













759 P

# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

## ABTHEILUNG

FÜR

## ANATOMIE UND ONTOGENIE DER THIERE.

---

HERAUSGEGEBEN

VON

**PROF. DR. J. W. SPENDEL**

IN GIESSEN.

---

### ELFTER BAND.

MIT 41 TAFELN UND 26 ABBILDUNGEN IM TEXT.

---



J E N A,  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1898.

---

Alle Rechte vorbehalten.

---

1598



# Inhalt.

## Heft I

(ausgegeben am 20. December 1897).

	Seite
STEUER, ADOLF, Zur Anatomie und Physiologie des Corycaeidenauges. Hierzu Tafel 1 und 1 Textfigur . . . . .	1
McCLURE, CHARLES F. W., The finer Structure of the Nerve Cells of Invertebrates. I. Gastropoda. With Plates 3 and 3 . . . . .	13
GRÖNBERG, GÖSTA, Beiträge zur Kenntniss der Gattung Tubularia. Hierzu Tafel 4 und 5 . . . . .	61
BEARD, J., The Birth-period of <i>Trichosurus vulpecula</i> . With Plate 6 . . . . .	77

## Heft II

(ausgegeben am 26. Mai 1898)

SPRENGER, HANS, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Stacheln von <i>Erinaceus europaeus</i> . Hierzu Tafel 7—9. . . . .	97
HOLZBERG, F., Der Geschlechtsapparat einiger Tänien aus der Gruppe <i>Davainea</i> Bl. Hierzu Tafel 10 und 11 . . . . .	153
PLATE, LUDWIG H., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. ( <i>Janella schauinslandi</i> n. sp. und <i>Aneitella berghi</i> n. sp.) Hierzu Tafel 12—17 und 3 Textfiguren . . . . .	193

## Heft III

(ausgegeben am 15. Juli 1898).

DOFLEIN, FRANZ, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Ueber Myxosporidien. Hierzu Tafel 18—24 und 20 Textfiguren . . . . .	281
PRATT, S. H., A Contribution to the Life-history and Anatomy of the Appendiculate Distomes. With Plates 25—27 . . . . .	351

	Seite
SPEMANN, HANS, Ueber die erste Entwicklung der Tuba Eustachii und des Kopfskelets von <i>Rana temporaria</i> . Hierzu Tafel 28—30 und 2 Textfiguren . . . . .	389
BLOCHMANN, F., Die Larve von <i>Discinisca</i> . (Die MÜLLER'sche Brachiopodenlarve.) Hierzu Tafel 31. . . . .	417

#### Heft IV

(ausgegeben am 20. September 1898).

MURRAY, J. A., Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata — <i>Helix</i> and <i>Arion</i> . With Plate 32 and 33 . . . . .	427
BUSCH, CARL H., Beitrag zur Kenntniss der Gaumenbildung bei den Reptilien. Hierzu Tafel 34—40 . . . . .	441
KATHARINER, LUDWIG, Ueber den Verdauungscanal und die „Wirbelzähne“ von <i>Dasypeltis scabra</i> Wagler. Hierzu Tafel 41 .	501

# Zur Anatomie und Physiologie des Corycaeidenauges.

Von

Dr. Adolf Steuer.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien.)

---

Hierzu Tafel 1 und 1 Textfigur.

In seinem Buch „Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten“ entwickelt EXNER eine sehr geistreiche Theorie über das Sehvermögen der *Copilia*, die es wohl wünschenswerth erscheinen liess, nun auch die Augen ihrer nächsten Verwandten mit Bezug darauf genauer zu untersuchen.

Zunächst mag es mir aber gestattet sein, etwas näher auf die Anatomie des Corycaeidenauges einzugehen, die, wie ich hoffe, vielleicht einige neue Details bezw. Correcturen älterer Angaben bringen dürfte.

Ich untersuchte während meines letzten Aufenthalts an der K. K. Zoolog. Station in Triest *Corycaeus anglicus* LUBBOCK und zwar zumeist Weibchen, die im Auftrieb des Golfes durchaus keine seltene Erscheinung sind, und versuchte dann nach meiner Rückkehr im Institut des Herrn Professor Dr. C. GROBBEN durch Schnittserien einige Lücken in der Untersuchung thunlichst auszufüllen. Herrn Dr. GRAEFFE bin ich für seine Bemühungen in Beschaffung stets frischer Thiere, Herrn Prof. GROBBEN für Ueberlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institut, schliesslich Herrn Conservator Dr. PINTNER für Besorgung der nothwendigen Literatur sehr verpflichtet.

Ueber die Anatomie des Corycaeidenauges liegen bereits einige ältere, durchaus treffliche Arbeiten von CLAUS, GEGENBAUR, GRENACHER, HAECKEL, LEUCKART<sup>1)</sup> u. A. vor. Nach ihnen setzt sich das Auge

---

1) Es wurden von den genannten Forschern fast ausschliesslich *Sapphirina* und *Copilia* untersucht, während die Gattung *Corycaeus* wegen ihrer Kleinheit und geringern Durchsichtigkeit fast vollständig unbeachtet blieb.

unseres Copepoden aus folgenden Theilen zusammen: Am Stirnrand sitzen zunächst zwei mächtige Linsen, die durch eine tubusförmige, zarte Membran mit dem im Körperinnern liegenden übrigen Theil des Sehapparats verbunden sind. An letzterm unterscheiden wir wieder eine Sekretkugel und unter ihr den mehr oder minder langen Pigmentstab, in den der Opticus mündet.

Was zunächst die am Stirnrand gelegenen Linsen anlangt, so sagt schon GRENACHER, dass sie je aus zwei Theilen bestehen: einem obern, der Fortsetzung des Panzers (Fig. 1 *L'*), und einem untern, einer biconvexen Linse, die von der obern uhrglasförmig überdeckt wird (Fig. 1 *L*). Die obere, convex-concave Linse zeigt, wie auf der beigegebenen Abbildung ersichtlich ist, bei dem untersuchten *Corycaeus* eine deutlich ringförmige Structur und scheint zarter gebaut zu sein als der übrige Panzer, wovon ich mich bei Behandlung mit heisser Kalilauge überzeugen konnte. Es zeigte sich nämlich dann die Linse vielfach zusammengeknittert, während der übrige Panzer unbeschädigt blieb; die ringförmige Structur war dagegen noch deutlich sichtbar. Von einem Hohlraum, der nach GRENACHER diese Linse von der darunter gelegenen (bei *Copilia*) trennen soll, konnte ich bei meinen Thieren nichts bemerken. Ueber die Structur der untern Linse habe ich Folgendes mitzutheilen: Sie stellt wie bei *Copilia* ein feines Säckchen dar, das „mit einer ganz weichen Gallerte“ prall gefüllt ist. Bei *Corycaeus* fand ich indessen noch ausserdem fast regelmässig am Innenrand eine im Durchschnitt halbmondförmige Partie (Fig. 1 *L''*), welche im Gegensatz zu der übrigen glashellen Linse einen feinkörnigen Inhalt verräth. Bei jenen Thieren, an denen ich im Leben diesen Theil nicht sehen konnte, genügte die Behandlung mit irgend einer Säure, um ihn deutlich hervortreten zu lassen: er dürfte also immer vorhanden, wengleich nicht in jedem Fall für den Beobachter gleich gut sichtbar sein. Es scheint, dass sein Auftreten oder Verschwinden mit dem Alter und Geschlecht des Thiers in keinem Zusammenhang steht. Auch gelang es mir nicht, irgend welche zellige Structur an ihm deutlich wahrzunehmen. Bei Behandlung mit Essigsäure trat zunächst Quellung der Linse ein, und die Krümel im untern Theil nahmen an Deutlichkeit zu. Nach Aufsaugung der Essigsäure und Zusatz von Wasser konnte ich eine Schrumpfung der Linse bemerken, die nun an der Faltenbildung deutlich das Vorhandensein des Linsensäckchens erkennen liess.

Ueber den Bau des folgenden Abschnitts, des Tubus (Fig. 1 *As*), scheint man bei den verschiedenen Gattungen nicht im Klaren ge-

wesen zu sein. GRENACHER spricht bei *Copilia* nur von „einer Anzahl Fäden, die sich in der unmittelbaren Nähe der Linsenperipherie an der Cuticula inseriren“.

Auf die ältere Literatur kann hier nicht eingegangen werden. Ich will nur erwähnen, dass schon GEGENBAUR im Jahre 1858 diesen Tubus bei *Sapphirina* sah und „Augenscheide“ nannte. GEGENBAUR, LEUCKART und auch CLAUS (in den ersten Arbeiten) lassen ihr Inneres „von einem gallertartigen Glaskörper“ erfüllt sein. Es ist aber aus den ältern Arbeiten oft nicht zu ersehen, auf welche der hier in Betracht kommenden drei Gattungen (*Copilia*, *Sapphirina*, *Corycaeus*) sich die verschiedenen Angaben beziehen; jeden Falls sind die über *Corycaeus* am spärlichsten. Auch bei diesem lässt sich indessen die „Augenscheide“ als conischer Tubus leicht nachweisen, und von der Continuität der Membran, die noch CLAUS anzweifelt, kann man sich durch Drehen des Thiers unter dem Deckglas leicht überzeugen. Auch die fasrige Structur, welche schon GEGENBAUR für *Sapphirina* nachwies, konnte ich, namentlich bei seitlicher Beleuchtung und im untern Theil der Augenscheide, deutlich erkennen (Fig. 2 *As*). Am besten konnte man sich von dem Vorhandensein einer ununterbrochenen Membran bei Behandlung mit Säuren überzeugen, wo dann durch die hervorgerufene Schrumpfung Faltenbildung eintrat.

Ueber den angeblichen Glaskörper, von dem schon früher die Rede war, hätte ich noch Folgendes zu bemerken: CLAUS war der erste, der das Vorhandensein desselben anzweifelte (2, p. 50), eine endgiltige Entscheidung der Frage konnte aber doch erst durch das Studium von Schnittserien gebracht werden. An meinen Schnitten durch *Corycaeus anglicus* nun fand ich wohl den Inhalt der Augenscheide mit den Resten einer offenbar sehr flüssigen, durch Hämatoxylin schwach blau gefärbten Substanz, aber ganz dieselbe Masse konnte man auch im übrigen Körper, wenn auch vielleicht hier nicht immer in derselben Menge, bemerken. Ich halte also den Inhalt der Scheide mit der den ganzen Körper einnehmenden Blutflüssigkeit für identisch.

Wir kommen nun zum dritten, complicirtesten Abschnitt des Corycaeidenauges, zum Pigmentstab (Fig. 1 u. 2 *PS*) und der ihm vorgelagerten Secretkugel (Krystallkegel anderer Autoren) (Fig. 1 u. 2 *SK*).

Genaue Untersuchungen an lebenden Thieren und eine eingehende Inspection der Schnittserien haben ergeben, dass sich die Augenscheide über den Anfang des Pigmentstabs hinaus fortsetzt, ja es ist anzunehmen, dass sie ihn vollkommen umschliesst. Das obere, der Secretkugel zugewendete Ende des Pigmentstabs wird hier allmählich

lichter wegen der immer dünner werdenden Pigmentschicht und geht schliesslich in eine fast vollkommen durchsichtige Röhre über, der die Secretkugel aufsitzt (Fig. 2 ZB). Auf der Bauchseite sehen wir weiter noch eine von frühern Beobachtern wenig oder gar nicht beachtete, durchsichtige Aussackung, die ich, ohne Rücksicht auf ihre Function, schlechthin als „Nebenlinse“ bezeichnen möchte (Fig. 1, 2 NL). Es ist wohl nach dem Folgenden erlaubt, diese Linse mit dem fraglichen Organ bei *Copilia*, das GRENACHER (tab. 6, fig. 39 B) mit  $x$  bezeichnet, zu identificiren oder wenigstens in Vergleich zu ziehen, wengleich dort diese halbkuglige, ebenfalls ventral gelegene Aussackung mit Pigment bedeckt ist.

Im Uebrigen möchte ich noch erwähnen, dass GRENACHER auch noch manch Anderes auf tab. 6 mit  $x$  bezeichnet, das, wenn nicht lediglich durch Säurebehandlung irgendwie entstandenes Kunstproduct, jedenfalls mit unserm Organ nicht zu verwechseln ist.

Während bei *Copilia* und *Sapphirina* die Secretkugel in den Pigmentstab ziemlich tief eingesenkt ist, so dass ihre untere Abgrenzung erst durch weitere Behandlungen erkannt werden konnte, bleibt bei *Corycaeus anglicus* ein beträchtlicher, am lebenden Thier fast vollkommen durchsichtiger und nur in Bezug auf sein Lichtbrechungsvermögen von der darüber gelegenen Kugel unterschiedener Hohlraum frei.

Leider schenkte ich in Triest, wo es sich mir nur zunächst um die Prüfung der EXNER'schen Hypothese handelte, diesem Theil nicht die nöthige Aufmerksamkeit; doch scheint er, so weit ich mich erinnere, wenigstens im Leben vollkommen klar zu sein und keinerlei Structur erkennen zu lassen.

Bei Behandlung mit Säuren trübte er sich, bekam ein körniges Aussehen, und es machte den Eindruck, als würden Pigmentkörnchen von unten her eintreten. Um so erstaunter war ich, an dieser Stelle auf Schnittserien reichlich kernhaltige Zellen zu finden. Ein Vergleich mit *Copilia* und *Sapphirina* ergibt, dass wir diese Zone mit jener Partie zu vergleichen haben, welche GRENACHER bei den eben genannten Thieren erst nach Behandlung mit Pikrin-Salpetersäure (p. 69) sehen konnte: es ist das demnach jene Partie des Pigmentstabs, in welchen der Krystallkörper (= Secretkugel) eingesenkt ist; auch GRENACHER zählte in jedem Pigmentstab drei Kerne, die also ebenso vielen Sehzellen entsprechen würden, ausserdem fand man drei Sehstäbe, die von GRENACHER in ihrer Form ziemlich eingehend besprochen wurden.

Der Pigmentstab von *Corycaeus* speciell war meines Wissens noch nie Gegenstand genauerer Untersuchung. Zur Erläuterung der hier etwas complicirten Verhältnisse dürfte es wohl am besten sein, wenn ich die einzelnen Serienschnittbilder, die der Arbeit beigegeben sind, einzeln bespreche, da an lebenden Thieren, und selbst an conservirten und mit Nelkenöl aufgehellten, nur sehr wenig von dem feinern Bau zu erkennen war.

Schnitt Ia und b ist so geführt, dass sowohl die Secretkugel (*SK*) als auch die Schzellen (*SZ*), in welche sie wie in einen Becher eingesenkt ist, getroffen wurden, und zwar zeigt Fig. Ia den etwas höher, Fig. Ib den etwas tiefer geführten Schnitt. Zur Conservirung der Thiere eigneten sich am besten Osmiumsäure oder Mischungen, in denen Osmiumsäure enthalten war (*HERMANN'SCHE* Lösung). An solchen Präparaten färbten sich die Secretkugeln mit Hämatoxylin schön blau, während der aus den zelligen Elementen des Pigmentstabs gebildete Ring seine von der Behandlung mit Osmiumsäure herrührende graue Färbung beibehielt und besser als bei jeder andern Härtungsmethode die Zellgrenzen erkennen liess. Letztere sind viel deutlicher an den folgenden Schnitten zu sehen, welche direct durch den durchsichtigen Theil des Pigmentstabs gingen. Hier konnte ich zunächst die randständigen Kerne erblicken, und ihnen entsprechend war der Inhalt des Ganzen in drei fast gleich grosse Massen getheilt (Fig. II  $Z_1, Z_2, Z_3$ ). Die Zellgrenzen waren zwar etwas verschwommen, doch immerhin deutlich genug, um die Differenzirung erkennen zu lassen, und zugleich waren diese drei Schzellen (als solche dürfen wir die drei fraglichen Gebilde wohl ansprechen) in der Weise orientirt, dass die eine gegen die Bauchseite, die beiden andern aber dem Rücken zugewendet waren. An weitem Schnitten konnte man neben einer Neigung der ventralen Zellen gegen die Körpermitte zu eine Grössenzunahme derselben wahrnehmen, während auf der entgegengesetzten Seite die ersten Spuren der Pigmentschicht sichtbar werden (Fig. III *Ps*). Ich will im Uebrigen die Frage offen lassen, ob nicht noch mehr Zellen als die hier besprochenen an der Peripherie gelegen sind. Ich sah nämlich dort an manchen Schnitten kleine Körperchen, die sich vielleicht als Kerne deuten liessen; ihre Zahl konnte nicht ermittelt werden.

An den folgenden Schnitten wird die distal gelegene der paarigen Zellen kleiner, während sich die ventrale entsprechend ausdehnt und durch ihr Hervortreten aus dem hier kreisrunden Pigmentstab deutlich zu erkennen giebt, dass sie mit der früher erwähnten Nebenlinse in Zusammenhang zu bringen ist (Fig. III *NL*). Tiefer geführte Schnitte

belehren uns, dass hier ähnlich wie bei *Copilia* und *Sapphirina* der dort von GRENACHER mit  $x$  bezeichnete Körper das Endstück eines selbständigen Zellenstabs darstellt, der, von unten kommend, an dieser Stelle nach aussen umbiegt. Er bedingt auch offenbar in gleicher Weise wie bei den andern verwandten Copepoden die extrem distale Lage der nun sichtbar werdenden Sehstäbe (Fig. IV Ss). An den folgenden Schnitten sehen wir nämlich an der Rückseite und zwar distal gelegen ein kleines Fältchen auftreten (Fig. IV F), das sich von der umgebenden Pigmentwand nach innen abgelöst und umgeschlagen hat. Man wäre vielleicht geneigt, die nun folgenden, ziemlich complicirten Faltenbildungen für Kunstproducte zu halten, wenn nicht der Vergleich beider Augen mit einander bei verschiedenen Individuen mich vom Gegentheil überzeugt hätte. Zwischen diesem nun schon sichtbaren Fältchen und der ventralen Pigmentwand erkennen wir in drei neben einander liegenden Pünktchen die Endigungen der drei Sehstäbe; der hier median gelegene ist constant der grösste. Es hatte den Anschein, als läge auch in den mit  $Z_4$  und  $y$  bezeichneten Pigmentfalten, namentlich aber in der letztern ein kleines, glänzendes Körperchen, und dieses wäre dann dem fraglichen, ebenso bezeichneten Stück in der GRENACHER'schen Arbeit (tab. 6, fig. 42, 43) gleichzusetzen. Im Uebrigen treten im weitem Verlauf noch zahlreiche Faltungen auf, von denen ich nur einige aus der untern Partie des Pigmentstabs abgebildet habe. Wir sehen da distalwärts deutlich die im Durchschnitt ziemlich kreisrunden, nicht wie bei der zum Vergleich untersuchten *Sapphirina metallina* plattgedrückten, Sehstäbe, von denen wieder der zuerst gelegene der grösste ist. In ihrer schön blauen Färbung gleichen sie im Durchschnitt vollkommen den ebenso gefärbten peripheren Ganglienzellen des Nervenstrangs.

Die vielen Faltungen, die ich zum Theil auch bei der untersuchten *Sapphirina* nachweisen konnte, vereinfachen sich schliesslich zu einer gespaltenen, im Durchschnitt Y-förmigen Membran (Fig. VII), welche einerseits die Sehstäbe trennt (distal die zwei kleinern, davon getrennt, dorsal die grossen), andererseits an der Innenseite einen Hohlraum freilässt, der median, d. h. also an derselben Stelle gelegen, wo oben die Nebenlinse dem Pigmentstab angelagert war, mit diesem Gebilde unleugbar in Zusammenhang steht. Ich bin der Meinung, dass in dieser Röhre ein viertes, nervöses Element liegt, das, vom Opticus kommend, bis zur Nebenlinse reicht.

