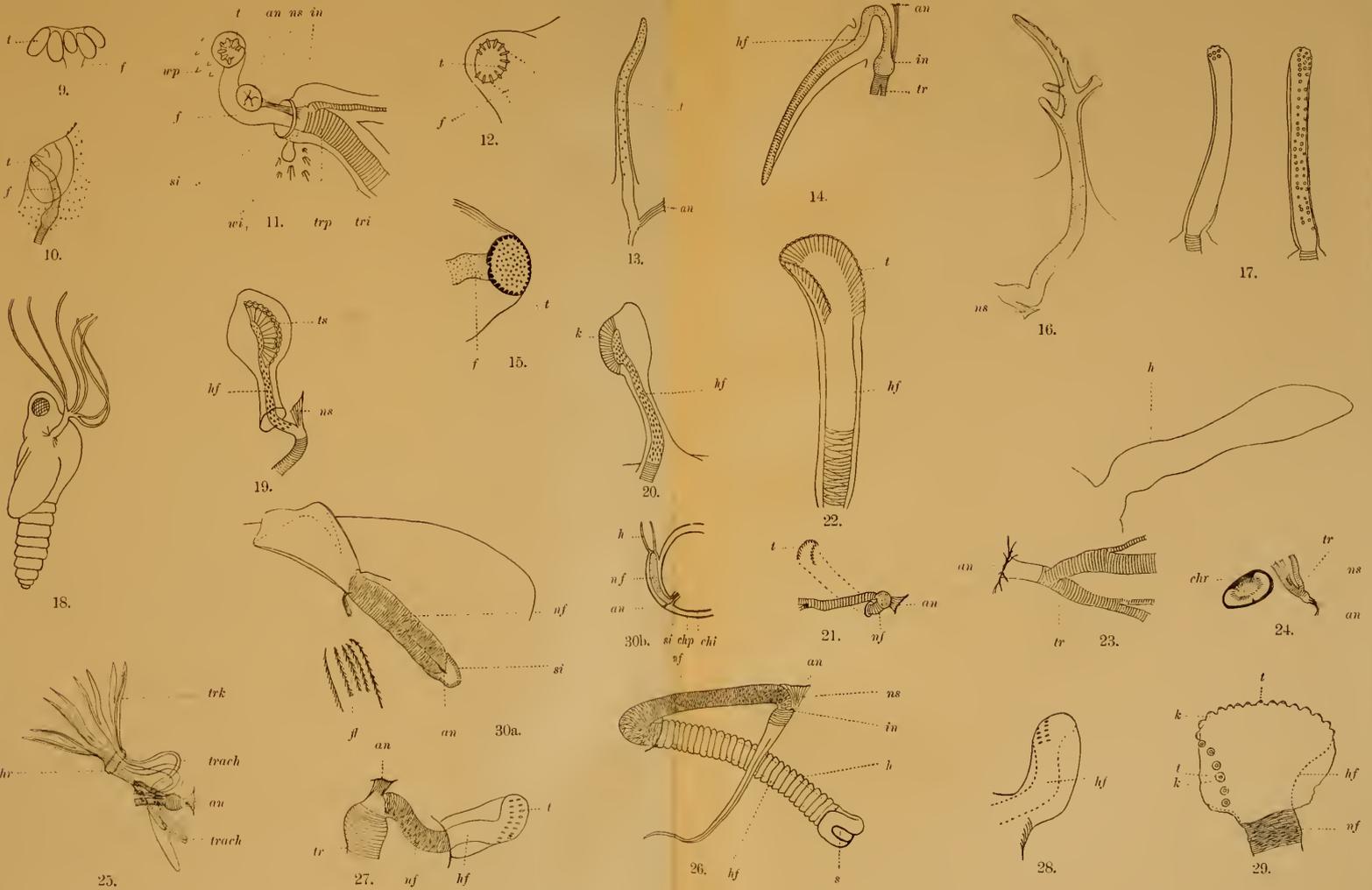
Fig 7



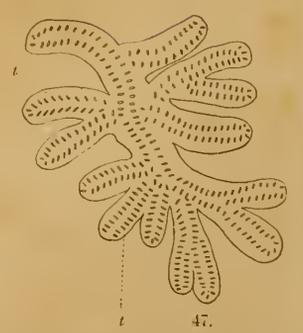
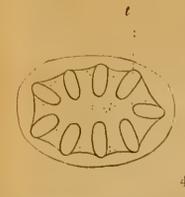
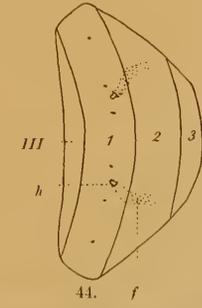
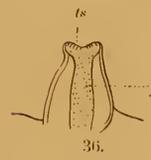
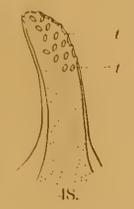
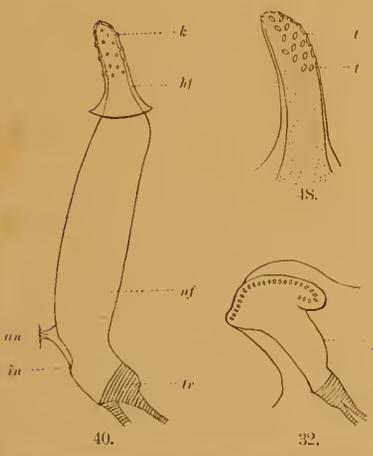
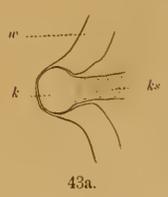