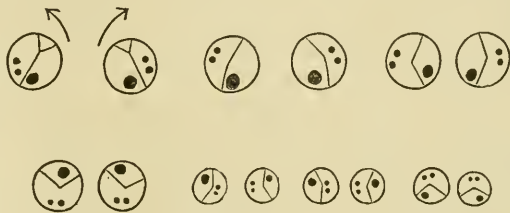
Das Schwinden dieses Hohlraums (ungefähr in der halben Länge



des Pigmentstabs) dürfte auf einer vollständigen Schnittserie den Eintritt des Opticus bezeichnen. Von da ab bildet dann die Scheidewand eine einfache, in der Mitte verdickte, gegen den grossen Sehstab rinnenförmig gebogene Membran.

Während nun das Innere des Pigmentstabs seine Gestalt noch mehr verändert, macht nun der ganze Stab von dieser Stelle an eine Drehung um genau  $360^{\circ}$ , die man, wie das beigegebene Schema zeigt, an der Verlagerung der drei Sehstäbe und der im Durchschnitt uhrzeigerförmigen Pigmentwand leicht verfolgen kann. Die Drehung erfolgt an beiden Stäben von innen nach aussen; an ihrem Ende findet sich ein kleines helles Knöpfchen (Fig. 1 KN).

Ueber die Einmündungsstelle des Opticus nur noch Folgendes: CLAUS war der erste, der den Eintritt desselben bei *Sapphirina* sehen konnte; er beobachtete, wie die „nur



wenigen, ziemlich breiten Fasern“ im Innern des Pigmentkörpers in glänzende Stäbe umbiegen. Bei *Copilia* mündet der Opticus nicht, wie man vielleicht erwarten würde, am Ende, sondern in der Mitte, dort, wo der Stab fast rechtwinklig abknickt, ein, und Aehnliches liess sich auch bei dem ähnlich geformten Pigmentstab von *Corycaeus* vermuthen. In der That sah ich an meinen Schnitten ungefähr an dieser Stelle einen undeutlichen, von den Sehstäben gegen das Gehirn zulaufenden Schatten, der den Verlauf des Opticus andeuten dürfte. Diese Beobachtung und das früher erwähnte Schwinden der ventralen Röhre lassen wohl über die Eintrittsstelle des Opticus keinen Zweifel mehr bestehen, wenngleich dieser Nerv am lebenden Thier noch nicht gesehen wurde, da das Auge, durch viele Fäden festgehalten, dem Darm und Gehirn direct aufliegt. Schliesslich mag noch bemerkt werden, dass beim Härten der Thiere gerade an der Stelle, wo ich den Eintritt des Opticus vermuthete, in vielen Fällen der Inhalt des Pigmentstabs in Form einer Wolke austrat (Fig. 1 \*).

Von den übrigen Nerven möchte ich noch einen besonders auffallenden erwähnen, der, das Gehirn mit der Cutis der Stirn und zwar am Linsenrand verbindend, die Augenscheide in einem Bogen umzieht. Dieser Nervenstrang (Fig. 2 N) entspringt dem Hirn (G) in nächster Nähe

des Krystallkörpers, umgreift die Augenscheide, indem er zuvor an der distalen Seite sich zu einer ganglienähnlichen Anschwellung erweitert, und endet schliesslich an der Stirn.

Ein besseres Verständniss des Baues des Corycaeidenauges könnten uns nur entwicklungsgeschichtliche Studien geben; wir könnten dann auch entscheiden, ob die CLAUS'sche Theorie, die paarigen Augen vom medianen Cyclopsauge abzuleiten, zu Recht besteht. In Triest suchte ich leider vergeblich nach jüngern Entwicklungsstadien; einige junge Thiere (im Cyclopidstadium), die ich untersuchte, hatten den Sehapparat selbstredend bereits vollkommen ausgebildet; er war im Verhältniss zum Thier ungemein gross, die Eingangs beschriebenen körnigen Partien der Stirnlinsen waren deutlich zu sehen, und die obern Linsen schienen vom Pigmentstab noch nicht so weit entfernt zu liegen wie beim reifen Thier.

Ueber die Leistungen dieses merkwürdigen Copepodenauges herrschen gegenwärtig vornehmlich zwei verschiedene Ansichten. Während nach der ursprünglichen, dermalen völlig fallen gelassenen Ansicht DANA's die Stirnlinse wie eine Brille wirkt, welche einen Correctionsapparat für die zu starke Convexität des hintern Augentheils abgeben soll, vergleicht GEGENBAUR den ganzen Apparat mit einem Fernrohr. Am lebenden Thier kann man nämlich deutliche Verschiebungen des Pigmentstabs wahrnehmen. „Es wird dadurch“, sagt GEGENBAUR (p. 72), „der Krystallkegel der lichtbrechenden Cornea genähert, also eine Accommodation im eigentlichsten Sinne ausgeübt“. CLAUS war wiederum der erste, der dieser Ansicht, nachdem er ihr ursprünglich beigeprichtet, entgegentrat. In seinen „Freilebenden Copepoden“ heisst es p. 50: „Ob die Bewegung nun freilich eine wirkliche Accommodation ist, wurde mir, so bestimmt ich sie Anfangs mit GEGENBAUR in diesem Sinne auslegte, mit der erneuten Beobachtung mehr und mehr zweifelhaft, und ich wage jetzt nicht zu entscheiden, ob dieselbe nicht vielleicht ausschliesslich als eine während der Schluckbewegung des Oesophagus nothwendige Mitverschiebung der anliegenden Organe auftritt.“

Nun bringt EXNER in seinem Eingangs citirten Buch eine an Originalität der GEGENBAUR'schen durchaus nicht nachstehende Erklärung der Function des Corycaeid-, bzw. Copilien-Auges. Er sagt (p. 137): „Die Linse entwirft jedenfalls ein verkehrtes Bild äusserer Objecte. Dieses Bild könnte von einer Netzhaut aufgefangen werden, deren Retinaelemente gleichzeitig von den verschiedenen Theilen des Bildes erregt werden. Eine solche Netzhaut aber fehlt; es ist

nur ein Netzhautelement, verbunden mit dem Kegel, da: dieses aber könnte successive nach der Willkür des Thiers von den verschiedenen Theilen des Bildes erregt werden, wenn es am Bilde entlang geführt wird . . . .“

Ueber die Bewegung der Pigmentstäbe sagt EXNER (p. 138) Folgendes: „Die geknickten Sehstäbe zeigten die lebhaftesten Bewegungen, welche, wenn man das Thier im hohl geschliffenen Objectträger mit dem Deckgläschen eindeckte und es wahrscheinlich deshalb anfang, bei der geringen Menge Wassers Sauerstoffmangel zu empfinden, geradezu krampfhaft wurden . . . .“

Da EXNER nun fand, dass das Bild der obern Linse thatsächlich in der Ebene der seitlich bewegten Secretkugeln liegt, kommt er zu folgendem Schluss: „*Copilia* sieht also, indem sie mit einem lichtempfindlichen Netzhautelement das Bild, das die Linse entwirft, abtastet. Der psychische Process, der dem Erkennen der Objecte zu Grunde liegt, ist wesentlich jener, der uns zum Erkennen von Formen führt, wenn wir, mit den Fingern tastend, den Kanten und Flächen des Objects entlang fahren und uns so aus dem Nacheinander der Empfindungen die Gestalt construiren. Dieses Sehen hat eine gewisse Analogie mit unserm Sehen bei bewegtem Blicke.“

Wie verhalten sich nun in dieser Beziehung die Augen von *Corycaeus*? Ich beobachtete sehr eingehend lebende Thiere, und zwar im Dunkeln wie im hellsten Sonnenschein, liess das Licht von verschiedenen Seiten einfallen, konnte aber nie etwas anderes bemerken als die rhythmischen Bewegungen des Darms, die eben solche des Augenpaars veranlassten. Wenn auch die EXNER'sche Hypothese im ersten Augenblick verblüfft, so musste sie doch dem Copepodenkennner, der Gelegenheit hatte, die verschiedensten Thiere aus dieser Gruppe lebend zu beobachten, wegen der überall vorkommenden Athembewegung des Darms wenig wahrscheinlich erscheinen.

Schon nach der ältern GEGENBAUR'schen Theorie sollten die Bewegungen des Pigmentstabs selbständig durch Muskeln, und zwar durch quergestreifte ausgeführt werden (wegen der Raschheit der Bewegungen). Bei *Corycaeus* konnte ich absolut nichts dergleichen bemerken, ja die Wände der Augenscheide sind schlaff und falten sich sofort ein, wenn durch die Darmbewegungen die Pigmentstäbe nach vorn gezogen werden.

Im Uebrigen würde, sollte die Wahl zwischen den beiden Hypothesen erlaubt sein, immerhin noch die ältere für *Corycaeus* die wahr-

scheinlichere sein, da hier wenigstens eine longitudinale Bewegung, nie aber eine seitliche oder dorso-ventrale, wie sie die EXNER'sche Hypothese erfordert, zu beobachten war. Sollte das Sehen unserer Krebse wirklich so vollkommen sein, wie man bisher angenommen, wie müsste dann z. B. das Sehvermögen jener *Corycaeus*-Weibchen gestört sein, deren Leib, wie ich oft beobachten konnte, so prall mit Eiern erfüllt ist, dass der Tubus bedenklich eingebogen erscheint. Dazu wäre in solchen Fällen zu grossen seitlichen Schwingungen wahrlich kein Raum, wie ja überhaupt die Grösse des Auges bei unsern Thieren grosse Elongationen unmöglich macht, während andererseits bei manchen Sapphirinen, wie schon CLAUS erwähnt hat, jedwede Art der Bewegung als Mittel zur Verbesserung des Sehens illusorisch wird durch die geringe Entfernung des Pigmentstabs von der Stirnlinse.

Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich im Anschluss an CLAUS annehme, dass der so complicirte Sehapparat der *Corycaeiden* den Besitzer doch nur im Verhältniss zur Function des Auges höherer Thiere recht schlecht über die Aussenwelt informirt; die Copepoden werden sich nun einmal Zeit Lebens damit begnügen müssen, einen vor den Augen vorbeigeführten Gegenstand durch den Wechsel von Hell und Dunkel als vorbeiziehenden Schatten wahrzunehmen.

Was GEGENBAUR und EXNER zu ihren Hypothesen veranlasste, war offenbar die Complication des Sehapparats, die auch etwas Bedeutendes, Aussergewöhnliches in der Function versprach. Man möge aber immer daran festhalten, dass ja die schaffende Natur mit oft ganz andern, den unsrigen durchaus unvergleichlichen Hilfsmitteln arbeitet; so müssen wir oft über die Einfachheit eines Apparats staunen, der so Grosses leistet, in andern Fällen wieder sind wir über den Aufwand von Mitteln verwundert zur Schaffung eines Organs, das in seiner Function nach unsern Begriffen durchaus nicht seiner complicirten Construction entspricht.

Im Uebrigen wage ich nicht, meine Ansicht über die Function des *Corycaeus*-Auges auch auf das Copilienauge auszudehnen — giebt es doch in der Literatur genug warnende Beispiele voreiliger Verallgemeinerung — aber man wird zugeben müssen, dass diese Hypothese schon mit Rücksicht auf den ähnlichen Bau der Augen aller hier in Betracht kommenden Thiere, soweit sie überhaupt genauer untersucht worden, durch die Befunde bei *Corycaeus* wesentlich an Wahrscheinlichkeit verloren hat und eine Nachprüfung an *Copilia* selbst sehr wünschenswerth erscheinen lässt.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. CLAUS, C., Ueber das Auge der Sapphirinen und Pontellen, in: Arch. Anat. Physiol., 1859.
  2. — Die freilebenden Copepoden, 1863.
  3. — Das Medianauge der Crustaceen, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 9, 1891.
  4. EXNER, S., Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten, Leipzig und Wien 1891.
  5. GEGENBAUR, C., Mittheilungen über die Organisation von Phyllosoma und Sapphirina, in: Arch. Anat. Physiol., 1858.
  6. GRENACHER, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen 1879.
  7. HAECKEL, E., Beiträge zur Kenntniss der Corycaeiden, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 1, 1864.
  8. LEUCKART, R., Carcinologisches, in: Arch. Naturg., 1859.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 1.

Fig. 1. *Corycaeus anglicus* LUBBOCK ♀. Seitliche Ansicht eines Auges. Vergr. REICHERT Oc. 4, Obj. 7 a. Nach dem Leben gezeichnet.

$\left. \begin{array}{l} L' \\ L \\ L'' \end{array} \right\}$  Die drei Theile der Stirnlinsen,

*As* Augenscheide,

*SK* Secretkugel,

*NL* Nebenlinse, ventral gelegen,

*PS* Pigmentstab,

*KN* Endknopf,

\* Muthmaassliche Eintrittsstelle des Opticus.

Fig. 2. Der mittlere Theil des Auges, stärker vergrössert. Vergr. REICHERT Oc. 4, HARTN. Wasser-Imm. Nach dem Leben gezeichnet.

*N* Nerv,

*G* Gehirn,

*BZ* Zellenbecher, die oberste pigmentlose Partie des Pigmentstabes.

(Für die übrigen Bezeichnungen vergl. Fig. 1.)

Fig. I—XV. Einige Schnitte durch die Pigmentstäbe. Vergr. REICHERT Oc. 4, Obj. 7 a.

$Z_1, Z_2, Z_3$  die drei Sehzellen,

$Z_4, y$  Hohlräume, durch Einfaltung (*F*) des Pigments (*Ps*) gebildet.

*Ss* Sehstäbchen.

(Für die übrigen Bezeichnungen vergl. oben Fig. 1.)

Sämmtliche Zeichnungen wurden mit Camera lucida entworfen.

# The finer Structure of the Nerve Cells of Invertebrates.

## I. Gastropoda.

By

**Charles F. W. McClure,**

Assistant Professor at Princeton University, New Jersey, U. S. A.

---

With Plates 2 and 3.

The question concerning the finer anatomy of the nerve cells of Invertebrates, although in the past somewhat extensively studied, has not in the present era, since the development of the modern methods of technique, received the attention which it deserves. It is for this reason, as well as because certain discrepancies of opinion exist concerning the results obtained by the use of the more modern methods, that the writer feels justified in entering this field.

At the present writing, although some differences of opinion may exist concerning the more detailed structure of the nerve cells of Vertebrates, all are agreed I think, as to the division of the contents of most of these cells, into two general classes of elements, which by virtue of their relative affinity for certain dyes, notably methylen blue, are roughly spoken of as stainable and unstainable elements. The former of the two classes of elements (chromatic or chromophilous) includes what the Germans describe under the names of "Körnchen", "Körner" and "Schollen".

It is also known that the size, form and arrangement of these chromatic or chromophilous elements may be exceedingly variable in different cells; and that this variability, especially as to the manner in which they are arranged in the cell, has formed the basis, by means of which NISSL (28) has temporarily classified the nerve cells of Vertebrates, into four principal types.

In connection with my own study of the nerve cells of Invertebrates, which included numerous examples from the Mollusca, Arthropoda and Vermes, it was found as recently described by PFLÜCKE (30) for *Astacus* and *Helix*, that the contents of these nerve cells, as in the case of those of Vertebrates, were also divisible into two general classes of elements — stainable and unstainable — by virtue of their relative affinity for methylen blue.

The writer further observed, when cells had been stained in certain combination stains, that the chromophilous substance stained in a manner so entirely different from that of all other structures (portions of nucleus excepted) within or without the cell (as ground substance, fibrils and neuroglia), that all possibility of confounding it with any of the last mentioned structures was practically eliminated.

These results, although independently arrived at, were not published in preliminary form (see 22), until PFLÜCKE's publication had made its appearance. However, by reason of the circumstance that they were obtained by means of methods somewhat different from those used by PFLÜCKE, they will prove, I trust, of some importance in establishing the generality, that a chromophilous substance forms a constituent element of the nerve cells of Invertebrates.

According to my observations, these chromophilous structures appear as small granules which are arranged chiefly in rows; and the general arrangement of these granular rows, although variable for the cells of different Invertebrates, seems in most cases to correspond to the course of the fibrils within the cell body. This close relationship between fibrils and chromophilous structures, has been described by PFLÜCKE as characteristic of the nerve cells of *Astacus*, in which he figures these structures, not as isolated granules lying upon or between the fibrils, but as varicose thickenings of the latter.

The question concerning the real nature of these chromophilous structures, that is, whether they are isolated structures and represent granules in the strict sense of the word, or whether they are merely thickenings of fibrils, is in many cases difficult to decide exactly; however, so far as my observations are concerned, the balance of evidence at the present writing, seems to be in favor of the former view.

The presence of granules in the nerve cells of Invertebrates is by no means a new idea. They have been frequently described in the past as representing normal constituents of the cell, or as "artefacts" produced in the same, by the coagulation of the cell substance.



The question, however, concerning the presence in these cells of chromophilous granules or in PFLÜCKE'S sense of "chromophile Körperchen", which are in any sense homologous with structures found in the nerve cells of Vertebrates, is, so far as known to the writer a new one; and with the possible exception of LUGARO (whose paper [20] I have not seen), was first suggested by PFLÜCKE when he said on p. 514: "Uebereinstimmend mit den Befunden NISSL'S und Anderer an Ganglienzellen von Säugern können wir auch an denen des Krebses die ganze Masse des Plasmas in zwei wesentlich durch ihr Verhalten zum Farbstoff gekennzeichnete Substanzen scheiden, nämlich in eine stark färbbare, structuregebende Substanz und in eine anscheinend homogene, kaum oder überhaupt nicht gefärbte Zwischenmasse."

At the present writing, although no classification of the nerve cells of Invertebrates is attempted, it may be stated that the general character of their chromophilous granules in many respects resembles closely that of the "Körnchen" and "Körner" found in the nerve cells of Vertebrates. That their mode of distribution in certain unipolar cells, notably those of *Helix*, *Arion*, *Astacus* and *Cambarus*, corresponds closely to NISSL'S "Fourth Type" (Gryochrome), in which fine granules (Körnchen) are not regularly distributed in the cell body, but are arranged in rows, or collected into small groups (Körnerhaufen).

This paper deals exclusively with the finer anatomy of the nerve cells of *Helix* and *Arion*, with special reference to the mode of distribution of the chromophilous and fibrillar elements within these cells. In addition to this, the question concerning the existence of centrosomes and spheres in these cells will also be considered. Another paper, now in preparation, will soon follow, dealing with the finer anatomy of the nerve cells of Crustaceans and Vermes.

These investigations were begun in the spring of 1895 in Professor FLEMMING'S laboratory at Kiel, whose hospitality, valuable assistance and advise, I must gratefully acknowledge. My thanks are also due to his Assistant Dr. MEVES for the many favors received at his hands; and to Messrs. J. S. MORGAN and C. W. McALPIN of New York, for their generosity in furnishing my laboratory at Princeton, with all the necessary literature bearing on this subject. I also wish to thank Professor MACLOSKEY of Princeton for his kindness in reviewing this manuscript.

## Methods of Investigation.

### 1. Methods of Investigating Fresh Material.

The ganglia were rapidly dissected from the animals, and placed in one of the so-called indifferent fluids, in which the cells were individually isolated.

Although most of the more common indifferent fluids were used, such as normal salt solution, body fluid, RANVIER'S fluid, weak solution of chromic acid and ammonium bichromate, the best results were obtained by progressively staining the cells in methylen blue solutions.

DOGIEL'S method of staining nerve cells in a  $1/10$ — $1/16$  per cent solution of methylen blue, fixing the same in ammonium picrate, and mounting in picric-glycerine (see 7) was tried with only fair results. The difficulty with this method seemed to be that the cells stained so rapidly and so deeply in the above mentioned methylen blue solutions, that all details of structure were obliterated; and were not brought out with any definiteness, even after the immersion in the ammonium picrate. After the failure of this method, which gives such brilliant results for the nerve cells of Vertebrates, the following was substituted, which although by no means perfect, gave fairly good results.

To a small watch-glass partially filled with equal parts of a normal salt solution and fresh body fluid, from 10 to 30 drops of a  $1/10$  per cent solution of methylen blue<sup>1)</sup> were added and the three thoroughly mixed.

It is quite impossible to say exactly how much methylen blue should be added in order to produce a mixture possessing the desired staining intensity. This can only be determined by experimentation, as it was found that all ganglion cells did not always stain alike, even when placed in the same mixture for the same time. DOGIEL (6) has similarly shown that the sympathetic nerve cells of Mammals do not all stain alike in the same solution (fig. 2, tab. 12).

The mixture, however, may be said to possess the proper staining intensity, when nerve cells placed in it stain neither too slowly nor too rapidly, but so gradually take up the stain that at the end of 15 to 30 minutes the cell body appears to be stained a much deeper blue than the axis-cylinder process, which should still remain lightly stained.

1) Made up in a normal salt solution.

These results were most frequently obtained, when about 20 drops of methylen blue had been added to the mixture of salt solution and body fluid.

## 2. Methods of Fixing and Staining.

The following fixing agents were tried: chromic acid, HERMANN'S fluid, NIESSING'S solutions, saturated solution of corrosive sublimate, acetic sublimate and FLEMMING'S solution.

So far as my experience is concerned, FLEMMING'S solution fixes the nervous tissue of Invertebrates, in a manner superior to that of all others; although NIESSING'S 2. solution (see 27) and HERMANN'S fluid produce excellent results.

A saturated solution of corrosive sublimate made up in a normal salt solution, proved next to FLEMMING'S solution the most useful fixing agent. When using this solution, however, the attainment of good results seemed in special instances (nerve cells of Crustaceans and worms) to depend, as suggested by HEIDENHAIN (see 15), upon the use of bergamot oil for a clearing agent rather than xylol.

Acetic sublimate, although highly recommended by BINET (1) and others for the nervous tissue of Invertebrates, has in my experience proved a worthless fixing agent for such material. In no case have I been able to obtain material fixed by it which has not been considerably shrunken. The same may be said for tissues fixed in chromic acid<sup>1</sup>).

For tissues fixed in FLEMMING'S solution, the following stains were chiefly used: HEIDENHAIN'S iron-alum haematoxylin method, iron-alum and DELAFIELD'S haematoxylin without after-differentiation<sup>2</sup>), a weak solution of DELAFIELD'S haematoxylin as used by FLEMMING (see 11), and a combination stain of safranin and light green which will be described below.

For tissues fixed in sublimate, a large number of stains were tried. Among these, in addition to the haematoxylin stains mentioned above, two combination or double stains proved most valuable.

By far the best of these double stains was a combination of methylen blue and eosin, used after a modification of MANN'S method (RAWITZ, Leitfaden für histol. Untersuchungen, 2. Aufl., p. 70).

---

1) After fixing, all material was gradually run through the alcohols, cleared in xylol or bergamot oil, and embedded in paraffine.

3) After FLEMMING.

By use of this method, the chromophilous substance in the nerve cells of Invertebrates, is as that of Vertebrates, alone stained by the methylen blue; while the remaining structures in the cell (nucleoli excepted), as well as the neuroglia tissue surrounding it, are exclusively stained by the eosin<sup>1</sup>).

The staining formula recommended by MANN had to be somewhat modified in order to produce the above results, since methylen blues, other than that recommended by MANN (methylen blue 00), were more frequently used<sup>2</sup>).

It was found essential in all cases, where mixtures of eosin and methylen blue were used, that the sections should be stained a deep blue when removed from the same.

Two mixtures which will produce such a result are as follows:

- |    |     |                                 |        |
|----|-----|---------------------------------|--------|
| 1) | 1 % | Methylen blue solution in water | 45 ccm |
|    | 1 % | Eeosin solution in water . . .  | 35 ccm |
|    |     | Distilled water . . . . .       | 20 ccm |
| 2) | 2 % | Methylen blue solution in water | 35 ccm |
|    | 1 % | Eeosin solution in water . . .  | 40 ccm |
|    |     | Distilled water . . . . .       | 25 ccm |

The length of time which the sections should remain in these staining mixtures, and their subsequent treatment, are the same as recommended by MANN.

A combination stain, which produces results somewhat similar to the above mentioned combination, is the methylen blue-erythrosin method of HELD (16). It is not recommended, however, in place of the former.

The other combination stain which produced excellent results, was that in which safranin was used in connection with light green. This combination proved particularly valuable, as material fixed in FLEMMING'S solution could be stained by it. This last combination has proved very successful in corroborating the results obtained by the methylen blue-eosin stain; by virtue of the analogous manner, in which by its use, the granules and other elements within the cell, as well as the neuroglia without, are respectively differentiated from each other.

1) By means of this method I have produced similar results on the central and spinal ganglion cells of Vertebrates.

2) The methylen blue used was that which one ordinarily obtains from GRÜBLER for staining purposes.

In properly differentiated sections, the granules in the cell body are stained a reddish hue, while the substance of the cell between the granules, as well as the axis-cylinder processes and neuroglia tissue, are stained green.

The safranin-light green combination was with slight modifications used in a manner similar to that recommended by BENDA. The sections were stained in safranin (after BABES) for 24 hours, then rapidly washed in distilled water which contained a few drops of acetic acid, and finally differentiated in a solution of light green (1 g in 100 ccm of 96 % alcohol). The length of time which the sections should remain in the light green is usually very short ( $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{2}$  min.), but can only be accurately determined by washing out the sections in 96 % alcohol, and observing under the microscope how far the substitution process has been carried.

A combination of fuchsin and light green produces about the same results as the last mentioned combination, but was not so generally used as the latter, on account of the greater difficulty experienced in controlling the substitution process. The ordinary alcoholic solution of fuchsin was employed in which the sections were stained for 24 hours, and then subsequently treated in the manner stated above for the safranin sections.

Many other stains were tried, but with results in no way superior to those already mentioned. Among these stains may be mentioned haematin, dahlia, FLEMMING'S triple stain and HEIDENHAIN'S modification of the BIONDI-EHRLICH mixture.

### Literature.

A complete historical review of the earlier investigations on this subject has been so thoroughly and so frequently given by preceding investigators, that it was thought best to omit one in this paper.

For a complete bibliography, as well as an historical review of such investigations, the reader is referred to the publications of the following authorities:

SOLBRIG 1872 (41), HERMANN 1875 (17), SCHULTZE 1879 (40), FREUD 1881 (12), VIGNAL 1883 (43), NANSEN 1887 (25), RAWITZ 1887 (31), RETZIUS 1890 (32), BINET 1894 (1) and PFLÜCKE 1895 (30).

All the publications which deal strictly with the topography of the nervous system have been purposely omitted.

Since 1887 several important publications have appeared which

treat of the histology of the nerve cells of Invertebrates. Among these may be mentioned the investigations of RAWITZ, NANSEN, ROHDE, HALLER, BINET, DE NABIAS, PFLÜCKE and LUGARO. The paper by RAWITZ (31) deals chiefly with the histology of the nerve cells of mussels, which he studied by the isolation method as well as by sections. The ordinary indifferent fluids were used for the isolation method, while the micro-sulphuric solution of KLEINENBERG gave the best results for the study of sections. His general results as to the cell structure may best be summed up in his own words p. 403: "Wir ersehen also aus diesen Beobachtungen, dass die Ganglienzelle der Acephalen aus zwei Theilen besteht, von denen der eine eine netzförmig angeordnete, der andere eine zähe, unter Umständen ölarartige Tropfen bildende Substanz ist, die in den Maschenräumen der erstern suspendirt ist."

He suggests the possibility that these drops may alone constitute the true functional nervous element in the cell, while the network serves simply as a support for the former.

Nerve cells that had been macerated in weak solutions of alcohol, or potassium bichromate, presented a structure which differed materially from that mentioned above. Here they appeared to be finely granular in structure, and a division of their constituent elements into two chemically and morphologically different substances, was not to be made out. He accounts for this in the following manner p. 404: "Es würde dann das zart granulirte Aussehen der Zellen verursacht durch die in der netzförmigen suspendirte zähe, tropfenbildende Substanz, in deren Innerm Gerinnungen durch die coagulirende Wirkung der Reagentien entstanden sind."

In only one instance (fig. 32) does he figure the presence of fibrils in these cells.

NANSEN's investigations (25 and 26), upon the finer structure of the nervous system of Invertebrates, cover a wide range of forms, including species of Mollusca, Vermes, Crustacea and Tunicata. His conception of the finer structure of the nerve cells of Invertebrates may be summed up as follows.

The contents of the axis-cylinder processes consist of primitive tubes which he says "are extremely slender tubes or cylinders, separated from each other, or rather formed by membranes or sheaths of a firm supporting substance, spongioplasm, very much resembling the neuroglia-substance". The viscous contents of these primitive tubes, the hyaloplasm, he regards as the true nervous substance.

In regard to the structure of the bodies of the nerve cells, he finds that they likewise consist of primitive tubes which contain hyaloplasm. He was unable to determine upon the exact mode of distribution of these tubes in the cell, except in the case of some which ran concentrically about the nucleus.

In addition to the spongioplasm and hyaloplasm, he describes a third substance in the spongioplasm-reticulum, between the primitive tubes, which stains deeply when osmic acid and haematoxylin have been used as fixing and staining reagents. He finds this substance absent from the nerve tubes (axis-cylinder processes), and regards it as partly fatty in character.

So far as I am able to make out from his description of this substance, it corresponds exactly to what I shall describe in the following pages as chromophilous granules. NANSEN entirely disregards the fibrillar theory held by FLEMMING and others.

The publications of ROHDE (33, 34, 35, 36, 37 and 38) known to the writer are six in number. The first five of these papers have for their object, the development of the theory, that the fibrils (Spongioplasma) in the cell body and axis-cylinder processes, do not act as paths along which nervous impulses travel, but serve rather as supporting structures (Stützgerüst) for the semi-fluid hyaloplasm, the true nervous substance, which is contained between them.

The material made use of by ROHDE in these investigations was most extensive, including examples of the Chaetopoda, Hirudinea, Nematoda, Gastropoda and Crustacea. Unfortunately no reference is generally made to the manner in which this material was fixed and stained.

For the general principles upon which this theory rests, I refer the reader to the following quotation from ROHDE's fifth paper (37), p. 387: "Das Spongioplasma tritt bei den Ganglienzellen in doppelter Form auf, theils als grobfibrilläres, theils als feinfibrilläres; letzteres bildet stets den Axencylinderfortsatz, breitet sich häufig aber auch, vom Grunde desselben ausgehend, über die ganze Peripherie der Ganglienzelle aus, so dass dann in dieser zwei verschieden aussehende Zonen zur Unterscheidung kommen; eine innere dunklere grobfibrilläre und eine äussere helle feinfibrilläre (Holzschn. A 2). Die Ganglienzellen liegen eingebettet in der Neuroglia, welche aus Fibrillen besteht, die im Aussehen wie in der Stärke mit den groben Fibrillen des Ganglienzell-Spongioplasma übereinstimmen und allenthalben von Kernen durchsetzt werden. An der Peripherie der Ganglienzelle

nehmen die Neuroglia-Fibrillen ein dichteres Gefüge an unter gleichzeitiger Vermehrung ihrer Kerne und gehen nach innen continuirlich in das grobfibrilläre Ganglienzell-Spongioplasma über, entweder am Rand der Ganglienzelle oder tiefer in ihrem Innern, im letztern Fall häufig unter Bildung von Bäumchen, welche besonders bei den Ganglienzellen mit heller Randzone scharf hervortreten (Holzschn. A 1 u. 2). Aus diesen Beobachtungen folgerte ich, dass das Spongioplasma der Ganglienzelle nur ein Stützgerüst darstellt und das eigentlich Nervöse das von diesem umschlossene Hyaloplasma ist, welches an frischen, unter schwachem Druck befindlichen Ganglienzellen in Gestalt grösserer oder kleinerer glasheller Tropfen austritt."

He further states that in addition to the coarse fibrils the neuroglia tissue is also made up of fine fibrils, which in structure resemble those found in the nerve cells. On account of this close resemblance which exists between the fibrils of the nerve cells and those of the neuroglia, he concludes that the former must possess the same functions as the latter (Stützgerüst).

In the following pages I hope to be able to disprove the existence of coarse neuroglia fibrils in the nerve cells of Gastropods. ROHDE's last paper (38) which deals with the development and growth of nerve cells will be considered further on in connection with another topic.

HALLER (13 and 14), in a manner similar to KUPFFER, divides the cell substance into "Proto- and Paraplasma". The former is arranged in the form of short fibrils which distribute themselves in the "Paraplasma" according to the functional status of the cell. Thus any functional change in the cell may produce a correspondingly different arrangement of its elements. For example — under certain conditions, the fibrils may have an irregular distribution, or they may be concentrically arranged in the cell body; they may be so regularly distributed, that in sections they will appear as coarse or fine granules; or finally, they may be so distributed in the cell, as to produce the appearance of a network.

BINET (1) speaks of the difficulty experienced by him in procuring good sections of nervous tissue from certain Invertebrates, and ascribes his inability to do so, as due to the circumstance that these tissues are enclosed by dense layers of connective tissue which prevent the entrance of the fixing fluid.

The writer also experienced, at first, a similar difficulty in procuring good sections of the nerve cells of Crustaceans and worms



when sublimate was used as a reagent. This difficulty was, however, overcome by substituting bergamot oil for xylol as a clearing agent. By this procedure, scarcely, if any, shrinkage was apparent in the structure of the cell, and I agree with HEIDENHAIN, that when evidences of shrinkage are present, they are more frequently due to an improper after-treatment of the tissues, than to a lack of penetration of the fixing agent.

For fixing agents, BINET obtained the best results with sublimate, FLEMING'S and HERMANN'S fluids. For staining, he employed chiefly VIALLANES' <sup>1)</sup> haematoxylin method with the addition of safranin. By means of this combination he obtained a double coloration of the cell, the cell body staining red, the cell process blue, the nucleus blue and the nucleoli red <sup>2)</sup>.

He says in regard to the presence of fibrils in the cell (p. 478): "— la fibre nerveuse est bien constituée, comme l'a pensé et figuré REMAK, par un faisceau de fibres parallèles, et ces fibrilles, au moment où elles pénètrent dans le corps protoplasmique, peuvent être suivies pendant une certaine partie de leur trajet." He classifies the nerve cells of the abdominal ganglia of *Astacus* under three categories (p. 479) as follows:

1) "— les cellules dans lesquelles le cylindre-axe pénètre sans qu'on puisse saisir aucun détail sur le mode de pénétration; la substance du cylindre-axe paraît être en continuité directe avec celle du protoplasma" (tab. 12, fig. 6).

2) "Dans une seconde catégorie de cellules, on observe une légère striation de lignes circulaires et concentriques; et de plus, on peut constater que ces fibrilles, disposées régulièrement autour du noyau, convergent vers le cylindre-axe et s'y réunissent, ce qui montre que ce sont bien les fibrilles du cylindre-axe qui entourent le noyau de la cellule et en sillonnent le protoplasma. Cette structure est celle qui a été le plus souvent décrite; elle a été figurée, notamment, par VIGNAL (43) chez le Homard" (fig. 8, tab. 15).

3) "Nous rangeons dans une troisième catégorie des cellules, en général de grande taille, dans lesquelles le cylindre-axe pénètre et même décrit un demi-cercle, en conservant les dimensions qu'il présente dans le nerf; ce sont des cellules à cylindre-axe intra-

---

1) See BINET'S paper for details of this method, p. 470.

2) I find this method no improvement on the methylen blue-eosin combination.

cellulaire<sup>1</sup>). Dans ce trajet, le cylindre-axe se distingue nettement du protoplasma par la puissance avec laquelle il concentre la matière colorante.”

Again on p. 480, he says: “Le faisceau est formé des mêmes fibrilles accolées ensemble que dans le cylindre-axe extracellulaire”. In regard to the structure of the cell body, he describes it as consisting of two elements — namely, of fibrils, and of an interfibrillar substance. Each of these elements stain differently when treated by the method of VIALLANES; the fibrils stain blue and the interfibrillar substance red. If I understand him correctly, he considers the fibrils to be distributed throughout the cell body, but most abundant in the cortical layer; while the interfibrillar substance is most abundant in the centre of the cell around the nucleus. His figures represent this interfibrillar substance as granular in character; but he makes no reference to the row-like arrangement of these granules in the cell body, nor to their correspondence to the chromophilous substance found in the nerve cells of Vertebrates.

Unfortunately, I have been unable to see the publication by DE NABIAS (24), so that any criticism of his work is impossible. I insert, however, the reference, so that the bibliography on this subject may be as complete as possible.

A recent publication by PFLÜCKE (30) deals chiefly with the structure of the nerve cells of *Astacus*. He studied these cells in the fresh state, as well as by sections. For fixing agents, sublimate and FLEMING'S solution gave the best result; while for staining, NISSL'S methylen blue method, safranin, fuchsin and iron-haematoxylin after HEIDENHAIN were used.

Corresponding to the discoveries of NISSL and others on the cells of Vertebrates, PFLÜCKE similarly finds in the nerve cells of *Astacus*, two substances which possess unlike affinities for methylen blue. The manner, in which these cells are stained, is best expressed in his own words (p. 514): “— nämlich in eine stark färbbare, structuregebende Substanz und in eine anscheinend homogene, kaum oder überhaupt nicht gefärbte Zwischenmasse.” The first of these substances is represented by a large number of deeply stained granular appearing structures which lie close to each other, and which vary in size and form; some of them being spindle-shaped, others

1) I have also observed these structures in the nerve cells of *Cambarus*, *Homarus* and *Astacus* (see 22), but reserve a description of the same for a future paper.

irregular in form or round. PFLÜCKE does not regard these structures as free and independent granules, in the same sense as ALTMANN, but figures them as being connected with each other by means of fine thread-like fibrils. He says: "Es unterliegt also keinem Zweifel mehr, dass wir es hier mit nichts anderem als mit längern oder kürzern Theilstücken von Fäden zu thun haben, Fäden, die in ihrem Verlauf von Strecke zu Strecke spindelförmige Verdickungen tragen" (p. 516).

These fibrillar thickenings are found by him chiefly in the cell body, and extend only for a short distance in the cell process. The fibrils, which in the cell process run parallel to its long axis, continue in the same general direction as isolated fibrils in the ectoplasmatic area of the cell, but in the centre of the cell anastomose to form a network. He says further: "Ueerblicken wir nun noch einmal die Verhältnisse, so müssen wir schliessen, dass die Fibrillen bei Eintritt in die centrale Masse der Zellsubstanz ihren isolirten Verlauf aufgeben, durch zahlreiche Queranastomosen ein ausgeprägtes Netzwerk bilden, dessen der Kernwand zunächst gelegene Knotenpunkte radiäre Fädchen zur Kernmembran hinübersenden und in den Verdickungsstellen der letztern mit den Endbälkchen des Kerngerüstes verschmelzen" (p. 518).

For the results obtained by LUGARO (20), I insert a quotation from HERRICK's review of the same<sup>1</sup>).

"NISSL's method of differential staining after alcohol hardening, which has given such an impulse to recent cytological work, is made the basis of an investigation of the relative functional value of the chromatic and the achromatic elements of the general protoplasm of the nerve cells. Dr. LUGARO comes to the conclusion that the achromatic substance is the physiologically active medium, while the chromatic elements are simply passive. The achromatic part is composed of a filar mass in the sense of FLEMMING, while the chromatic part which alone is stained by the method of NISSL represents the inter-filar mass, and therefore the method of NISSL is absolutely negative regarding the real structure of the nerve cell."

As his work is illustrated by nerve cells of Invertebrates as well as those of Vertebrates, I infer that he recognizes in the former, the existence of both granules and fibrils.

A general perusal of the above review shows that the question concerning the existence of fibrils in the nerve cells of Invertebrates,

---

1) in: J. Neurology, V. 6, No. 1, 1896.

so actively controverted by the earlier investigators, is generally conceded by the more recent workers as an established fact. It is further seen that the main differences of opinion, that exist in the minds of these investigators, relate chiefly to the manner in which the fibrils are arranged in the cell, and to the functional character of these fibrils.

My own observations have led me to the conclusion that fibrils form a constituent element in the structural make up of the nerve cells of Invertebrates, and that they are in no way connected with the neuroglia in ROHDE'S sense.

In addition to the presence of fibrils, a substance, apparently granular in character and differing morphologically as well as chemically from all other observable structures within the cell (as fibrils and ground-substance), must likewise be regarded as a constituent of the cells structure; unless in the case of these cells, as opposed to those of Vertebrates, its exclusive affinity for certain dyes, notably methylen blue, is entirely disregarded as a diagnostic character.