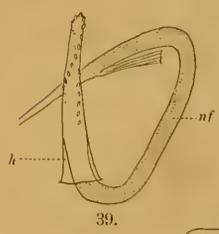
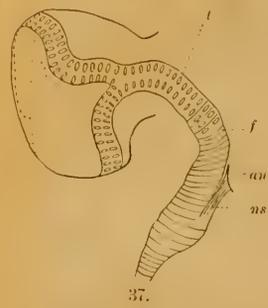
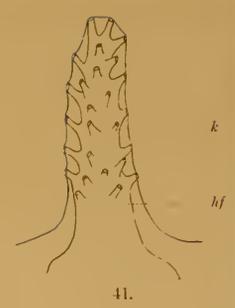
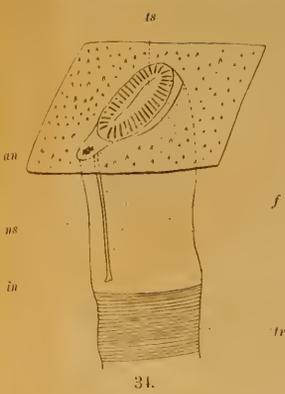
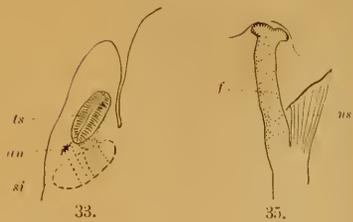
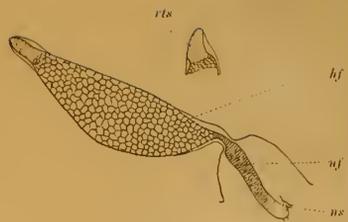
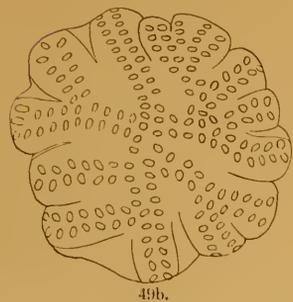
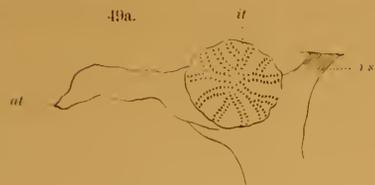
Fig 8