We pass now to the detailed consideration of the nerve cells of certain Gastropods, with special reference to the arrangement therein, of their chromophilous and fibrillar elements.

### The Structure of the Nerve Cells of Gastropoda.

(*Helix pomatia*, *Arion empiricorum* and *Limax maximus*.)

The majority of the nerve cells in the ganglia of these Gastropods are of unipolar type, although, as is well known, bi- and multipolar cells are also present.

One remarkable feature which characterizes these cells, particularly the unipolar, is the enormous size which some of them attain. Any well chosen section through the infra-oesophageal ganglion not only shows these large cells, but also the marked variation in size which the nerve cells in general present. This variation has been commented upon particularly by BUCHHOLZ (2), who describes them as possessing diameters varying between 3 and 240  $\mu$ ; by SOLBRIG (41) who mentions the largest cell observed by him as possessing a diameter of 220  $\mu$ ; and finally, H. SCHULTZE (40) describes one as having a diameter of 320  $\mu$ .

The nuclei are also large in proportion to the size of the cell. In the largest cell described by SCHULTZE, the nucleus is figured as having a diameter of 260  $\mu$ .

It may be said, in general, that the size of the nuclei is large in proportion to the size of the cell, and normally, the nuclei are usually spherical in form.

Although usually of spherical form, nuclei were also found by the writer which were invaginated on the side directed towards the axis-cylinder pole of the cell, thus giving to them the characteristic kidney-shaped appearance<sup>1</sup>).

These kidney-shaped nuclei were mentioned by both H. SCHULTZE and SOLBRIG, but, if I understood them correctly, were regarded by them as artefacts.

In the light of more recent investigations, the writer has ascribed to these kidney-shaped nuclei a somewhat different interpretation; — namely, that they are probably connected with a present or past division of the cell.

These views were set forth by the writer in a short preliminary paper (22), and will be considered more in detail further on.

Before entering upon the topic of the finer anatomy of these nerve cells, there are two questions in connection with their gross anatomy which may prove of some interest.

First, as regards the existence of a peculiar type of bipolar cell, and second, as to the existence of a nuclear process (Kernfortsatz).

The bipolar cell referred to, is one in which both processes spring from the same pole of the cell, as figured by H. SCHULTZE (40) tab. 5, fig. 1, and by VIGNAL (43) tab. 16, fig. 15 a.

I have frequently isolated cells of this character from the oesophageal ganglia of *Limax maximus*.

In regard to the presence of a nuclear process (Kernfortsatz), I can find no evidence favoring one. Their presence has, however, been noted in the nerve cells of Invertebrates by G. WAGENER (44), OWSJANNIKOW (29), SOLBRIG (41), H. SCHULTZE (40) and more recently by ROHDE (38). SCHULTZE describes the nuclear process, with the exception of the nucleus, as staining much more deeply than the remaining portions of the cell, and states that in appearance it is coarsely granulated; while the other cell processes are finely fibrillated. He says on p. 74: "Die oft beträchtliche Länge (fig. 3) dieser mit dem Kern die gleiche lebhaft Karmintinction zeigenden Fortsätze,

---

1) In many sections in which the large cells appear to be much crowded together, the spherical form of the nuclei may be considerably modified. When such was the case, the form of the cell was similarly changed. These kidney-shaped nuclei, however, were more frequently found in cells, whose walls had not been compressed by adjacent cells, so that the kidney-shaped nuclei cannot in this case be attributed to such a cause.

die völlige Integrität des Kernleibes und seiner Membran bürgen mir für eine normale Erscheinung."

The writer has never found the slightest trace of a nuclear process in the freshly isolated nerve cells of any Invertebrates, but can substantiate what ROHDE, in sections, has recently figured for such (38, fig. 5 a, tab. 9).

ROHDE's figures show extensions (Ausläufer) of the nuclear chromatin into the cell substance. These extensions, he calls nuclear processes (Kernfortsätze), and, as a rule, finds that they ran towards the pole of the cell from which the axis-cylinder process is given off. One feature of ROHDE's nuclear process, which differs materially from that figured by SCHULTZE, is that in his case the nuclear membrane is not continued along the sides of the nuclear process; a circumstance upon which SCHULTZE lays a great stress. In fact, ROHDE says that in the larger cells the nuclear membrane is, as a rule, absent, so that the nuclear and cell substances come into direct contact with each other (38, fig. 1 a, tab. 9). I have also noticed, in certain of the larger cells of *Helix* and *Arion*, a somewhat similar condition.

It is most certain, however, that these two processes (of ROHDE and SCHULTZE) are not homologous structures, either from an anatomical or a topographical standpoint. So far as can be seen by the writer, only two interpretations can be put upon the structure described by ROHDE; either it is an artefact, that is, it represents an instance in which the nuclear substance has been forced into the "Spongioplasm", at a point of least resistance, by the general shrinkage of the ganglion during the fixing process, or, if not an artefact, a closer and somewhat different relationship exists between the nuclear contents and the cell substance than has hitherto been observed in nerve cells. In either case, ROHDE's process cannot be a nuclear process in the generally accepted sense of the word.

With the exception of the "nuclear extensions" figured by ROHDE, the writer has never seen in sections any structures which might seriously be taken for nuclear processes.

Fig. 9 is taken from a section of an *Helix* ganglion which had been fixed in sublimate and cleared in xylol, and in which signs of shrinkage were visible. The evagination in the form of a nuclear process is unquestionably an artefact, and represents one of many abnormal conditions which may occur in material improperly treated. If at the point where this evagination has taken place, the nuclear membrane had been broken or even absent, as it may be according to

ROHDE, it can easily be seen how a part of the nuclear chromatin might be forced into the cell substance, and produce structures similar to those figured by him.

I have also observed that the nuclear membrane is exceedingly thin, or apparently lacking in certain cells, but in properly preserved material, I have always found the chromatin contained within the confines of the nucleus, and not extending into the cell body.

### Finer Anatomy of the Ganglion Cells of *Helix* and *Arion*.

Fig. 1 represents a section taken through the supra-oesophageal ganglion of *Arion* as seen under a low power objective. It shows a portion of a nest of ganglion cells surrounded by their neuroglia capsule.

The section was fixed in sublimate and stained with methylen blue and eosin. Its most noticeable feature is the different manner in which its several constituent parts are stained. It is seen that the only portions of the section which appear to be stained by the methylen blue are the bodies of the ganglion cells and their nucleoli; the latter staining a deep red or purple, while the axis cylinder processes, chromatin granules of the nucleus and the neuroglia tissue, are stained red by the eosin. This differential mode of staining invariably results when sections of ganglion cells, and the neuroglia tissue which envelops them, have been properly stained by this double stain<sup>1</sup>).

An examination of Figs. 2, 3 and 4 which represent highly magnified ganglion cells of *Arion* (2 and 3) and *Helix* (4), shows that the blue appearance presented by the cell body in Fig. 1, is in reality due to the presence therein of a large number of small bodies having a granular appearance, which stain deeply in methylen blue. It is also to be observed that, between these granules, the substance of the cell is stained red by the eosin.

These small chromophilous granules, which are alone stained by the methylen blue, are confined chiefly to the body of the cell, but their mode of distribution in the same is variable.

---

1) This statement applies equally to the nerve cells of those Crustaceans and worms which I have examined. A description of these will, however, be reserved for a future paper.

In certain cells they may be equally distributed throughout the cell body, in both the ecto- and endoplasmatic areas, Figs. 2, 3 and 4; while in other cells they appear to be lacking in the ectoplasmatic area. There is also some variation in their mode of distribution at the axis-cylinder pole of the cell. In certain cells the granules end abruptly in the cell body at the base of the axis-cylinder process, Figs. 3 and 4; while in others they may extend for a short distance into the base of the process, Fig. 2.

The size of these chromophilous granules is so small, that their measurement has proved impracticable; but on comparing them with the fibrils of the axis-cylinder process, the diameter of the granules was found to be much larger than that of the fibrils. This difference in their diameter, in addition to the circumstance that the chromophilous granules are stained by the methylen blue, the fibrils of the axis-cylinder process and neuroglia by the eosin, reduces to a minimum any possibility of confusing these structures. This topic will be dealt with more fully in connection with a critique of ROHDE'S papers.

In respect to the individual form of these granules, the majority may be said to be spindle-shaped, or in the form of little rods, while others, which may be cross sections of these, have the appearance of little round dots. The manner in which these chromophilous granules are arranged in the cell body is, according to the observations of the writer, closely related to the course of the fibrils in that region, and will therefore be considered in detail in connection with that topic.

It may be stated here, however, that the chromophilous granules are arranged chiefly in rows, but that at certain points in the cell body, they appear to be collected into spindle-shaped groups which have their long axes usually parallel to the periphery of the cell.

In addition to the methylen blue-eosin preparations, these chromophilous granules are also well brought out by a combination stain composed of safranin and light green. This method is a slight modification of one proposed by BENDA and has been described on a preceding page.

Fig. 5 represents a section through a nest of ganglion cells in an infra-oesophageal ganglion of *Helix pomatia*<sup>1)</sup>. It was drawn

---

1) So far as observed by the writer, no fundamental difference in structure exists between the ganglion cells of *Helix* and *Arion* which



under a low power, and shows, as in Fig. 1, a marked difference in the manner in which its constituent parts are stained. It is seen that the cell body appears to be stained chiefly by the safranin, while the axis-cylinder process and neuroglia tissue are stained by the light green; that the chromatin granules in the nucleus are, in this particular instance, stained by the safranin which is a nuclear stain; and that the nucleoli and neuroglia-nuclei, which often resemble each other in form and size, are also stained deeply by the safranin.

The two larger cells shown in Fig. 5 are particularly worthy of notice, as they represent two modifications of the manner in which the chromophilous granules may be distributed in the cell body. In the large cell, at the right side of the figure, which is a longitudinal section to one side of the axis-cylinder process, the ectoplasmatic layer is seen to be free from chromophilous granules, and to be stained exclusively by the green both at the axis-cylinder pole of the cell, and on the side of the cell directed towards the upper margin of the plate. The other cell in which the axis-cylinder process is shown, is of about the same type as that represented by Fig. 2.

This safranin-light green combination has proved particularly valuable in corroborating the results obtained by the methylen blue-eosin method, on account of the analogous manner in which the cell contents are differentiated from each other.

Fig. 6, which is a camera drawing of a highly magnified ganglion cell of *Helix* (sub., safranin-light green), shows that the red appearance presented by the cell body in Fig. 5, is due to the presence therein, of a large number of small granules which are deeply stained by the safranin. It is also to be observed that the substance of the cell body between the granules is stained by the light green.

Fig. 7 also represents a highly magnified ganglion cell of *Helix* (FLEMMING'S sol., saf.-light green), and shows a similar differentiation of the cellular contents into a granular substance in the cell body which stains red, and an intergranular substance which stains green.

Before passing to a further study of these granules, as seen in

---

accounts for the promiscuous manner in which they have been used for illustrating the same points.

sections prepared by other methods, the results obtained by progressively staining freshly isolated cells in methylen blue solutions, will first be considered. The manner in which these solutions were prepared has been described on a preceding page.

One interesting result obtained by the use of this method, is that ganglion cells (*Limax*), which have remained for some time in a weak solution, or for a shorter time in a strong solution of methylen blue, show a marked difference in the manner in which their cell bodies and axis-cylinder processes are stained. The cell bodies stain a deep blue, while the axis-cylinder processes are only partially affected by the stain, and thus appear light in color.

These results seem to accord with those of DOGIEL (7), who studied the structure of the nerve cells in the retina of the owl, as progressively brought out by methylen blue solutions. I call the reader's attention to his figures on tab. 20, especially 1 D, 2 E and 3, in which the same difference is most pronounced. These figures represent different "Periods" of a progressive staining process, each "Period" being characterized by the appearance in the cell of certain structures which become stained by the methylen blue.

The "First Period" is called the "Granular Period", as in it, only the chromophilous granules (Körnchen and Körner) make their appearance in the cell body. In the "Second Period", in addition to the so-called "clumps of granules" (Schollen), which are collections of smaller granules, the fibrils make their appearance in the cell body and its processes. The "Third Period" is characterized by the staining of the ground substance, which finally becomes as deeply stained as the chromophilous granules, and thus prevents any details of structure from being seen in the cell body. The contrast, however, between the color of the cell body and the axis-cylinder process remains unchanged (see DOGIEL's fig. 3 mentioned above).

Such, in general, are the main results obtained for the retinal cells of the owl, in which DOGIEL conclusively shows, that the dark coloration of the cell body is chiefly due to the presence therein, of chromophilous granules ("chromophile Substanz") which possess a great affinity for methylen blue; while those parts of the cell which are lacking in granules, remain practically unstained or are only slightly stained.

The question now arises, whether the cause which produces this difference in the staining capacity of these two regions of the ganglion

cells of *Limax*, may not be fundamentally the same as that which is known to produce a similar difference in the retinal cells of Vertebrates?

The following results, which have been obtained by me, have led me to the conclusion, that the cause which produces this difference is fundamentally the same in both cases; — namely, that the intense staining capacity of the cell body, and lack of the same for the axis-cylinder process in *Limax*, are due respectively to the presence and absence therein of chromophilous granules. Further, that these granules correspond in their form, size and mode of distribution in the cell, with those already described in connection with sections on the preceding pages (methylene blue-eosin preparations).

My own investigations, on the progressive staining of ganglion cells, were made upon those of *Limax*, which was the only form obtainable at the time.

Fig. 8 represents a ganglion cell of *Limax*, the outline of which was drawn with the aid of a camera. The details, however, were drawn in by free-hand, but represent with some degree of accuracy the conditions met with.

The figure represents a stage in which there is a marked difference in the manner in which the cell body and axis-cylinder process are stained. The axis-cylinder process is lightly stained, and parallel striations can be plainly seen running in the direction of its long axis.

The body of the cell, however, is darkly stained, and by careful focussing, is seen to contain a large number of small granules which are stained a deep blue. It is also to be observed that the cell body, between the granules, stains much lighter than the latter.

These granules appear to be arranged in rows which run more or less concentrically in the cell, and usually in undulating lines. They appear to overlap each other in places, and thus produce an extremely complicated picture which was impossible to reproduce with a camera-lucida.

On account of the joint appearance of both fibrils (striations in axis-cylinder), and granules in the cell, Fig. 8 might be said to combine both DOGIEL'S "First" and "Second Periods". A stage beyond this, however, is one that directly corresponds to his "Third Period", in which the contrast between the coloration of the axis-cylinder

process and cell body is more pronounced than ever, the cell body at this "Period" being stained so deeply, that no details of its granular structure can be definitely made out, while the axis-cylinder process remains only slightly stained, and still contains faint parallel striations (fibrils).

Thus far, in the preceding pages, we have seen that there are present in the bodies of the ganglion cells of *Helix* and *Arion*, certain structures of a granular character, which, of all the structures within (nucleoli excepted), or of those surrounding the cell, alone possess a great affinity for methylen blue, when the latter was used in combination with eosin; while the fibrils, ground-substance and neuroglia tissue are chiefly affected by the eosin. In addition to this, we have also seen that these granules retained the safranin, when sections of cells stained in this dye were washed out with acid solutions of light green; and that the fibrils, ground substance and neuroglia were chiefly affected, in this case, by the light green<sup>1</sup>).

Finally, we have found that freshly isolated cells progressively stained in methylen blue, show the presence in the cell body of certain granular structures which possess a marked affinity for methylen blue.

We now turn our attention to a further study of these chromophilous granules, as seen in sections which have been prepared in a manner somewhat different from the preceding. We will begin with description of cells which have been fixed in FLEMMING's solution and stained by HEIDENHAIN's progressive iron-alum-haematoxylin method.

Cells treated in this manner, present a marked difference as to the mode in which their axis-cylinder processes and cell bodies are stained. The cell bodies retain the stain much longer, or with greater tenacity than the axis-cylinder processes, with the result that the cell bodies always appear much more darkly stained than their processes.

In illustration of this fact, I call the reader's attention to Fig. 10, which represents a small ganglion cell lying contiguous to an axis-

---

1) The distinctive manner in which these chromophilous granules are stained by methylen blue and safranin, makes it extremely difficult to classify them, in accordance with ROHDE's conception of nerve-cell structure, with any of the fibrils within the cell, or with the neuroglia tissue surrounding it, which as we have seen are chiefly stained by the eosin and light green. A further discussion of this question will be given on a subsequent page, in connection with a comparison of the writer's results with those of previous investigators.

cylinder process, in which the difference in the staining capacity of these two regions is clearly shown.

The reason for this difference in the staining capacity of these two regions, is seen to be due to the exclusive presence in the cell body of certain particles having a granular appearance which possess a marked affinity for the dye<sup>1</sup>).

These FLEMMING-iron-haematoxylin preparations are particularly interesting for the reason that they show with great clearness, not only the small chromophilous granules, which have formed the chief topic of inquiry in the preceding pages, but also certain spindle-shaped structures in the cell body, which in all probability are collections of small chromophilous granules<sup>2</sup>) (see Figs. 10, 11, 12 and 13).

An examination of the last mentioned figures (FLEMMING-iron-haematoxylin), shows that the small chromophilous granules stain more deeply than any structures in the axis-cylinder process, that they are found exclusively in the cell body, are smaller than the deeply stained spindles, and considerably larger than what would be the diameter of a transverse section of an axis-cylinder fibril. These facts, together with the circumstance that they agree in size, form and mode of distribution with the chromophilous granules already described in connection with cells fixed in sublimate and stained by double stains (methylene blue-eosin, etc.), seem sufficient evidence to prove that they are in no sense artefacts, but rather constant and definite structures in these nerve cells.

For further proof of the genuine character of these small chromo-

---

1) Although the interpretation of the cause which produces it may differ from that ascribed by me, many authors have also figured, for the nerve cells of Invertebrates, a similar differentiation of the cell contents into a deeply stained cell body, and a lightly stained process.

See RAWITZ (31, tab. 24 and 25), NÅNSEN (25, tab. 4, figs. 37 and 38), ROHDE (37, tab. 24, fig. 1), BINET (1, tab. 12, figs. 3 and 10), and also PFLÜCKE'S (30) figures. I regard the cause which produces this difference in all of the cells, to be due to the presence in the cell body of chromophilous granules.

2) In the preliminary paper, which I recently published on this subject, and which contained the chief features embodied in the present paper, it was suggested as a possibility that the "spindles" might be nothing more or less than collections of smaller granules. After a more extended investigation of this subject, I have come to the conclusion that this is undoubtedly the case.

philous granules, the reader is referred to Fig. 14, which represents a nerve cell of *Helix* fixed in sublimate and stained with iron-alum-haematoxylin.

In this cell the same difference is observed, in the manner in which the cell body and axis-cylinder process are stained. It is clearly seen that this difference is due to the presence in the former, of small, granular bodies which are deeply stained by the dye.

This figure thus corroborates the fact that the granular structures, which in sublimate-methylen blue-eosin preparations were stained blue, here, likewise, stain in a distinctive manner which differs from that of any other structures in the cell body or axis-cylinder processes (spindles excepted).

The above results, concerning the presence of chromophilous granules in the nerve cells of Gastropods, point toward the acceptance of the view that this chromophilous substance is homologous with that found in the nerve cells of Vertebrates<sup>1</sup>).

#### The Spindles. (See Figs. 10, 11, 12, 13 and 14.)

The progressive iron-haematoxylin method of staining cells, which have been fixed in FLEMMING'S solution, is the only method by means of which I have been able to bring out these spindles with great distinctness.

In such sections they are clearly defined. By progressively differentiating these sections, it is found that the spindles retain the stain much longer than the more isolated granules. By continuing the differentiation process, however, they give up their stain, and then appear as localized collections of small chromophilous granules.

These spindles are confined exclusively to the cell body, in which they appear to be diffusely distributed. In some cells, however, they appear to be more abundant in the endo- than in the ecto-plasmatic layers of the cell. The direction of their long axes is usually (longitudinal sections) parallel to the periphery of the cell, although in regard to this point, no definite generalization can be made.