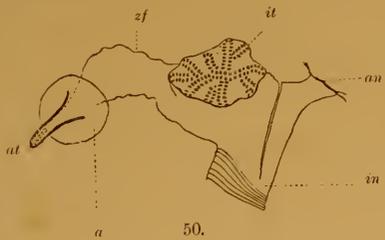




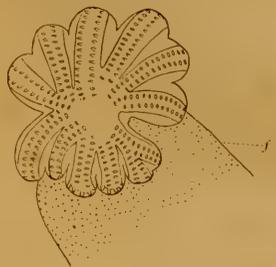




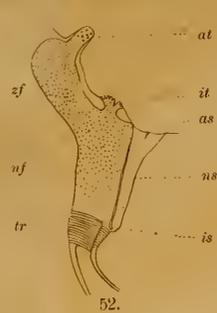




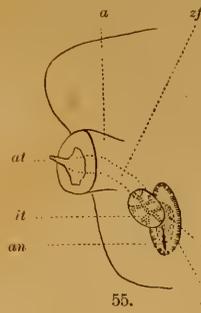
50.



51.



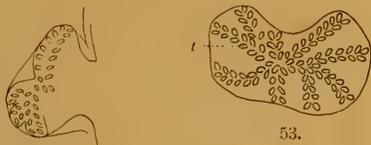
52.



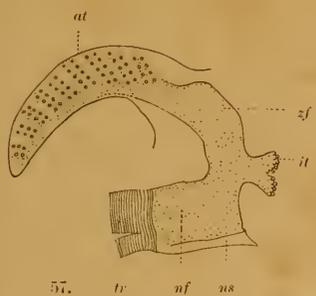
55.



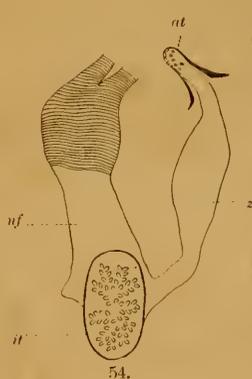
59.



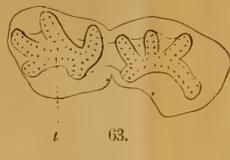
53.



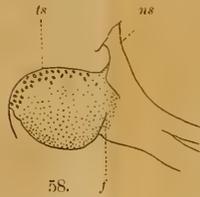
57.



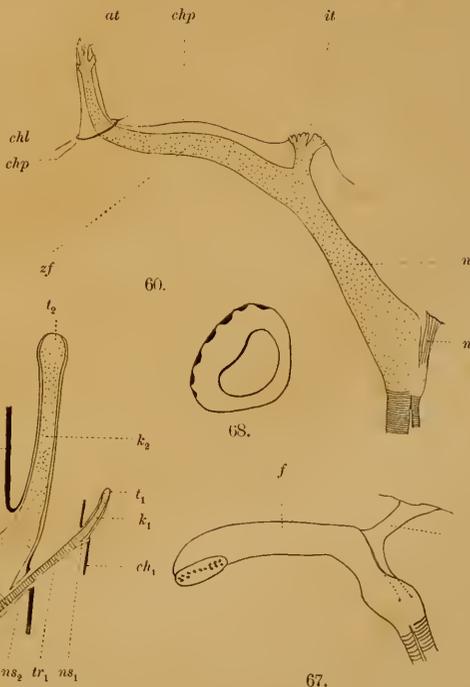
54.



63.



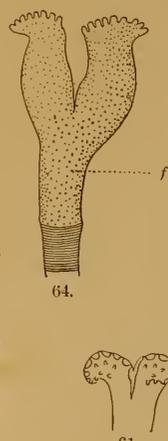
58.



60.



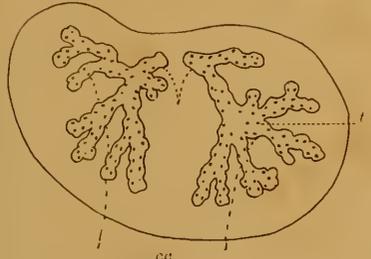
68.



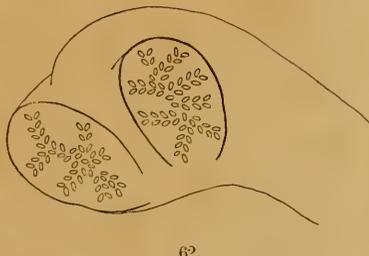
64.



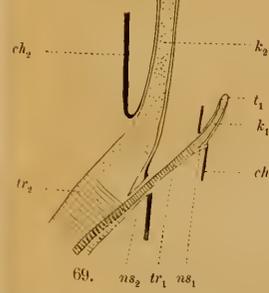
61.



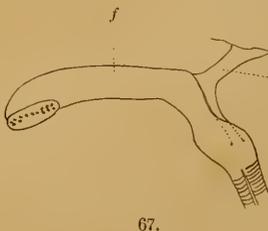
66.



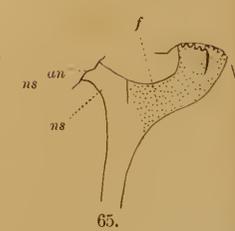
62.



69.

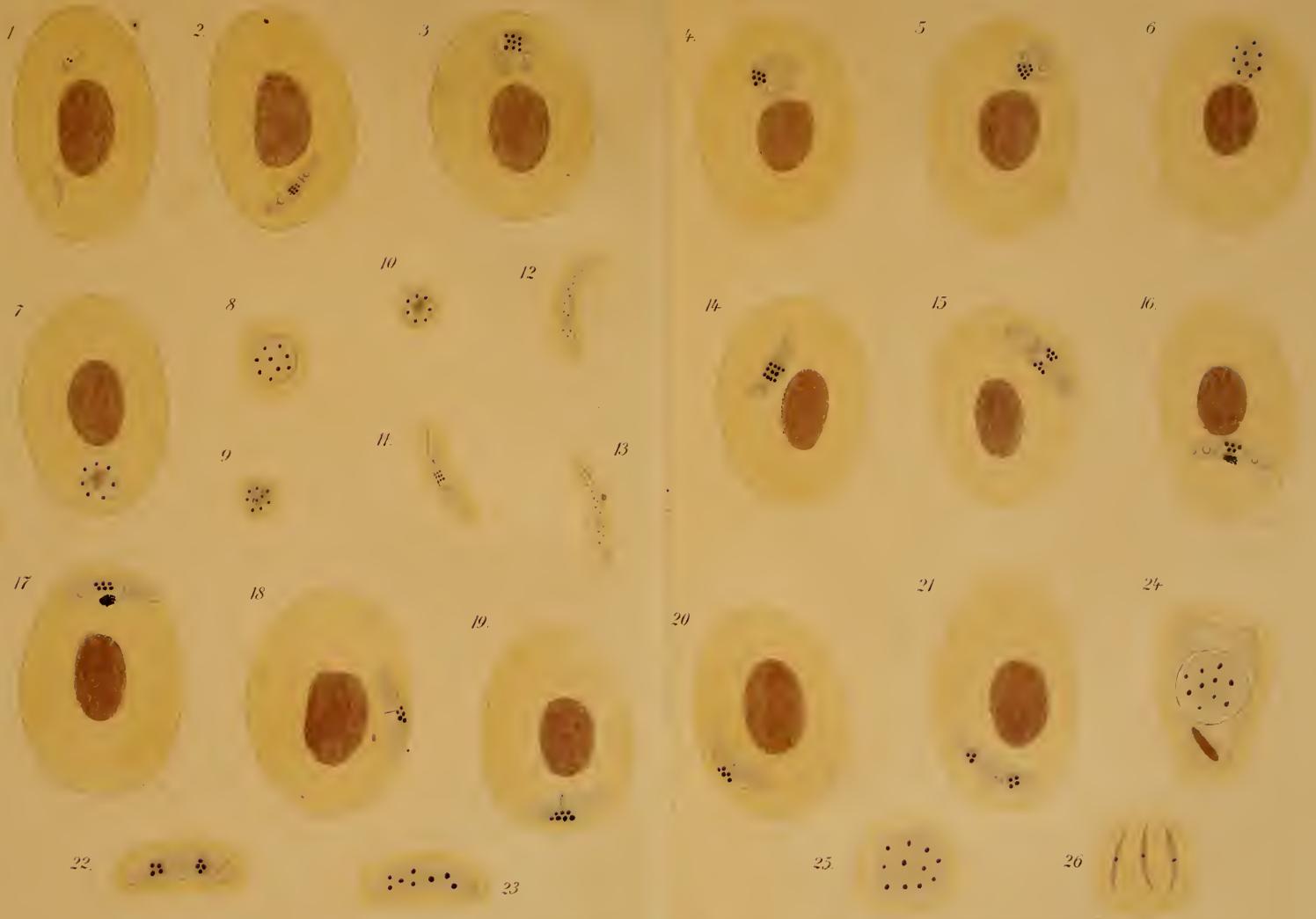


67.