In size, the spindles are, on the average, much smaller than the chromatin granules of the nucleus, and larger than any individual chromophilous granules in the cell body.

---

1) In addition to Gastropods, this generalization applies equally well to the nerve cells of all Vermes and Crustacea thus far examined by me.

In sections of cells which have been fixed by FLEMMING's solution, but stained by any other method than the progressive iron-haematoxylin (as by DELAFIELD's haematoxylin, iron-alum and DELAFIELD's haematoxylin and safranin-light green), it is a question whether one can see any structures in these cells which he can definitely say correspond to these spindles.

In such sections the same differentiation in regard to the staining capacity of the axis-cylinder process and cell body is produced, as previously mentioned in connection with other sections. See Fig. 15, which is a ganglion cell of *Helix* fixed in FLEMMING's solution and stained in iron-alum-DELAFIELD's haematoxylin.

The general appearance, presented by the cell body of this cell, is that it contains a large number of small, darkly stained granules which are arranged chiefly in rows. In this respect, it agrees with the general arrangement of these granules, as seen in sublimate-methylen blue-eosin, etc., preparations (compare with Fig. 4), in which a grouping of small chromophilous granules into spindle-shaped groups is not to be made out. There are certain points in the cell body, however, which one might regard as spindles, but the contrast between their manner of staining and that of the surrounding structures is so slight, that one cannot determine their character with sufficient definiteness to regard them as such.

In sublimate sections which have been stained by the progressive iron-haematoxylin method, the spindles are never so clearly defined as in the FLEMMING preparations which have been similarly stained (Fig. 14). In fact, unless the differentiation process is carried to an exact degree, the spindles cannot be definitely made out at all; and the appearance then presented by such cells is identical with those which have been stained in FLEMMING's solution, but stained otherwise than by iron-alum-haematoxylin (Fig. 15).

In sections fixed by sublimate and stained by the progressive iron-haematoxylin method, the spindles give up their stain much more readily when differentiated, than in the FLEMMING preparations.

Finally, sections of nerve cells fixed in sublimate, which have been stained in any other manner than by iron-alum-haematoxylin, show a similar absence of spindles in the cell body.

In view of what has already been said concerning the clear definition of the spindles in material which has been fixed in FLEMMING's

and sublimate solutions, it is evident that the spindles cannot be artefacts.

The following experiment further substantiates this view, by clearly showing that their appearance in sections is dependent upon not only a particular mode of staining, but also upon the extent to which the after-differentiation process is carried.

For example, in those cells fixed by FLEMMING's solution, which have remained in the iron-alum for about 3, and in the haematoxylin for about 12 to 18 hours, the spindles are with difficulty decolorized when differentiated in the iron-alum; and are even plainly seen in sections which have remained in the differentiation fluid for 1 hour. On the other hand, if the time of immersion is shortened to  $1\frac{1}{2}$  to 1 hour for the mordant, and to 1 or 3 hours for the haematoxylin, the spindles are easily decolorized when differentiated.

By allowing such sections to remain in the differentiating medium 30 minutes, no structures are visible in the cell body which one can definitely call spindles.

Fig. 16 represents the ganglion cell of *Helix* which was fixed by FLEMMING's solution and stained by the iron-alum-haematoxylin method. The section remained in the mordant  $1\frac{1}{2}$  hours and in the staining fluid 2 hours. It was then differentiated for 30 minutes in iron-alum. An examination of the body of this cell, shows that no spindle-structures are visible. Compare this figure with Fig. 15, which represents a ganglion cell of *Helix*, in which a similar absence of spindles is seen.

The fact that the spindles are clearly defined in certain preparations, which have been stained by the progressive iron-haematoxylin stain, seems to find its explanation in the circumstance that the osmic acid probably stains these structures to some extent, and, at the same time, renders them extremely susceptible to haematoxylin staining, when iron-alum is used as a mordant. All of the chromophilous granules in the cell body are deeply stained by this method, but by virtue of the fact that these spindles consist of compactly arranged groups of the small granules, the latter, when progressively differentiated, hold the stain more tenaciously than the more isolated granules and, therefore, show up by contrast in such preparations.

The spindles are not to be mistaken for pigment granules, which also stain deeply in these FLEMMING-iron-haematoxylin preparations. The pigment granules are most commonly found in the cell body, at the base of the axis-cylinder process, although they frequently extend



into the latter as well as into the main body of the cell (see Figs. 12, 13 and 16).

They are always easily distinguished from the spindles, by the manner in which they retain their stain. In addition to this, they are most frequently spherical in form and homogeneous in character.

In Fig. 16, which has already been described, the pigment granules are found to be still deeply stained, even after the spindles have been removed by the after-differentiation process. In view of the above mentioned observations, I regard the spindle-shaped collections of small chromophilous granules (spindles), as constant structures in these cells, and, in all probability, as homologous to the "Körner" of German writers.

So far, in the preceding pages, proof, concerning the existence of chromophilous granules in the cell body, has formed the chief topic of inquiry. From now on, we will consider the remaining structures in the cell (nucleus excepted) which include the fibrils and ground substance.

### The fibrillar Structures of the Cell.

The question as to the existence of fibrils in the nerve cells of Invertebrates, although in the past a disputed one, is at the present writing, at least so far as the more recent investigators are concerned (ROHDE, BINET and PFLÜCKE), practically settled — and on this subject I have little to add to our present knowledge, except concerning their mode of distribution in the cell.

I have, however, experienced much more difficulty in clearly bringing out these fibrils in the axis-cylinder processes of the nerve cells of *Helix* and *Arion*, than in those of any other Invertebrates thus far examined by me (as *Sycotypus*, *Cambarus*, *Astacus*, *Homarus*, *Limulus* and *Lumbricus*).

I account for this difficulty, chiefly on the ground that these fibrils, in *Helix* and *Arion*, possess a relatively much finer calibre than those of other forms examined, and for this reason are only seen to advantage in thin sections ( $3 \mu$ ).

In thicker sections ( $5$  or  $6 \mu$ ), the axis-cylinder processes of *Helix* and *Arion* frequently appear more or less homogeneous in structure. This is not the case with the axis-cylinder processes of other forms examined by me, as, for instance, in *Sycotypus*.

The fibrils in this form are plainly seen and can be traced for quite a distance into the cell body, even in thick sections ( $5 \mu$ ).

In addition to the fineness of these fibrils in *Helix* and *Arion*, another circumstance may account for their indistinct definition in relatively thick sections of the axis-cylinder process of the cells in these species. This is the circumstance that the fibrils lie exceedingly close to each other, on account of the small amount of ground-substance present in this region.

DOGIEL (7) suggests the same cause in explanation of a similar difficulty experienced by him, in observing fibrils in the axis-cylinder processes of certain Vertebrate nerve cells. He says on p. 412: "Der Grund, warum im Axencylinderfortsatz die fibrilläre Structur schwieriger zu bemerken ist als im Protoplasmafortsatz, ist dem Umstand zuzuschreiben, dass in ihm sehr wenig Grundsubstanz vorhanden ist, und deshalb die zu seinem Bestand gehörigen Fäden einander ausserordentlich nahe anliegen."

This general lack of ground-substance and close arrangement of the fibrils, seem to hold good for the axis-cylinder processes of all Invertebrate nerve cells examined in the course of this investigation. By substituting the term "Körper der Zellen" for "Protoplasmafortsätze", in the preceding quotation, the latter serves, in part, as explaining the condition found by me in the nerve cells of *Arion* and *Helix*. However, in addition to this lack of ground-substance and close arrangement of the fibrils in the processes, the smallness of the fibrils is unquestionably an important factor in preventing their clear definition in any but thin sections. Otherwise, it is difficult to account for the distinct manner in which they are brought out in the axis-cylinder processes of other Invertebrates.

We pass now to a more detailed account of these fibrillar structures.

### Fibrils of the Axis-Cylinder Process.

So far as my experience is concerned, these fibrils are most clearly shown in material which has been fixed in FLEMMING'S solution and stained by the iron-alum-haematoxylin method. In thin sections of material prepared in this manner (2 to  $3 \mu$ ), these fibrils, which are delicate threadlike structures and much finer than the coarse neuroglia fibrils surrounding the cell, are seen running in a direction parallel to the long axis of the cell process and frequently in wavy bundles (Figs. 11, 12 and 13).

In some cells the fibrils, on entering the cell body, run for some distance in the cell free from granules, and form a half-moon-shaped area (Polstelle, Eintrittsstelle, Ursprungshügel), similar to that described by NISSEL, v. LENHOSSÉK, REINKE, FLEMMING, HELD and others for the nerve cells of Vertebrates.

This half-moon-shaped area is most clearly shown in sublimate preparations which have been stained by the double stains (methylene blue-eosin, etc.). It is also clearly shown in all other preparations (see Figs. 3 and 4; also Fig. 15). Compare Figs. 3 and 4 with those of FLEMMING (10, tab. 19, figs. 5 and 12), and HELD (16, fig. 2, tab. 13).

Previous investigators have figured in their drawings of Invertebrates nerve cells, what corresponds to this non-granular half-moon-shaped area (BINET, PFLÜCKE), but have made no reference, so far as I am aware, to its exact correspondence with similar areas in the nerve cells of Vertebrates.

In thin sublimate sections, which have been stained by the iron-alum-haematoxylin method, the fibrils are also plainly seen in the axis-cylinder processes, and, so far as their general arrangement therein is concerned, I have nothing to add to ROHDE's recent investigation upon this subject, in which he figures them as exceedingly fine fibrils, running parallel to the long axis of the process (see 37, tab. 24, fig. 3b). Compare with my Fig. 14.

The appearance presented by the fibrils in the axis-cylinder processes of nerve cells (*Helix*, *Arion*), which have been stained by the double stains (methylene blue-eosin and safranin-light green), is not as clear as in those sections which have been stained by the iron-alum-haematoxylin.

Double-stained preparations, when properly differentiated, show faint parallel striations in the axis-cylinder processes. Such striations agree in all respects with what have already been described as fibrils in other preparations, and cannot possibly represent anything else (Figs. 2, 3, 4 and 6).

In properly differentiated sections, these striations stain a deeper red or deeper green, as the case may be, than the ground-substance of the process, and much lighter than the coarse neuroglia fibrils which envelop the process. The striations in the axis-cylinder process, however, stain very similarly, and agree, in the size of their calibre, with certain fine fibrils in the neuroglia.

These fine neuroglia fibrils <sup>1)</sup> have been noticed by ROHDE, whose interpretation concerning their character I cannot accept. In my estimation, they represent prolongations of the primitive axis-cylinder fibrils which extend into the neuroglia, and are connected with the transmission of nervous impulses. Of these two double stains, the safranin-light green combination is by far the best for bringing out the fibrils in the axis-cylinder process (Fig. 6).

### Fibrils of the Cell Body.

Thin sections of nerve cells (*Helix* and *Arion*), which have been fixed in FLEMMING'S or sublimate solutions, and stained by the progressive iron-alum-haematoxylin method, show, in addition to the granules, the presence of fine fibrils in the cell body.

In my preliminary paper, I refrained from expressing any definite views concerning the mode of distribution of these fibrils in the cell body, beyond the statement that, in all probability, it corresponds to that of the granular rows. After a more extended investigation on this subject, I am now convinced that this, in part, is really the case for reasons stated below.

These structures, which I have described as fibrils in the cell body, possess a diameter much smaller than that of the small chromophilous granules and, when differentiated, give up their stain more readily than the latter. Thus, in a properly differentiated section, they appear as delicate lines, which are more darkly stained than the ground-substance of the cell, and more lightly stained than the chromophilous granules (Figs. 11—16 incl.). In these respects they agree with the fibrils found in the axis-cylinder processes.

The appearance presented by these fine fibrils in the cell body is as follows:

1) Certain fibrils appear to have no connection with granules. These are found chiefly in the semilunar area at the axis-cylinder pole, and in the ectoplasmatic area of the cell body. This ectoplasmatic area is not always free of granules. In some cells, however, it is quite free of granules, and in this case the fibrils are plainly seen. Fibrils free of granules are also met with within the granular area of the cell body (endoplasmatic area).

2) When the small, chromophilous granules appear to be arranged into well defined rows, one can often see, in properly differentiated

---

1) These fine fibrils were found to stain slightly darker than those in the axis-cylinder process.

sections (FLEMMING or sub.-iron-alum-haematoxylin), fine connecting fibrils between the granules of a row. These fine fibrils, which appear as fine lines, stain darker than the ground-substance and lighter than the chromophilous granules, and agree in every respect with the fibrils of the axis-cylinder process (Figs. 11, 12 and 13).

PFLÜCKE (30) has described a somewhat similar arrangement of fibrils and granules, as that last mentioned, for the nerve cells of *Astacus*. That is, he finds a row-like arrangement of granules in these cells with connecting fibrils between the granules. He also observed a row-like arrangement of granules in the nerve cells of *Helix*, but was unable to find any connecting fibrils between them. He found, however, that in each case these granules stained more deeply than the ground-substance.

PFLÜCKE's inability to find these connecting fibrils in *Helix* is unquestionably due to the circumstance that the staining method used by him was not the most desirable for bringing out fine fibrillar structures (NISSL's).

In substantiation of this, I refer the reader to my own experience, as related in the preceding pages, in connection with the staining of axis-cylinder fibrils by the methylen blue-eosin stain. Here it was seen that the fibrils were stained exclusively by the eosin.

When methylen blue is used alone, without eosin, the fibrils are stained very faintly. This circumstance, together with the fact that the fibrils are extremely fine in *Helix*, probably accounts for PFLÜCKE's inability to identify these structures in the nerve cells of that species.

PFLÜCKE regards the granules in the nerve cells of *Astacus*, not as isolated and independent structures, but rather as varicose thickenings of fibrils. If this statement is correct for the granules in the nerve cells of *Astacus*, it must likewise be correct for those of *Helix* and *Arion*.

I am, however, unable to accept this view for either of these cells, but regard the granules as isolated and independent structures, which assume a row-like appearance by virtue of the fact, that lying in a semi-fluid ground-substance, the granules will necessarily, when currents are set up in the former, arrange themselves along or between fibrils<sup>1</sup>).

---

1) I have carefully examined the structure of the nerve cells of *Astacus*, and can say that the structure of these cells is fundamentally the same as those of *Helix* and *Arion*. There is a slight difference, however, as certain of the nerve cells of *Astacus* possess a "cylindre-axe intracellulaire" (BINET), and their granules are larger, and their

In substantiation of the view that the granules in the cell body are isolated structures, and not varicose thickenings of fibrils, the following evidence is presented:

1) The granules stain so differently from that of the fibrils, that it seems quite improbable that they can be an organic part of the fibrils.

2) As already stated, fibrils are met with in the cell body which have no connection with granules.

3) It is generally conceded that the chromophilous substance in the nerve cells of Vertebrates, with which that of the nerve cells of Invertebrates is unquestionably homologous, is a substance organically independent of the fibrils, and not, in PFLÜCKE's sense, varicose thickenings of the same.

4) When nerve cells are stimulated by electricity, it has been shown that granules may migrate from one region of the cell to another. An explanation of this phenomenon is easy, if we regard the granules as isolated structures lying in a semi-fluid ground-substance, and capable of moving in the same when currents are set up in the latter. I refer to the investigations of HODGE, VAS, MANN.

The appearance presented by fibrillar structures in nerve cells, which have been stained by the methylen blue-eosin and safranin-light green combinations, is by no means distinct. This is undoubtedly due to the fact that in each case the fibrils are stained by the same dye (eosin or light green) as the ground-substance, a circumstance which naturally prevents a clear definition being made between the two.

I have observed, however, in these sections, between the granules of the granular rows, the presence of delicate lines which stain slightly darker than the ground-substance, and which in position and size, so closely resemble the fibrils brought out by other methods, that I am inclined to regard them as such.

On account of the difficulty experienced in differentiating the fibrils from the ground-substance, neither of these two methods has proved of any great value in determining the course of individual fibrils in the cell body. These methods have proved of special value, however, in determining the topographical arrangement of fibrillar and granular areas in the cell.

---

fibrils coarser than those of *Helix* and *Arion*. I reserve my figures and a detailed account of the nerve cells of *Astacus* for a future paper.

In Figs. 3 and 7, it is to be observed that certain granular rows frequently stain as continuous red and blue lines, in which it is impossible to distinguish the individual granules.

In iron-haematoxylin preparations, in which the differentiation process has not been carried on to any great extent, the same lines are also to be found. In each instance these lines appear to possess the same structure throughout their length.

In iron-haematoxylin preparations, they might easily be mistaken for coarse fibrils, were it not for the circumstance that in other preparations (methylene blue-eosin, etc), they stain in a manner similar to that of the chromophilous granules, which, as already shown, is different from that of the fibrils.

So far as my observations go, these so-called granular lines represent instances in which the stain has not been removed from the spaces between the granules arranged in rows. This topic will be considered again in connection with a critique of ROHDE's results.

We now pass to a more detailed account of the topographical arrangement of the granular rows and fibrils in the cell body.

Many investigators have described a concentric arrangement of fibrils about the nucleus, and especially for the nerve cells of Gastropods. Among these investigators, the name of H. SCHULTZE is most prominent.

In cells freshly isolated in indifferent fluids, he found the fibrils arranged concentrically about the nucleus, and traced the former back into the axis-cylinder process. In these cells, he also found an absence of granules, but in fixed preparations, granules were most abundant between the fibrils, and he concluded that the latter were artefacts due to the coagulation of a fluid ground-substance in the cell.

In addition to SCHULTZE, VIGNAL (43) has described a concentric arrangement of fibrils about the nucleus in the ganglion cells of Gastropods. ROHDE's figures of Gastropods nerve cells also show a somewhat similar arrangement of fine fibrils in the cell body.

My own investigations on the nerve cells of Gastropods (*Helix*, *Arion* and *Limax*), have led me to the conclusion that a concentric arrangement of fibrils and granular rows is characteristic of many of these cells.

I say 'many of these cells', because serial sections taken through corresponding planes, do not always show that similarity in the arrangement of their fibrils and granular rows, which one might expect to find if an ideal concentric arrangement, as figured by SCHULTZE, were at all times characteristic of all these cells.

This apparent discrepancy may be explained on the grounds that it is practically impossible to cut two series of sections in exactly the same plane. Such being the case, it is quite evident that fine structures, like fibrils, may present a very different appearance, so far as their apparent arrangement is concerned in different series of sections.

On the other hand, this discrepancy may be due to the circumstance, that the fibrils and granules are constantly changing their relative positions in the cell body, in correlation with changes in the functional activity of the cell.

A similar discrepancy, in the arrangement of fibrils in the cell body, has also been mentioned by HALLER (13)<sup>1</sup> for the nerve cells of Invertebrates, in explanation of which he ascribes this last cause.

Fig. 11, which is a section of a nerve cell from an infra-oesophageal ganglion of *Helix* (FLEMMING-iron-alum-haem.), clearly shows a marked concentric arrangement of fine fibrils and granular rows, at the axis-cylinder pole of the cell and in the cell body at either side of the nucleus.

The fibrils and granular rows are seen to run chiefly in wavy lines, the length of which is exceedingly variable. In many instances, the fibrils and granular rows appear to overlap and run into each other, but no indication of a network arrangement is visible<sup>2</sup>). The ectoplasmatic area, on the left side of the figure, is seen to contain fibrils free of granules, and at various points in the granular area, free fibrils may also be seen. In addition to the concentrically arranged fibrils and granular rows, one frequently meets with these structures running at angles to the concentric plane. Such an arrangement, however, is not plainly seen in the above mentioned figure.

One other feature to be noticed in connection with the above figure, is the circumstance that the fibrils of the cell body seem to be continuous with those in the axis-cylinder process.

In Figs. 12 and 13, which are ganglion cells of *Helix* prepared in the same manner as the section represented by Fig. 11, a concentric arrangement of fibrils and granular rows is likewise seen. These fibrils and granular rows, however, appear to be more winding

1) See under "Literature".

2) It may be mentioned here, that I have never found the slightest indications of a network arrangement of fibrils in any of these Gastropod nerve cells.



in character than those seen in Fig. 11, and many of them do not maintain a concentric course about the nucleus.