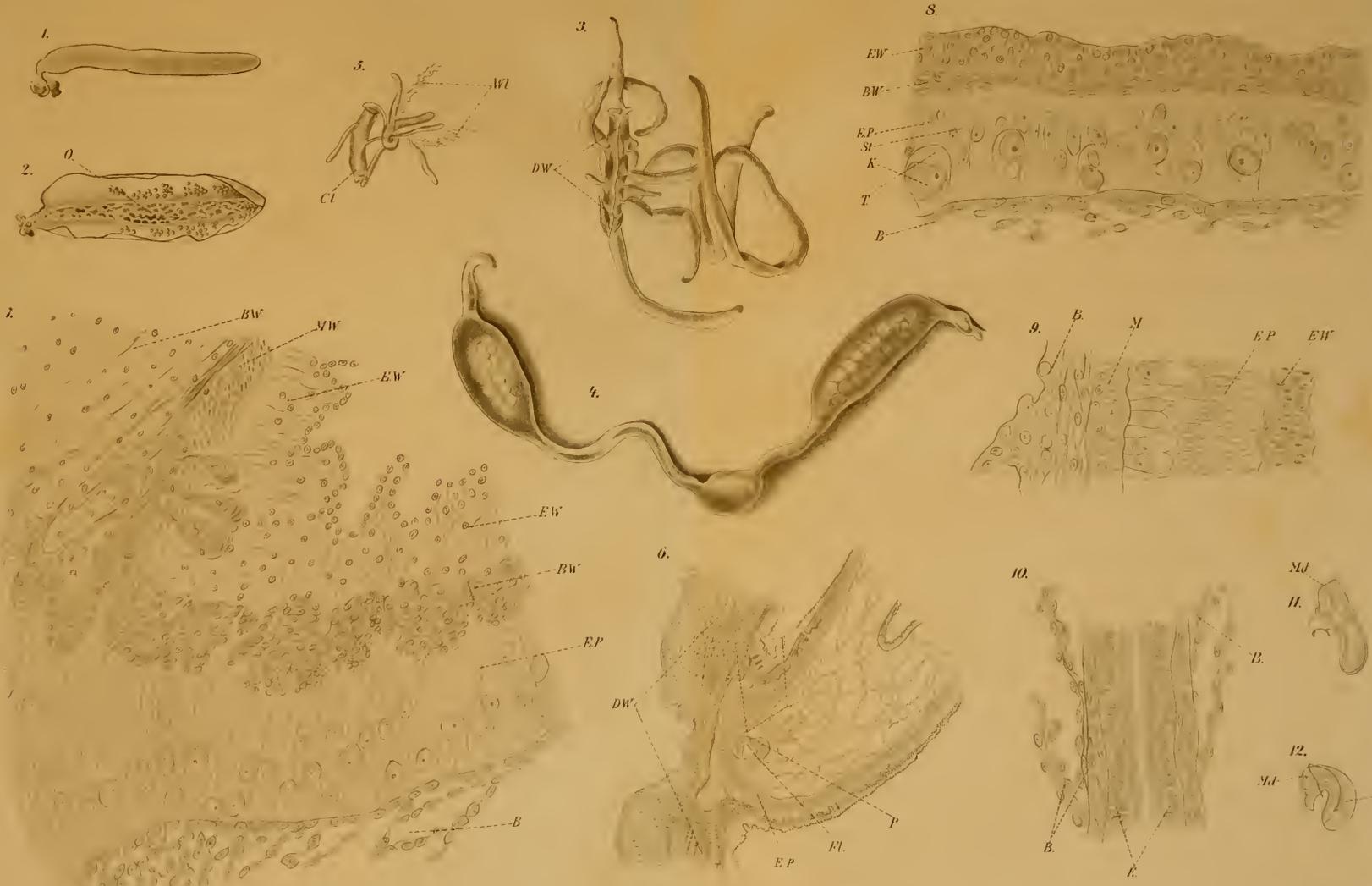


65.