In addition to the above mentioned types, I have met with cells in which the fibrils and granular rows, instead of being winding in character, run concentrically about the nucleus parallel to each other. This condition was met with chiefly in the smaller cells, and was particularly prominent in that region of the cell body contiguous to the nuclear membrane (Fig. 17, Ganglion cell of *Helix*, FLEMMING-iron-alum-haem.).

A marked parallel arrangement of fibrils and granular rows was also found in certain small bi-nuclear ganglion cells, which will be spoken of more in detail further on (Figs. 18 and, 19 Ganglion cells of *Helix*, Sub.-iron-alum-haem.).

Finally, sections were met with in which a marked concentric arrangement was not to be seen, but in which the fibrils and granular rows appeared to be arranged in the cell body without any definite system.

Fig. 20, which is a ganglion cell from the infra-oesophageal ganglion of *Helix* (Sub. and DELAFIELD'S haem.), represents this type of cell. The section from which this drawing was made was  $2 \mu$  in thickness. The individual fibrils in the axis-cylinder process were not clearly brought out in this preparation, but the boundary line between the process and cell body was most distinct. An examination of this figure shows that the fibrils in the cell body are exceedingly winding in character, and that their arrangement therein is purely arbitrary. Such sections as this, in which there is no indication of a concentric arrangement, are not commonly met with.

An examination, of the above mentioned figures, shows that, in certain of these Gastropod nerve cells, an arrangement of fibrils is present, which is strikingly similar to that described by FLEMMING (10, 11), for the spinal ganglion cells of Mammals and the central nerve cells of Vertebrates.

FLEMMING'S winding fibrils, however, differ as a rule from mine, in that they are more winding in character, and that they are never concentrically arranged about the nucleus.

In his figs. 5 and 12 of spinal ganglion cells (see 10), the arrangement of fibrils in the axis-cylinder process and in the "Polstelle", is the same as that represented by me for Gastropod nerve cells. In his central nerve cells (see 11, figs. 1 and 2), the fibrils are represented as running a parallel course in the cell body at the

axis-cylinder pole of the cell. Compare FLEMMING's fig. 1 and 2 with my Fig. 11, in which a similar disposition of the fibrils is met with at the axis-cylinder pole of the cell.

In that type of cell, which is represented by my Fig. 20, the arrangement of fibrils approaches nearest to that represented by FLEMMING, as characteristic of the spinal ganglion and central nerve cells. In this cell, however, the fibrils are not as winding as those figured by FLEMMING.

DOGIEL (8, fig. 6) has recently figured a double concentric system of fibrils as characteristic of the spinal ganglion cells of Mammals. He finds that the larger cells contain a large number of small chromophilous granules (Körnchen) which are arranged in rows between the fibrils in the cell body. An examination of his fig. 6 shows that this arrangement of granules is essentially the same as that figured by me for the nerve cells of Gastropods.

Since the appearance of DOGIEL's paper, I have considered it quite probable that two concentric systems of fibrils may be present in the nerve cells of Gastropods, but I have been unable thus far to definitely substantiate this view, either by a study of sections (longitudinal and transverse), or by the methylen blue method made use of by DOGIEL or that used by myself.

The only evidence thus far obtained by me in favor of this view is the circumstance that in many sections of cells, one finds fibrils and granular rows which run almost at right angles to each other. Theoretically, it would seem possible to determine this question by a study of sections out in two planes. This, however, as far as my experience is concerned, has not proved practicable and, at the present writing, I feel compelled to leave this question in abeyance.

I will say in concluding this part, that the ground type arrangement of the fibrils, in the nerve cells of Gastropods, appears in the majority of cases to be a concentric one. That the presence of fibrils in the same section, which do not conform to this arrangement, may possibly be explained on the ground, that they belong to a second concentric system; or, if only one concentric system be present, they may represent fibrils which have been bent out of their concentric course in correlation with functional changes in the cell, or in connection with the action of fixing and hardening reagents.

### Ground-Substance.

Little remains to be said concerning the ground-substance of the cell. In structure, it appears to be homogeneous, and in all the sections mentioned above, stains lighter than the other elements in the cell. In the methylen blue-eosin preparations, it has already been shown that the ground-substance is stained red by the eosin, while in the safranin-light green preparations, it is stained by the light green.

### A further Comparison of the Writer's Results with those of others.

I wish here to speak particularly of ROHDE's results, an outline of which has already been given under "Literature". The following statements refer to the nerve cells of Gastropods. ROHDE's claim that a fine fibrillar structure is characteristic of the axis-cylinder processes of these cells, accords with my own investigations. It is also not to be denied, that in general appearance and mode of staining, these fibrils resemble certain fine fibrillar elements in the neuroglia which envelops the cell; with the exception that the latter may stain somewhat more deeply than the former. I regard these fine fibrils, which are found among the course neuroglia fibrils, as extensions of the primitive fibrils from the axis-cylinder process.

ROHDE's claim that a set of coarse fibrils are present in the body of the cell, which are extensions of, and are similar in all respects to the coarse neuroglia fibrils, I cannot substantiate.

I find, as stated above, that the cell body usually contains in addition to the ground-substance, only fine fibrils similar to those in the axis-cylinder process, and a chromophilous substance in the form of small granules which are arranged in rows upon or between fibrils, and in groups (spindles).

ROHDE has entirely overlooked the existence of a chromophilous substance in these cells, and in my preliminary paper I stated that, in all probability, his fine fibrils corresponded to my rows of small chromophilous granules and his coarse fibrils to my spindles. After a more careful study of my preparations, I have been obliged to modify this view, and now feel convinced that his fine fibrils of the cell body correspond to similar ones observed therein by me, and his

coarse fibrils to the small chromophilous granules which lie upon or between the fine fibrils.

I am led to this conclusion by reason of the fact that the spindles are not clearly defined in sublimate preparations, and as all of ROHDE'S figures of ganglion cells (tab. 24) were drawn from sublimate preparations, he has not, in all probability, seen these spindles.

To prove the non-existence in the cell body of coarse neuroglia fibrils which are similar to those enveloping the cell, the following evidence is presented:

1) The coarse neuroglia fibrils which envelop the cells are invariably stained by the eosin and light green respectively, when the methylen blue-eosin and safranin-light green combinations are used. These coarse, neuroglia fibrils always stain much more deeply than those structures in the cell which are stained by the same dyes (fine fibrils and ground-substance).

2) No structures are found in the cell bodies or axis-cylinder processes of these cells when stained by these combination stains which resemble in their mode of staining these coarse neuroglia fibrils.

3) The structures already spoken of that do resemble coarse neuroglia fibrils in sublimate and FLEMMING-iron-haematoxylin preparation (rows of granules, granular lines) are invariably stained, when the combination stains are used, by the methylen blue or safranin, as the case may be, and never by the eosin or light green which stains the neuroglia fibrils.

4) Finally, if coarse neuroglia fibrils really extend into the cell body, one ought to certainly find indications of such a connection on the circumference of freshly isolated cells, and on that of cells stained by any of the methylen blue or silver nitrate methods.

Such, however, is not the case, for as FLEMMING (9, p. 280) states, "bei solchen Präparaten erscheint der Umfang der Nervenzellen vollkommen scharf und glatt abgesetzt". This statement of FLEMMING appears in his critique of ROHDE'S theory, which he regards as erroneous, and although applied to the nerve cells of Vertebrates, applies equally well to those of Invertebrates.

In addition to proving the non-existence of coarse neuroglia fibrils within the cell body, the above evidence is clearly against the acceptance of the view set forth by ROHDE and others, concerning the function of the fibrillar structures within the cell (Stützgerüst).

## On the Presence of Centrosomes and Spheres in the Ganglion Cells of *Helix pomatia*.

The writers, who have thus far contributed to our knowledge of these structures in nerve cells, are for the nerve cells of Vertebrates, v. LENHOSSÉK (18), BUEHLER (3), DEHLER (5) and SCHAFFER (39); for the nerve cells of Invertebrates, Miss LEWIS (19) and myself (22).

In addition to the above, ROHDE (38) has recently published a remarkable paper upon the mode of increase and growth of the ganglion cells of Gastropods, but makes no reference to the presence of centrosomes and spheres.

So far as known to the writer, v. LENHOSSÉK's paper (18), which appeared in November 1895, described for the first time the existence of centrosomes and spheres in certain of the moderate-sized spinal ganglion cells of the frog. This interesting discovery led the writer to search for similar structures in the ganglion cells of Invertebrates, in which they had likewise never been found. The result of this investigation was that, of all the ganglion cells examined (*Astacus*, *Cambarus*, *Homarus*, *Lumbricus*, *Limulus*, *Helix*, *Arion* and *Limax*), only those of *Helix*, with the possible exception of *Limulus*, showed the presence of structures which might seriously be taken for centrosomes and spheres.

The appearance presented by these structures in the ganglion cells of *Limulus* were so vague as compared to those in *Helix*, that, at the present writing, I feel compelled to disregard their existence.

A brief outline of these results was embodied in a paper which appeared in May 1896. Soon after the appearance of this paper, one appeared, written by Miss LEWIS, entitled "Centrosome and sphere in certain of the nerve cells of an Invertebrate". In this paper she describes the existence of these structures in certain of the nerve cells of a new species of worm belonging to the Annelid family *Maldaniae*.

In view of the results obtained by MORGAN (23) on the production of artificial astrospheres in ova, and of the similar results obtained by my Assistant, ULRIC DAHLGREN (4), in the spinal ganglion cells of a dog, one cannot be too conservative in estimating the value of these structures thus far found in nerve cells. I feel quite sure, however, that the majority of the structures thus far described in nerve cells as centrosomes and spheres are genuine. But, since I have seen DAHLGREN's preparations, I am thoroughly convinced that the possibilities of producing artefacts of this character are so great,

that the above warning should apply with equal force to all of us who are interesting in furthering this line of research.

My own investigations on this subject may be briefly described as follows: In connection with the following description, Figs. 21 and 22 should be consulted. In certain unipolar ganglion cells of *Helix* which have a transverse diameter ranging between 17 and 22 mm, the nucleus was found in longitudinal sections to have an eccentric position. In addition to this, in such cells the side of the nucleus directed towards the axis-cylinder pole of the cell was often flattened, or more frequently invaginated, so that the nucleus presented a kidney-shaped appearance. The flattened or invaginated side of the nucleus was never found to be directed exactly opposite to the base of the axis-cylinder process, but always to a point on one side of it.

In the body of the cell, directly opposite the invagination, a disk-shaped structure was found. The position of this disk was found to be variable; in some cases it was found to be close to the nucleus, while in others it was somewhat removed from the same (see figures).

The contents of these disks were finely granular, but, so far as I could make out, the latter were not radially arranged. The outline of the disks were clearly defined, and immediately surrounding the latter, clear spaces could be seen under proper focussing (Fig. 21). Within these disks and at about their centre, two or three small granular bodies were present which stained much deeper than the surrounding granules and which I have taken for centrosomes (Mikrocentrum).

In the cytoplasm of the cell immediately surrounding the disks, the small chromophilous granules were arranged much closer to each other than those more remote, but, so far as could be seen, this arrangement was not a radial one. In consequence of this close arrangement of granules, this region of the cell body stained much darker than the disk.

Such are the general appearances presented by these structures as observed by me, and it cannot be denied that they bear a close resemblance to what are commonly recognized in other cells as centrosomes and spheres.

The material in which these structures were best seen to advantage was fixed in FLEMMING's solution and stained in iron-haematoxylin. They were also found in sublimate preparations when stained

by the same method — a circumstance which serves to decrease the possibility of their being artefacts.

My results agree with those of v. LENHOSSÉK as well as those of Miss LEWIS in that these structures are confined to cells of a certain size and not to all.

The marked radial arrangement of granules, observed by Miss LEWIS, was not to be made out in my preparations, and in this respect my figures agree with v. LENHOSSÉK's.

The granules surrounding the disks, appeared, in my preparations, to have a diffuse arrangement, and in this respect favor the theory already enlarged on by me, that the chromophilous granules in the cell body are isolated bodies, and not varicose thickenings of fibrils.

One feature in connection with Fig. 21, which serves to show the genuine character of the disk, is the arrangement of the spherical pigment granules around one of its sides. These pigment granules lie in the granular area just outside the clear space which surrounds the disk. Why they would assume this regular arrangement around the disk, unless the latter possesses some controlling force over the outlying granules, is difficult to answer. Also the presence of a clear space surrounding the disk, and the well defined outline of the disk itself are factors which greatly favor the view that these structures are morphologically equivalent to the centrosomes and spheres commonly found in other cells.

The work necessary for preparing this paper has prevented my giving sufficient time to present here an analysis of ROHDE's results, as embodied in his paper "Ganglienzellkern und Neuroglia" (38). I intend, however, in the near future, to give a detailed critique of the same in connection with the structure of the nucleus of the ganglion cells of *Helix*.

At present, it is sufficient to say that I have also frequently found bi-nuclear cells in the ganglia of *Helix* (Figs. 18 and 19) and also, before ROHDE's paper appeared, had noticed in the peripheral region of these ganglia (infra- and supra-oesophageal ganglia of *Helix*), appearances not unlike those represented by his fig. 4 a, tab. 9. I regarded these, however, as not in any way connected with ganglion cells, but rather with an increase of the neuroglia tissue and nuclei. At the same time, I was much impressed with the close resemblance that existed between the nuclei of the smallest ganglion cells, and those of the neuroglia, and think it quite possible to confound the two,

### Summary of Results.

1. The nerve cells of Gastropods (*Helix*, *Arion* and *Limax*) contain a large number of small bodies which appear granular in character and which are arranged chiefly in rows.
2. The granules are found exclusively in the cell body, and possess an affinity for certain dyes, which differs essentially from that of all other structures (nuclei excepted), within or without the cell (as cell fibrils, ground-substance and neuroglia fibrils).
3. The granules are stained exclusively by the methylen blue, when the latter is used in combination with eosin; and by safranin or fuchsin, when the latter are used in combination with light green.
4. The granules are also clearly brought out in freshly isolated nerve cells (*Limax*) which have been progressively stained in a methylen blue solution.
5. In sublimate and FLEMMING preparations stained by the progressive iron-haematoxylin method, the small granules retain their stain more tenaciously when differentiated, than other structures in the cell (as fibrils and ground-substance). The result of this is that the particular region of the cell in which granules are present (cell body) appears by contrast much deeper stained than that in which the granules are absent (axis-cylinder process and "Polstelle" in cell body at base of process).
6. In these sections, one also finds, in the cell body, localized spindle-shaped collections of small granules (spindles), which closely resemble the "Körner" found in the nerve cells of certain Vertebrates.
7. In view of the specific affinity shown by these granular bodies for certain dyes, the writer regards them as essentially homologous with the chromophilous substance found in the nerve cells of Vertebrates.
8. Fibrils were found in the axis-cylinder processes and cell bodies of these nerve cells. In methylen blue-eosin and safranin-, fuchsin-light green preparations, the cell fibrils and those of the neuroglia were stained by the same dyes as the ground-substance (by the eosin and light green respectively). In each case, however, the cell fibrils may be distinguished from the ground-substance by virtue of the fact, that the fibrils stain more deeply than the latter.



9. The presence of coarse neuroglia fibrils in the cell body, in ROHDE's sense, was not to be made out in these or in any other preparations.
  10. In FLEMMING-, and sublimate-progressive-iron-haematoxylin preparations, the fibrils of the axis-cylinder process and cell body were most clearly seen.
  11. Considerable variation was met with in the manner in which the fibrils were arranged in the cell body. In the majority of cells, a concentric arrangement of fibrils and granular rows was marked. In other cells, however, the fibrils were quite winding in character, and in this respect closely resembled those figured by FLEMMING for the spinal ganglion cells of Mammals.
  12. The arrangement of the small chromophilous granules into rows was found to be due to the circumstance, that the granules were situated upon and between fibrils.
  13. Structures were met with in the nerve cells of *Helix*, which undoubtedly correspond to the centrosomes and spheres commonly found in other cells.
-

### List of Literature cited.

---

1. BINET, A., Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinal des insectes, in: *J. Anat. Physiol.*, Année 30, 1894.
2. BUCHHOLZ, R., Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süßwassermollusken, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1863.
3. BUEHLER, A., Protoplasmastructur in Vorderhirnzellen der Eidechse, in: *Verh. Med.-phys. Ges. Würzburg*, (N. F.) V. 29, 1895.
4. DAHLGREN, U., A centrosome artifact in the spinal ganglion of the Dog, in: *Anat. Anz.*, V. 13, 1897.
5. DEHLER, A., Der feinere Bau der sympathischen Ganglienzelle, in: *Arch. mikr. Anat.*, V. 46, 1895.
6. DOGIEL, A. S., Zur Frage über den feinern Bau des sympathischen Nervensystems bei den Säugethieren, *ibid.*, V. 46, 1895.
7. — Die Structur der Nervenzellen der Retina, *ibid.*, V. 46, 1895.
8. — Der Bau der Spinalganglien bei den Säugethieren, in: *Anat. Anz.*, V. 12, 1896.
9. FLEMMING, W., Morphologie der Zelle, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 5, 1895.
10. — Ueber den Bau der Spinalganglienzellen bei Säugethieren, in: *Arch. mikr. Anat.*, V. 46, 1895.
11. — Ueber die Structur centraler Nervenzellen bei Wirbelthieren, in: *Anat. Hefte*, 1896.
12. FREUD, Ueber den Bau der Nervenfasern und Nervenzellen beim Flusskrebs, in: *SB. Akad. Wiss. Wien*, V. 85, 1881.
13. HALLER, B., Beiträge zur Kenntniss der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer, in: *Arb. Zool. Inst. Wien*, V. 8, 1889.
14. — Beiträge zur Kenntniss der Nerven im Peritoneum von *Doris tuberculata*, *ibid.*, V. 5.
15. HEIDENHAIN, M., Kern und Protoplasma, 1891.

16. HELD, H., Beiträge zur Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze, in: Arch. Anat. Phys., Anat. Abth., 1895.
17. HERMANN, E., Das Centralnervensystem von Hirudo med., München 1875.
18. v. LENHOSSEK, M., Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches, in: Arch. mikr. Anat., V. 46, 1895.
19. LEWIS, MARGARET, Centrosome and sphere in certain of the nerve cells of an Invertebrate, in: Anat. Anz., V. 12, 1896.
20. LUGARO, E., Sul valore rispettivo della parte cromatica e della acromatica nel citoplasma delle cellule nervose. Clinica psichiatrica di Firenze, in: Rivista di Patologia nervosa e mentale, V. 1, 1896.
21. MANN, G., Histological changes induced in sympathetic and sensory nerve cells by functional activity. Prelim. notice read before the Scottish Micr. Soc., May 18, 1894.
22. McCLURE, C. F. W., On the presence of centrosomes and attraction spheres in the ganglion cells of *Helix pomatia*, with remarks upon the structure of the cell body. Read before the Princeton Biological Club, March 19, 1896, published in Princeton College Bulletin, V. 8, 1896.
23. MORGAN, T. H., The production of artificial astrospheres, in: Arch. Entw.-Mech., V. 3, 1896.
24. DE NABIAS, Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes. Thèses, Paris 1894.
25. NANSEN, F., The structure and combination of the histological elements of the central nervous system, in: Bergens Museums Aarsberetning for 1886.
26. — Die Nervelemente, ihre Structur und Verbindung im Centralnervensystem, in: Anat. Anz., V. 3, 1888.
27. NIESSING, G., Zellenstudien, in: Arch. mikr. Anat., V. 46, 1895.
28. NISSL, F., Ueber die Nomenklatur in der Nervenzellenanatomie und ihre nächsten Ziele, in: Neurolog. Ctrbl., 1895.
29. OWSJANNIKOW, Recherches sur la structure intime du système nerveux des Crustacés, in: Ann. Sc. Nat., V. 15, 1861.
30. PFLÜCKE, M., Zur Kenntniss des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen, in: Z. wiss. Zool., V. 40, 1895.
31. RAWITZ, B., Das centrale Nervensystem der Acephalen, in: Jena. Zeitsch. Naturw., V. 13, 1887.
32. RETZIUS, G., Biologische Untersuchungen, (N. F.) V. 1, 1890.
33. ROHDE, E., Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chaetopoden, in: Zool. Beiträge SCHNEIDER, V. 2, 1887.
34. — Muskel und Nerv. I. *Ascaris*, *ibid.*, V. 3.
35. — Histologische Untersuchungen über das Centralnervensystem der Hirudineen, in: SB. Akad. Wiss. Berlin; Zool. Beiträge SCHNEIDER, V. 3, 1891.