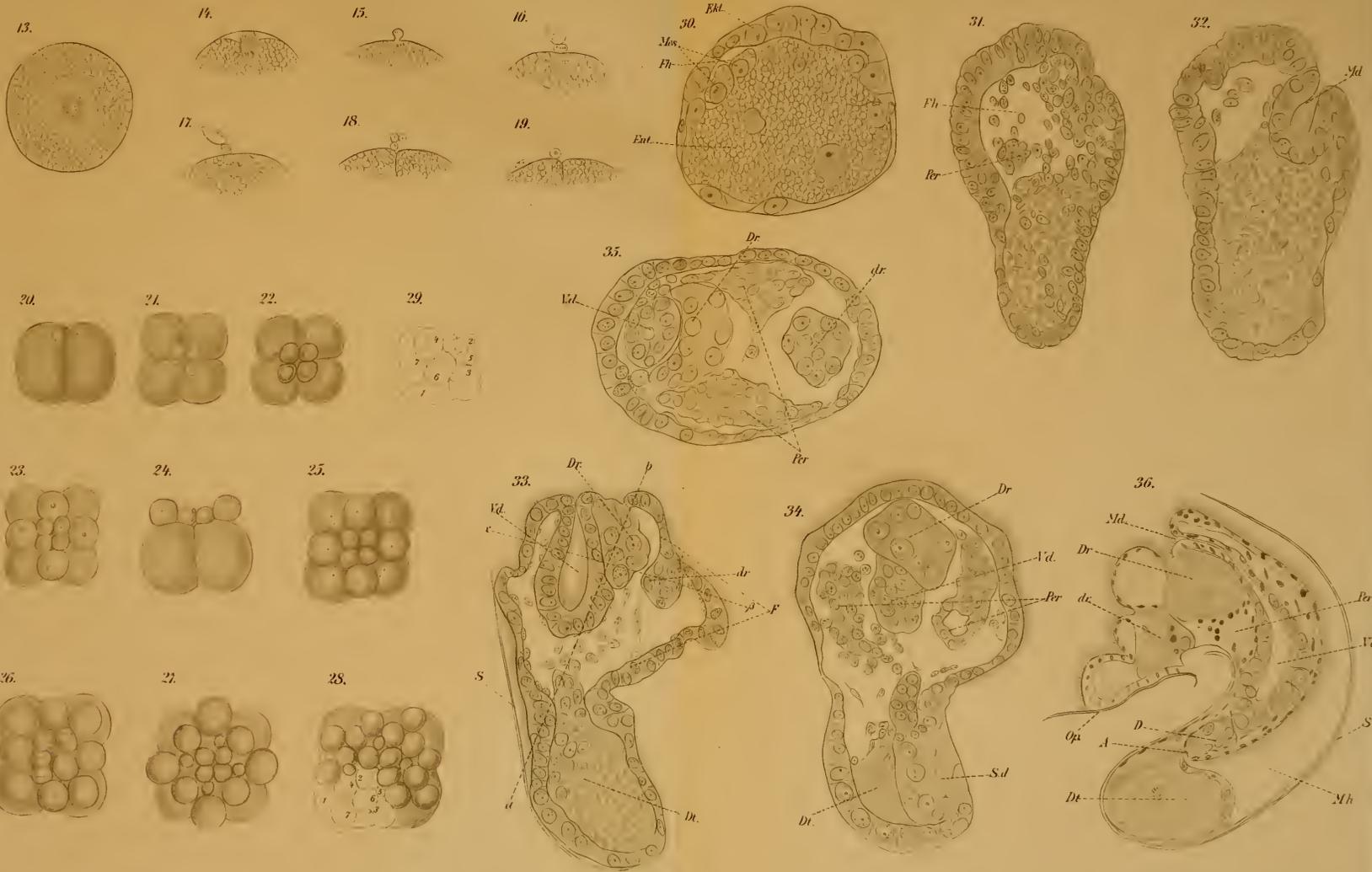




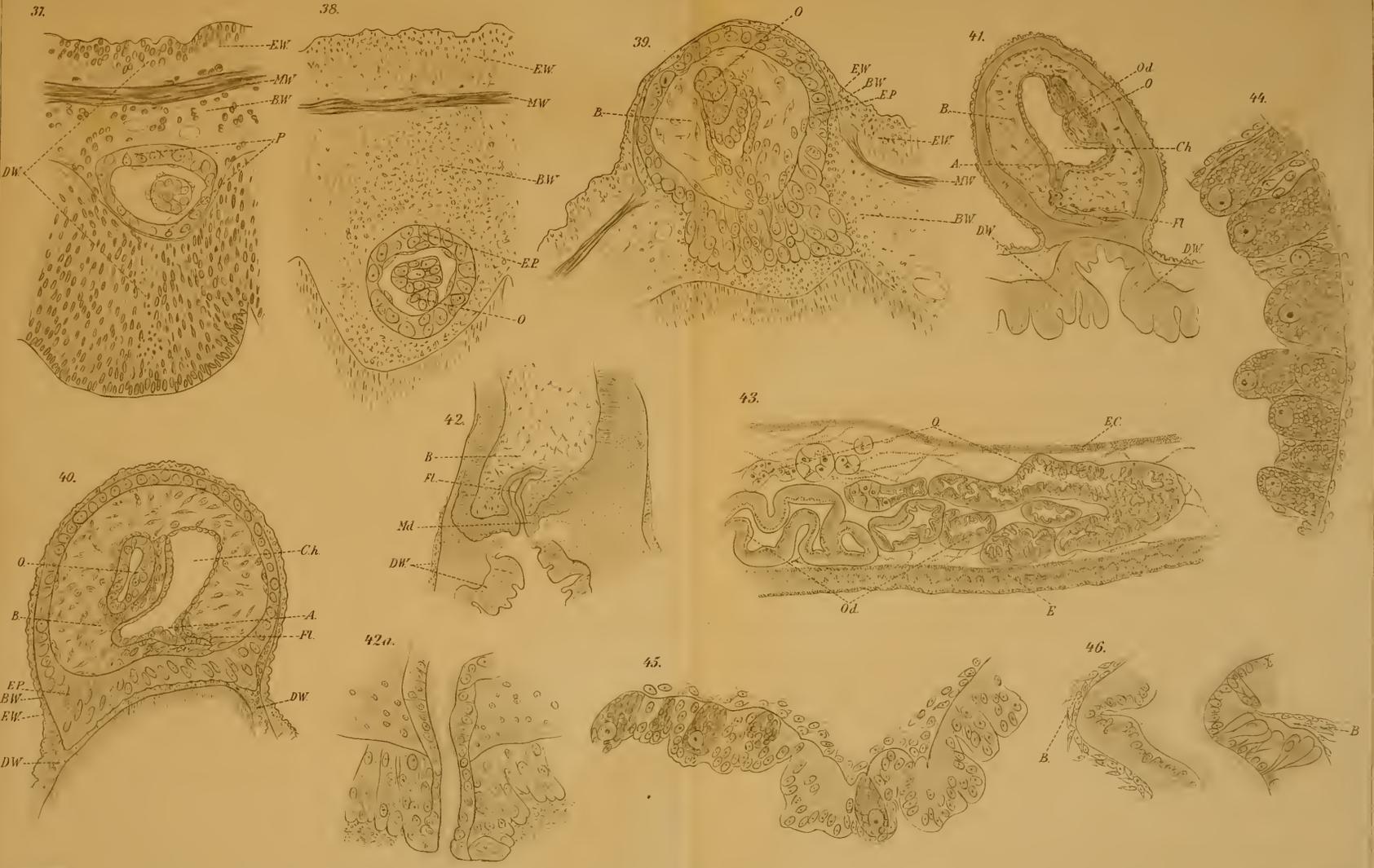






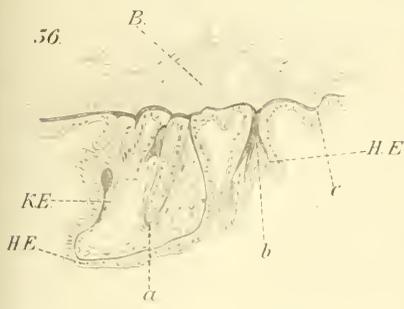








56.



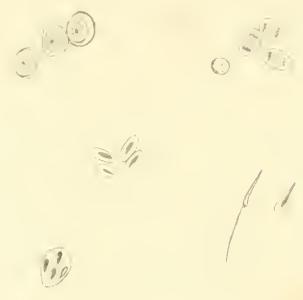
57.



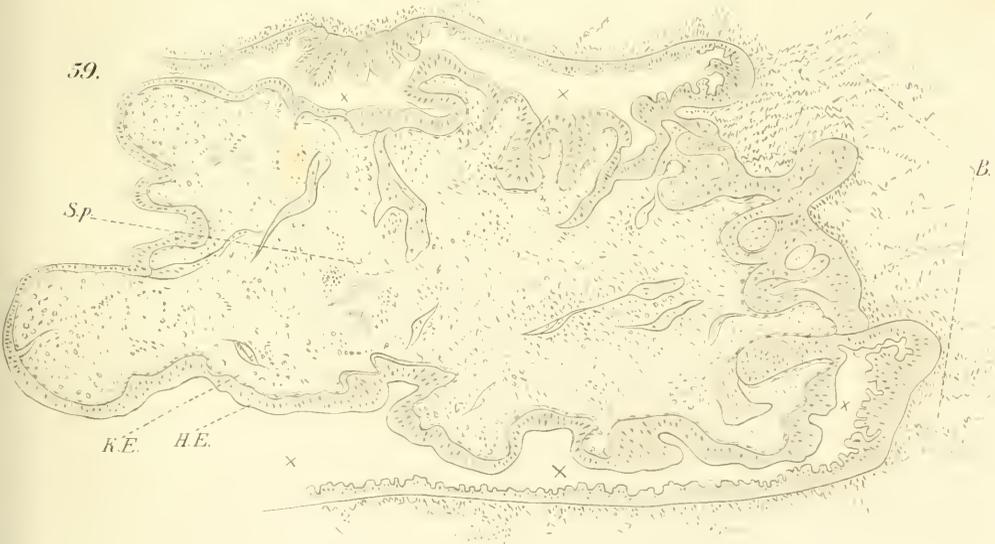
58.



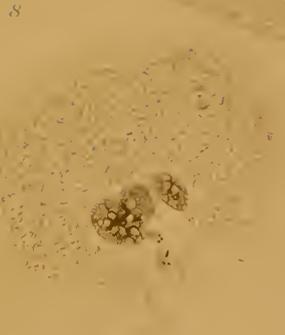
60.



59.





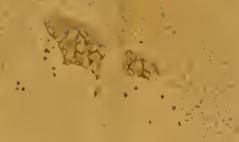




11.



12.



17.



10.



15.



18.



14.



13.



16.













MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04622

160