36. ROHDE, E., Ganglienzelle und Neuroglia, in: Arch. mikr. Anat., V. 42, 1893.
  37. — Ganglienzelle, Axencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia, *ibid.*, V. 45, 1895.
  38. — Ganglienzellkern und Neuroglia, *ibid.*, V. 47, 1896.
  39. SCHAFFER, J., Ueber einen neuen Befund von Centrosomen in Ganglien- und Knorpelzellen, in: SB. Akad. Wiss. Wien, V. 105, Abth. 3, 1896.
  40. SCHULTZE, H., Die fibrilläre Structur der Nerven Elemente bei Wirbellosen, in: Arch. mikr. Anat., V. 16, 1879.
  41. SOLBRIG, A., Ueber die feinere Structur der Nerven Elemente bei den Gastropoden. Gekr. Preisschr. Leipzig, 1872.
  42. STILLING, B., Ueber den feinem Bau der Nervenprimitivfaser und der Nervenzelle. Frankfurt a. M. 1856.
  43. VIGNAL, W., Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques Invertébrés, in: Arch. Zool. exp., (Sér. 2) V. 1, 1883.
  44. WAGENER, G., Ueber den Zusammenhang des Kerns und Kernkörpers der Ganglienzellen mit dem Nerven faden, in: Z. wiss. Zool., V. 8, 1857.
-

## Description of Figures.

---

### Plate 2.

Fig. 1. Group of nerve cells from supra-oesophageal ganglion of *Arion empiricorum*. Sublimate-methylen blue-eosin. ZEISS obj. A, oc. 1.

Fig. 2. Longitudinal section of a nerve cell from the infra-oesophageal ganglion of *Arion*. Sub-methylen blue-eosin. This and the following figures, where not otherwise indicated, were drawn with the aid of a ZEISS homog. immersion lens 2,0 mm, apert. 1,40, comp. oc. 4, and represent, fairly accurately, the conditions met with. In this cell the granules are stained blue, the ground-substance red, the cell fibrils red, and the neuroglia fibrils red.

Fig. 3. Same as Fig. 2. "Polstelle".

Fig. 4. Longitudinal section of a nerve cell of *Helix pomatia*. Infra-oes. gang. Sub-methylen blue-eosin. Chromophilous granules in cell body, blue; ground-substance, red; fibrils, red; coarse neuroglia fibrils, red. "Polstelle".

Fig. 5. A portion of an infra-oesophageal ganglion of *Helix*. Sub-safranin-light green. ZEISS obj. A, oc. 1.

Fig. 6. Long. section of a nerve cell from the infra-oes. gang. of *Helix*. Sub-safranin-light green. Granules, red; ground-substance, green; cell fibrils, green; neuroglia fibrils, green.

Fig. 7. Long. section of a nerve cell of *Helix*. Infra-oes. gang. FLEMMING'S solution-safranin-light green. Granular lines. Granules, red; ground substance, green; cell fibrils, green; neuroglia fibrils, green.

Fig. 8. Freshly isolated nerve cell of *Limax maximus* (infra-oes. gang.) progressively stained in a solution of methylen blue. Structure of nucleus not indicated. Granules in cell body darker than ground-substance. Axis-cylinder process lighter than cell body.

### Plate 3.

Fig. 9. Nerve cell of *Helix*. Long. sec. Infra-oes. gang. Sub-progressive iron-haematoxylin. Shows artificial nuclear process. Detailed structure of cell body omitted.

Fig. 10. Small nerve cell of *Helix* (infra-oes. gang.) lying contiguous to an axis-cylinder process. Shows the contrast which exists between the manner in which the axis-cylinder process and cell body

are stained. Cell body stains deeply, because of the presence therein of chromophilous granules. Spindles in cell body. FLEMMING's sol.-prog. iron-haem. Long. section.

Fig. 11. Long section of nerve cell of *Helix*. Infra-oes. gang. FLEMMING's solution. Prog.-iron-haem. Marked concentric arrangement of fibrils and granular rows in cell body. Fibrils in axis-cylinder process. Spindles in cell body.

Fig. 12. *Helix*. Cell from infra-oes. gang. Preparation the same as in Fig. 11. Concentric arrangement of fibrils and granular rows. Fibrils more undulating than in Fig. 11, and some run at angles to the concentric system. Spindles. Pigment granules at base of process.

Fig. 13. *Helix*. Preparation same as in Fig. 11. Long. section of nerve cell from infra-oes. gang. Shows arrangement of granules on and between fibrils. Spindles.

Fig. 14. Long. section of nerve cell from infra-oes. gang. of *Helix*. Sub.-prog.-iron-haem. Spindles.

Fig. 15. Long. section of nerve cell from supra-oes. gang. of *Helix*. FLEMMING's solution. Iron-alum and DELAFIELD's haem. Spindles imperceptible.

Fig. 16. Long. section of nerve cell from infra-oes. gang. of *Helix*. FLEMMING's solution. Prog.-iron-haem. Time of immersion in mordant and haem. shortened. When after-differentiated, spindles imperceptible, but pigment granules still clearly seen.

Fig. 17. Long. section of nerve cell from infra-oes. gang. of *Helix*. FLEMMING's sol.-prog.-iron-haem. Marked concentric and parallel arrangement of fibrils and granular rows. Spindles.

Fig. 18 and 19. Bi-nuclear cells from the infra-oes. gang. of *Helix*. Marked parallel arrangement of granular rows. Sub.-prog.-iron-haem.

Fig. 20. Long. section of nerve cell from infra-oes. gang. of *Helix*. Sub.-DELAFIELD's haem. Winding fibrils in cell body. Spindles imperceptible.

Figs. 21 and 22. Longitudinal sections of nerve cells from the infra-oes. gang. of *Helix*. FLEMMING's sol.-prog.-iron-haem. Centrosomes and spheres. Kidney-shaped nuclei.

Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

# Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Tubularia*.

Von

**Gösta Grönberg.**

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.)

---

Hiezu Tafel 4 u. 5.

## **Der Bau der Polypen von *Tubularia indivisa*.**

Die beste Beschreibung des innern Baues der Polypengeneration von *Tubularia indivisa* finden wir bei ALLMAN, welcher im allgemeinen Theil seiner Arbeit, „A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids“, den innern Bau einiger ausgewählten Typen sowohl von den Polypen als von den Hydromedusen beschreibt. Unter diesen Typen befindet sich auch *Tubularia indivisa*.

Schon aus ALLMAN's kurzer Beschreibung geht hervor, dass *Tubularia indivisa* in vielen Beziehungen von den übrigen Arten dieses Genus, deren innerer Bau näher bekannt ist, abweicht. Während diese (z. B. *T. larynx* und *mesembryanthemum*), abgesehen von der in der ganzen Gattung *Tubularia* vorkommenden eigenthümlichen Mesodermbildung, sich als sehr einfach organisirt erweisen, zeigt sowohl das Polypenköpfchen als auch der obere Theil des Stiels bei *T. indivisa* viele verschiedene Complicationen.

Im Sommer 1895 erhielt ich bei Kristineberg an der Westküste Schwedens einige Exemplare dieser Art, welche dort an geeigneten Plätzen nicht selten ist. Schon den folgenden Winter begann ich das eingesammelte Material theils an Längs-, theils an Querschnitten zu studiren. Ich fand dabei, dass einige Eigenthümlichkeiten im Bau dieser Polypen der Aufmerksamkeit ALLMAN's entgangen waren,

während andere Bildungen meiner Meinung nach von ihm unrichtig beschrieben sind. Ich glaube deshalb, dass eine nähere Beschreibung der Polypengeneration von *Tubularia indivisa* von Interesse sein wird.

### Der Bau des Hydranthenköpfchens.

Die allgemeine äussere Form der Polypengeneration setze ich als bekannt voraus und gehe direct zu einigen dieser Art eigenthümlichen Bildungen über.

ALLMAN (3) beschreibt mit folgenden Worten einen Kranz keulenähnlicher, ins Innere des Polypen hineinragender Entodermbildungen. „A little above the origin of the posterior tentacles the endoderm sends off a zone of pendulous fusiform lobes. These lobes are composed of large cells containing carmine-coloured granules, among which may be seen several clear spherules, apparently oil-drops“ (cfr. ALLMAN, l. c. tab. 23, fig. 1—3).

Diese „pendulous lobes“ habe ich bei den von mir untersuchten Exemplaren nicht finden können. Ich glaube, dass das, was ALLMAN hier gesehen und ein wenig unrichtig abgebildet hat, nichts anderes ist als die hier vorkommenden Täniolen, welche v. KOCH (10) zuerst bei dieser Gattung beschrieben und HAMANN (9) bei vielen andern der Unterordnung Gymnoblaster angehörenden Polypen wiedergefunden hat, weshalb er sie als ein wichtiges Characteristicum dieser Gruppe betrachtet.

Der Unterschied zwischen diesen Täniolen und den „pendulous lobes“ ALLMAN'S soll darin liegen, dass jene in ihrer ganzen Länge direct von der Seitenwand ausgehen und mit ihr fest verbunden sind, während diese in ihrem untern Theil von der Wand frei sind (cfr. die Abbildung ALLMAN'S).

Wie ALLMAN (4) und LOMAN (11) schreibe auch ich diesen Längsfalten keine grössere systematische Bedeutung zu, da sie sogar bei derselben Art in sehr verschiedener Zahl vorkommen. Ihre stärkere oder schwächere Entwicklung kann übrigens in Zusammenhang mit der zufälligen Contraction stehen, und es scheint mir sehr plausibel, dass die starke Contraction bei der Fixirung des Gewebes schon bestehende Falten vergrössern, ja sogar bei Formen, die im Leben Längsfalten entbehren, solche hervorrufen kann. Doch kann ich LOMAN nicht beistimmen, wenn er sagt, dass „sich nur durch die Contraction des Mundkegels während des Abtödtens erklären lässt, dass bald mehr, bald weniger Längswülste entstehen können“. Wie oben gesagt, halte ich es für sehr möglich, dass die Täniolen bei einigen Formen nur



Kunstproducte sind, doch wird eine solche Auffassung nicht durch ihre numerische Verschiedenheit bewiesen, denn auch constante Längswülste können sicherlich bei verschiedenen Individuen an Zahl variiren. Beispiele solcher individuellen Variation werden wir im Bau des Stammes dieser Art finden.

Wenn Nahrungsmittel einen Theil der Gastrovascularhöhle anfüllen und erweitern, können die Täniolen in diesem Theil mehr oder weniger verwischt sein (siehe LOMAN, p. 274, fig. 11).

Die Angaben LOMAN's, dass nie weniger als 8 Täniolen, oft aber mehr vorkommen, und dass sie beim Uebergang des Mundkegels in den Magen schwinden und in das niedrige Magenepithel übergehen, kann ich nur bestätigen. Dieser Uebergang geschieht allmählich ohne Bildungen der Art, wie sie ALLMAN in seinen Figuren andeutet.

Was den histologischen Bau des Entoderms betrifft, so wird dasselbe von cylindrischen Zellen gebildet. Unter diesen zerstreut kommen grössere oder kleinere Gruppen von birn- oder keulenförmigen Zellen vor, die weit über die andern hervorragen. An den Seitenwänden der Gastrovascularhöhle fliessen diese Gruppen mehr oder weniger zusammen, am Boden sind sie aber wohl begrenzt (Fig. 2). In vielen dieser Zellen habe ich in ihrem äussern (von der Stützmembran gerechnet) Theil eine Partie gefunden, welche sich nicht so leicht wie der übrige protoplasmareichere Zellinhalt mit Hämatoxylin und Karmin färben lässt. Diese schwer tingirbaren, gegen die Zellwand gedrückten tropfenartigen Bildungen sind mit Sicherheit für Secretionsproducte und sämtliche Zellen für einzellige Drüsen zu erklären. So viel mir bekannt, ist dies eine ganz eigenthümliche Ausbildung secernirender Zellen, denn wenn solche sich sonst vergrössern, geschieht dies immer durch Wachsthum in die Tiefe, die gewöhnliche Ausbildung einzelliger Drüsen mit Ausführungsgang. Die Wachstumsrichtung wird im vorliegenden Fall offenbar durch das Vorhandensein der unachgiebigen Basalmembran bedingt.

Eine andere eigenthümliche Entodermbildung bei *Tubularia indivisa*, die ALLMAN nicht erwähnt und welche bei keiner andern Art dieser Gattung angetroffen wird, sind kleine, vom Entoderm bekleidete Canäle, welche, von der Gastrovascularhöhle schräg nach aussen und unten ausgehend, an Zahl den proximalen Tentakeln gleich, zwischen je zwei Tentakelbasen liegen (Fig. 1 u. 3). Sie nehmen allmählich nach unten ab, so dass man im untersten Theil auf Schnitten ein Lumen nicht mit Sicherheit nachweisen kann. Da sich aber die Zellen dieses scheinbar solide Stranges auf Querschnitten in einem Kreis geordnet zeigen,

darf man annehmen, dass ein Lumen, wenn es auch an fixirtem Material nicht zu sehen ist, existirt. Diese Canäle entsprechen vollkommen denjenigen, welche LOMAN bei *Amalthea vardöensis* entdeckt hat. Ob sie bei *Tubularia indivisa* wie bei *Amalthea* nach aussen durch einen Porus münden, habe ich nicht entscheiden können, halte es jedoch für wahrscheinlich.

Münden die Canäle nicht nach aussen, sondern endigen sie innerhalb des Ektoderms blind, so sind sie als rudimentäre Organe zu betrachten. Sind sie dagegen mit Porus versehen, so können sie ebenso wenig wie die Canäle bei *Amalthea* als functionslos betrachtet werden. Welches diese Function ist, ist nicht leicht zu entscheiden, vielleicht sind sie als Excretionsorgane aufzufassen. Die Ansicht LOMAN's, dass sie als Analöffnungen zu deuten sind, kann ich nicht theilen. Sie sind nämlich viel zu klein, um unverdauliche Reste der Nahrung aus der Magenhöhle abgehen zu lassen. Sind sie wirklich Analöffnungen, so sind sie schon bei *Amalthea* zurückgebildet.

Bildungen, welche immer die Aufmerksamkeit derer auf sich ziehen, die sich mit der Anatomie der Genus *Tubularia* beschäftigen, sind die von vielen Verfassern beschriebenen ringförmigen Mesodermwülste. HAMANN unterscheidet zwei Wulstbildungen: eine orale bei dem obern Tentakelkranz und eine aborale bei dem untern. Nur die letztere ist bei *Tubularia indivisa* entwickelt. Das centrale chordaähnliche Gewebe der obern Tentakeln ist nicht an der Basis ausgebreitet (Fig. 1), wie es nach HAMANN bei *Tubularia coronata* der Fall ist.

Der Aboralwulst ist dagegen wohl entwickelt und besteht aus einer ringförmigen Bildung, die in der Mitte von einem engen Canal durchbohrt ist, welcher die Magenhöhle mit dem Lumen des Stammes verbindet. Dieser Aboralwulst ist durch eine Stützlamelle vom Centralgewebe der Tentakel getrennt. Beide bestehen aus unregelmässig geformten, glashellen Zellen, mit sehr wenig, gegen die Wand gedrücktem Protoplasma, in welchem der Kern liegt. Doch existirt ein Unterschied zwischen den Geweben der beiden Partien, indem die Zellen der Tentakel kleiner als diejenigen des Wulstes sind.

Bei den Actinula-Larven liegen die axialen Zellen der Tentakel ähnlich wie die Münzen in einer Geldrolle, also mit ihrer grössten Ausdehnung senkrecht gegen die Längsrichtung des Tentakels. Beim entwickelten Thier kann man eine solche Anordnung nicht mehr wiederfinden.

Die Zellen des Wulstes haben schon bei den Larven dieselbe unregelmässige Form wie bei ältern Individuen.

Die oben erwähnte Stützlamelle, welche den Wulst von den centralen Zellen des Tentakels trennt, ist im Allgemeinen wohl entwickelt, aber zuweilen kaum wahrnehmbar. So scheint es sich auch bei *Tubularia coronata* zu verhalten, denn HAMANN bildet auf seiner schematischen Figur eine solche Stützlamelle nur auf der einen Seite ab. Im Text sagt er nichts davon. Bei der Gattung *Amalthaea* fehlt nach den Untersuchungen LOMAN's eine solche Lamelle vollkommen, die Zellen des Wulstes und diejenigen der Axe der Tentakel scheinen von derselben Grösse zu sein.

Ausser diesen grossen, polygonalen, hellen Zellen ist im Wulst an der Grenze gegen das Ektoderm eine Schicht abgerundeter, protoplasmareicherer Zellen vorhanden, welche sich auf Längsschnitten durch den Polypen durch ihre Tingirbarkeit bemerklich machen (Fig. 4). Sie sind gewiss als weniger differenzirt anzusehen und die übrigen Zellen des Wulstes von solchen abzuleiten. Solche Zellen habe ich auch bei *Tubularia larynx* von Neapel und *Tubularia coronata* von der Westküste Schwedens gefunden.

#### Der Bau des Stammes.

Unterhalb des Polypenköpfchens fehlt bei *Tubularia indivisa* die mit verdicktem Ektoderm bekleidete Erweiterung, welche für viele andere Arten dieser Gattung so charakteristisch ist.

WRIGHT (12) fand, dass der Stamm bei *Tubularia indivisa* nicht aus einem einfachen Rohr besteht, sondern von einem System von Canälen durchbrochen ist. Seitdem hat ALLMAN (3) eine nähere Beschreibung dieser Canäle nebst Abbildung eines Querschnitts durch den Stamm geliefert.

Solche Canäle sind von AGASSIZ (2) auch bei einer amerikanischen Art, *Tubularia couthouii*, welche *T. indivisa* sehr nahe zu stehen scheint, gefunden.

Diese Verfasser haben die Canäle nur unmittelbar unterhalb des Polypenköpfchens näher studirt, ohne sie nach unten zu verfolgen. ALLMAN sagt wohl, dass die Canäle hier und da mit einander communiciren und schliesslich in die gemeinschaftliche Stammhöhle übergehen, liefert aber darüber keine Figuren.

Fertigt man Querschnitte durch verschiedene Theile des Stammes an, so erhält man sehr verschiedene Bilder.

Die Fig. 9 stellt einen Querschnitt durch *b—b* Fig. 1 dar. Dieses Bild stimmt beinahe mit der Abbildung ALLMAN's überein. Um eine von grossen, blasenförmigen Entodermzellen gebildete Centralsäule

liegen in einem Kreise geordnete quer durchschnittene Längscanäle. Von den Cilien, welche das Entoderm im Allgemeinen bekleiden und auch von ALLMAN an lebenden Individuen wahrgenommen sind, ist keine Spur zu sehen. Dies hat jedoch nichts zu bedeuten, weil sie an fixirtem Material sehr schwer nachzuweisen sind.

ALLMAN bildet 10 solche Canäle ab, ich habe theils 10, theils 8 gefunden. Denselben Verfasser zu Folge sollen die Canäle von ungleicher Grösse sein, indem einer bedeutend grösser als die übrigen sei. Dasselbe hatte schon AGASSIZ sowohl bei *Tubularia couthouii* als bei *Tubularia indivisa* zu finden geglaubt. WRIGHT, welcher *Tubularia indivisa* untersuchte, konnte aber diese Angabe nicht bestätigen. An unserer Figur kann man wohl wahrnehmen, dass die Canäle der einen Seite grösser sind als diejenigen der andern, doch zeichnet sich keiner vor den andern durch bedeutende Grösse aus. An einem andern von mir untersuchten Exemplar waren sie alle gleich gross. Ich glaube deshalb, dass die Ansicht WRIGHT's, ALLMAN habe sich von einer reinen Zufälligkeit täuschen lassen, richtig ist.

Betrachten wir die Fig. 9 näher, so finden wir, dass die Wände, welche die Canäle von einander trennen, aus zwei Zellschichten bestehen. Zwischen diesen zwei Schichten liegt eine von der das Entoderm vom Entoderm trennenden Stützmembran ausgehende Lamelle. Diese Wände besitzen also die Eigenschaften, welche wahre Septen charakterisiren, und können mit Recht als solche bezeichnet werden. Wir haben also in *Tubularia indivisa* einen Hydropolypen mit wahren Septen vor uns. Dies ist aber nicht von phylogenetischer Bedeutung, steht, mit andern Worten, mit den Septen der Scyphopolypen in keinem Zusammenhang, sondern ist eine selbständige Erwerbung einer Gattung, welche, wie wir sehen werden, das letzte Glied einer Entwicklungsreihe bildet.

Ein Schnitt durch den Stamm bei *c-c* Fig. 1 ist in Fig. 10 dargestellt und zeigt, dass die centrale Säule hier aufgehört hat und die Septen im Lumen frei enden. Anstatt der von einander getrennten Canäle haben wir hier also eine gemeinschaftliche Höhle mit von dünnen Septen begrenzten Längsrinnen. An diesen Septen kann man, wenn sie eben von der Centralsäule frei geworden sind, noch eine Stützlamelle wahrnehmen, weiter nach unten wird diese undeutlich. Sie bestehen aus runden, blasenförmigen Zellen; ihre Dicke ist zweimal so gross wie der Durchmesser der Zellen, besteht also aus zwei Schichten. Doch liegen die Zellen nicht so regelmässig geordnet wie da, wo eine Stützlamelle die beiden Zellschichten trennt.

Wenn wir einen Schnitt durch  $d-d$  (Fig. 11) betrachten, so erhalten wir noch ein anderes Bild. Die Septen sind jetzt bedeutend dünner und bestehen aus einer meisten Theils einfachen Schicht unregelmässig polygonaler Zellen. Aber, und dies ist das Eigenthümliche, jetzt enden sie nicht frei, sondern sind mit einander verbunden, so dass ein centrales, von zehn peripherischen Canälen umgebenes Rohr entsteht. Nur zwei Septen sind nicht mit einander verbunden, so dass der Centralcanal mit einem der Seitencanäle in offener Verbindung steht. An einem andern von mir untersuchten Exemplare mit 8 Septen sind diese zu 4 und 4 mit einander verbunden, so dass zwei einander gegenüber liegende Canäle mit dem centralen Lumen communiciren. Weiter unten im Stiel hören die Septen allmählich auf.

Diesen complicirten Bau, wie er hier beschrieben ist, habe ich bei vielen Individuen gefunden, so dass hier keine zufällige Bildung vorliegen kann.

Der Stamm von *Tubularia larynx* und *coronata* zeigt kein solches Canalsystem, auf Querschnitten findet man aber hier und da ein wenig entwickeltes Septum oder sogar ein Bälkchen, welches das Lumen in zwei Theile zerlegt. Diese Septen und Bälkchen kommen jedoch ganz unregelmässig vor und machen den Eindruck rudimentärer Bildungen.

### Die Entwicklung des Eies bei *Tubularia coronata*

(ABILDGAARD) VAN BENEDEN<sup>1)</sup>.

Die Entstehung und erste Entwicklung des Eies in der Gattung *Tubularia*, besonders dessen Verhalten zu den es umgebenden Zellen und das Auftreten der im Dotter vorkommenden sogenannten Pseudo-

1) Von früher her sind nur zwei Arten des Genus *Tubularia* als der Fauna Schwedens zugehörig angegeben: *T. indivisa* und *T. larynx*. Während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station Kristineberg im Sommer 1894 und 1895 habe ich ausser *Tubularia indivisa* eine kleinere, verzweigte Colonien bildende Form gefunden, welche ich als die oben erwähnte Species bestimmt habe. Sie unterscheidet sich von *T. larynx*, wie diese bei Neapel vorkommt, vornehmlich durch die männlichen Gonophoren, welche nicht, wie bei *larynx*, in einfachen Trauben, sondern in verzweigten Bündeln auftreten. Auch reicht der Spadix bei dem reifen Gonophor von *T. larynx* über die Gonophorwand hinaus, was bei dieser Art nie der Fall ist. Der Stamm ist auch bei dieser Form nicht so deutlich geringelt wie bei *T. larynx*. VAN BENEDEN hat eine an den Küsten Belgiens gemeine Art, welche er *Tubularia coronata* ABILDGAARD nennt, beschrieben. ALLMAN vereinigt diese *coronata* mit *larynx* und giebt an, dass die männlichen

zellen sind von den verschiedenen Forschern, die sich mit diesem Genus beschäftigt haben, in sehr verschiedener Weise geschildert worden. Einige nehmen an, dass das Ei amöbenähnlich die umgebenden Zellen, deren Kerne sich längere Zeit im Ei als Pseudozellen erhalten, frisst, während andere der Ansicht sind, dass die umgebenden Zellen das Ei wohl ernähren, aber dass dies durch die Auflösung der Kerne und die Aufnahme des ganzen Zellinhalts in flüssigem Zustand stattfindet. Diese Ansicht wird von BRAUER, welcher 1891 die Eibildung bei *Tubularia* geschildert hat, vertreten.

Im Sommer 1894 begann ich die Eibildung bei *Tubularia coronata* zu studiren. Im nächsten Sommer sammelte ich ein reicheres Material von dieser Species ein, so dass ich zu Neujahr 1896 mir eine bestimmte Ansicht über die Entstehung und Natur der Pseudozellen gebildet hatte. Meine beim Studium der ersten Schnittserien gewonnene Vermuthung, dass die Pseudozellen nichts anderes als die Kerne der Nährzellen seien, bestätigte sich.

Ueber diese meine Untersuchung und die gewonnenen Resultate berichtete ich in zwei Vorträgen, die ich im Mai 1896 hielt, den einen im „Biologischen Verein“ in Stockholm, den andern im „Zoologischen Verein“ der hiesigen Universität.

Im September desselben Jahres erschien in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie eine Abhandlung von DOFLEIN, welcher über den Ursprung der Pseudozellen im grossen Ganzen zu demselben Resultat wie ich gekommen war. Da DOFLEIN aber eine andere Species, *Tubularia larynx*, deren Pseudozellen von denjenigen der *Tubularia coronata* sehr abweichen, untersucht hat und ich ausserdem in einer Beziehung seine Angaben nicht bestätigen kann, sondern zu einem ganz andern Ergebniss gekommen bin, so halte ich einen kurzen Bericht über meine Untersuchung für angezeigt.

---

Gonophore in einfachen Trauben sitzen, obgleich VAN BENEDEN bei der von ihm untersuchten Form zusammengesetzte männliche Gonophorbündel deutlich abgebildet hat. VAN BENEDEN betrachtet die belgische Form als mit *T. coronata* ABILDGAARD identisch, obgleich von der Beschreibung und Abbildung ABILDGAARD's kaum zu entscheiden ist, welche Art er vor sich gehabt hat, und da ich ausschliesslich nach den Untersuchungen VAN BENEDEN's die von mir gefundene Form mit *T. coronata* habe identificiren können, so habe ich beide Autornamen aufgenommen.

Diese Form kommt bei Kristineberg und in seiner Umgegend häufig vor, theils in der Strandregion, theils im tiefern Wasser bis 50 m. Ob die wirkliche *Tubularia larynx* an den Küsten Schwedens vorkommt, kann ich nicht sagen, alle von mir untersuchten Exemplare gehören dieser Art an.

Der allgemeine Bau des Gonophors ist durch frühere Untersuchungen bekannt, so dass dessen nähere Beschreibung unnöthig ist. Im entwickelten Gonophor finden wir das Ektoderm des Spadix aus einer Ansammlung grosser kugelförmiger Zellen bestehend. Diese Anhäufung von Zellen entspricht den Gonaden der freien Anthomedusen. Doch entwickeln sich nur einige von diesen Zellen zu Eiern, während die meisten zu Grunde gehen, indem sie ihren entwicklungsfähigeren Kameraden Nahrung liefern. Sie haben deshalb auch schon früh den Namen Nährzellen erhalten. DOFLEIN stellt sich diesen Vorgang so vor, dass eine durch Lage und Grösse begünstigte Zelle, welche jedoch nur durch ihre Grösse von den übrigen abweicht, sich mit den umgebenden Zellen vereinigt. So sagt er l. c. p. 66:

„Der Vorgang ist nach meinen Beobachtungen folgender: Eine der oben bezeichneten, durch die Gunst der Verhältnisse einigermaassen herangewachsenen Zellen, deren Kern ebenfalls an Volum zugenommen hat, verschmilzt an ihrer Peripherie mit den sie umgebenden Zellen des Keimgewebes. Diese selbst verschmelzen unter einander, so dass überhaupt in diesem Stadium die Zellgrenzen sich als höchst labile Bildungen erweisen.“ Und an einer andern Stelle: „Eine gut ernährte, also grosse Zelle verschmilzt mit einer kleinen Zelle, eignet sich ohne weiteres deren Plasma an und vernichtet den Kern, indem sie die in demselben enthaltene brauchbare Substanz noch zu ihrer Ernährung verwendet . . . . Durch diese ersten Verschmelzungen erhält also die Eizelle schon die Fähigkeit, ohne Gefahr ihrer Individualität eine grosse Anzahl von Verschmelzungen einzugehen.“

Nach meinen Beobachtungen ist die Entwicklung bei *Tubularia coronata* eine ganz andere. Sobald das Gonophor seine volle Grösse erreicht hat und die weiblichen Geschlechtszellen ausgewachsen sind und den grössten Theil der Gonophorhöhle ausgefüllt haben, kann man unter den Zellen eine deutliche Differenzirung wahrnehmen. Ob eine solche schon früher vorhanden ist, habe ich nicht entscheiden können, halte es jedoch nicht für unwahrscheinlich. Die Differenzirung besteht darin, dass einige Zellen, die übrigens etwas grösser sind, mit ovalen Kernen, mit kleinem Nucleolus und geringem Chromatin versehen sind, während die übrigen Zellen runde, an tingirbarer Substanz reiche Kerne haben. Die Fig. 12 zeigt zwei solche Zellen. Diese Zellen betrachte ich als die sich zu Eiern entwickelnden, weil man im Ei auf einem spätern Stadium ein Keimbläschen von demselben Aussehen findet (vgl. die Figg. 5 u. 13).

Auch den ersten Zuwachs habe ich anders gefunden, als wie

DOFLEIN ihn beschrieben hat. Das Ei beginnt nicht damit, sich mit einer der angrenzenden Zellen zu vereinigen, wie es dieser Verfasser beschreibt, sondern wächst zuerst selbständig durch Bildung von zahlreichen Vacuolen im Protoplasma an, wodurch die für das *Tubularia*-Ei auf den spätern Entwicklungsstadien so eigenthümliche netzähnliche Protoplasmastructur entsteht. Erst wenn das Ei durch Entstehung von Vacuolen ein Volum erreicht hat, welches sein ursprüngliches hundert Mal übersteigt, beginnt es die angrenzenden Zellen mit sich zu vereinigen, wobei die Kerne dieser Zellen als Pseudozellen in die Vacuolen des Protoplasmas zu liegen kommen. Die Fig. 14 zeigt ein Ei, welches ich Schnitt für Schnitt verfolgt habe, und obgleich dasselbe auf vielen Schnitten bedeutend grösser als auf diesem ist, ist doch im ganzen Ei keine einzige Pseudozelle vorhanden. Das Ei in Fig. 13 hat eine bedeutende Grösse erreicht, doch ist in demselben nur eine einzige Pseudozelle vorhanden.

Aus Fig. 14 geht hervor, dass die in einem Gonophor sich entwickelnden Eier nicht gleichaltrig sind, was schon frühern Verfassern bekannt war. So finden wir in dem hier abgebildeten Gonophor theils eine entwickelte Actinula, theils ein grosses Ei mit Nährzellen ( $nz$ ) und schliesslich kleinere Nährzellen ( $nz_1$ ), für ein oder mehrere sich später entwickelnde Eier bestimmt. Demnach bringt dieses Gonophor wenigstens drei Larvengenerationen hervor.

Die Pseudozellen bei *Tubularia coronata* sind denjenigen bei *T. larynx* sehr unähnlich. Bei dieser Art sind sie nach den schönen Abbildungen DOFLEIN's in der Mitte mit einem Körperchen versehen, welches sich mit Eosin färben lässt. Dies ist der Nucleolus des Nährzellenkerns. Um ihn liegt ein heller Raum, welcher jedoch kleiner als bei dem Kern der Nährzelle ist. Ausserhalb dieses Raumes liegt eine chromatinreiche Schicht, welche an Breite zunimmt, je nachdem die helle Schicht abnimmt. Diese Abnahme des hellen Raumes und das allmähliche Verschwinden der stark lichtbrechenden Körperchen im Nucleolus bilden den wesentlichen Unterschied zwischen den Pseudozellen und den Kernen der Nährzellen. Ich habe auf Schnitten die Pseudozellen bei *T. larynx* selbst untersucht und kann nur die Angaben DOFLEIN's bestätigen.

Bei *Tubularia coronata* zeigt sich die Degeneration der Nährzellenkerne in einer ganz andern Weise. Wenn wir zuerst den frischen Kern betrachten, so finden wir ihn demjenigen bei *larynx* sehr ähnlich. Der einzige Unterschied besteht darin, dass die äussere chromatinreiche Schicht nicht so continuirlich wie bei *larynx*, sondern von



strahlenförmigen Fortsetzungen des hellen Raums hier und da unterbrochen ist. Betrachten wir nun eine Pseudozelle, welche schon einige Zeit im Ei gelegen und also das charakteristische Pseudozellenausssehen angenommen hat, so finden wir die Chromatinschicht nicht mehr. Dagegen sind in der Pseudozelle ausser dem frühern Nucleolus eine Anzahl sich intensiv färbender Körperchen vorhanden, welche die Reste der frühern Chromatinschicht sind.

Auf mit Boraxkarmin gefärbten Schnitten sind die verschiedenen Kugeln von einander nur durch stärkere und schwächere Färbung getrennt, indem der Nucleolus schwächer gefärbt ist. Ausserdem kommt im Nucleolus immer oder fast immer eine Anzahl stark lichtbrechender Körperchen vor. Färbt man dagegen ein Präparat mit Hämatoxylin und Eosin, so wird die mit den stark lichtbrechenden Körperchen versehene Kugel von Eosin roth gefärbt, während die übrigen Kugeln Hämatoxylin stark aufnehmen und violett werden. Gerade diese Doppelfärbung liefert den stärksten Beweis für die Richtigkeit meiner Deutung.

Auch Uebergangsstadien trifft man an. So sehen wir auf Fig. 8 mehrere Kerne, welche gerade im Begriff stehen, in das Eiprotoplasma aufgenommen zu werden. Bei diesen ist das Chromatin schon in grössern und kleinern Körnchen angesammelt, um später zu den Kugeln, welche für die Pseudozellen dieser Art charakteristisch sind, zusammenfliessen.

Eines bemerkenswerthen Umstandes, welcher an dieser Figur zu sehen ist, will ich mit einigen Worten gedenken. Es ist deutlich, dass nicht nur Zellen, deren Wände zu verschwinden begonnen haben, welche also von dem Ei schon angegriffen sind, sondern auch solche, welche allen Anzeichen nach intact sind, Kerne mit den oben geschilderten Degenerationsmerkmalen zeigen. Die Schlussfolgerung, dass mit dem äussern Angriff von Seiten des Eies ein innerer Auflösungsprocess Hand in Hand geht, dürfte nicht unberechtigt sein.

Die Auffassung von der Bildung des Eies bei *Tubularia*, zu welcher ich durch meine Untersuchung gekommen bin, unterscheidet sich in folgenden Punkten von der Darstellung DOPLEIN'S:

1) Das Ei wird nicht durch eine Verschmelzung gleichwerthiger Zellen gebildet, ein Syncytium, in welchem der am besten ausgebildete Kern als primus inter pares das Keimbläschen wird, sondern die Zellen des Ovariums sind schon früher in Eizellen und Nährzellen gesondert.

2) Die Pseudozellen haben bei *Tubularia coronata* ein ganz anderes

Aussehen als bei *T. larynx*, indem das Chromatin bei jener, anstatt wie bei dieser eine zusammenhängende Schicht zu bilden, zu einer Anzahl kleiner Kugeln zusammenfliesst.

### Allgemeine Schlussfolgerungen.

Wir finden bei den Arten der Gattung *Tubularia* so viele gemeinschaftliche Charaktere, dass diese Gattung ohne Zweifel natürlich, d. h. von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten ist. Solche gemeinschaftlichen Charaktere sind die beiden Tentakelkränze, die Mesodermbildung und vor allem der Bau der Gonophore, die Entwicklung des Eies und die eigenthümlichen Actinula-Larven. Andererseits finden wir im innern Bau der Polypen einige recht grosse Verschiedenheiten. Von selbst entsteht darum die Frage: sind die einfachern Arten als die ursprünglichen anzusehen, oder sind sie reducirte, von den complicirtern abstammende Formen? Die erste Annahme scheint am nächsten zu liegen. Eine Form wie *larynx* zeigt ja am besten den einfachen Bau des Hydropolypen; *Tubularia indivisa* dagegen hat gleichzeitig mit ihrer bedeutenden Grösse ihren complicirten Bau erhalten.

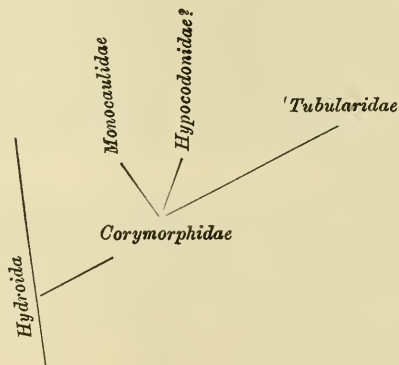
Wenn wir nur an die Gattung *Tubularia* denken und nur die Polypengeneration berücksichtigen, so scheint eine solche Schlussfolgerung ganz berechtigt. Wenn wir dagegen theils auf die nahe stehenden Familien, theils auf den Bau des Gonophors bei den verschiedenen *Tubularia*-Arten Bezug nehmen, so werden wir zu einem andern Resultat kommen.

Ich kann nämlich nicht wie LOMAN (l. c., p. 282) *Amalthea* als einen von den übrigen Hydropolypen isolirten Zweig des Stammbaums ansehen, sondern muss in Folge der Uebereinstimmungen in ihrem anatomischen Bau die Familien *Corymorphidae* — mit u. a. den Gattungen *Corymorpha* und *Amalthea* —, *Monacaulidae* und *Tubularidae* als phylogenetisch einander nahestehend betrachten. Nun finden wir, dass der complicirte Bau der *Tubularia indivisa* in der Familie der *Corymorphidae* auch vorkommt, ja die vom Magen zwischen den Tentakeln auslaufenden Canäle sind bei *Amalthea vardöensis* besser entwickelt als bei *Tubularia indivisa*. Das Canalsystem des Stammes ist bekanntlich sowohl bei *Amalthea* als bei *Corymorpha* vorhanden. Solche oft in den kleinsten Details wahrnehmbaren Uebereinstimmungen lassen sich nur durch Annahme eines gemeinsamen Ursprungs erklären.

Diesen Zusammenhang glaube ich kurz so bezeichnen zu können, dass die Arten der Gattung *Tubularia* von *Corymorpha*-ähnlichen

Formen abstammten. Es ist nämlich keinem Zweifel unterworfen, dass in vielen Beziehungen *Corymorpha* und *Amalthaea* ursprünglicher sind als *Tubularia*. So haben ja die beiden ersten Gattungen freie Medusen, während *Tubularia* sessile Gonophore besitzt. Auch repräsentiren die einzeln lebenden Individuen der *Corymorphidae* ein ursprünglicheres Stadium als die *Tubularia*-Colonien. In diesen beiden Beziehungen ist jedoch *Tubularia indivisa* weniger vorgeschritten als andere Arten. Wohl sind die frei lebenden Medusen durch sich nicht loslösende Gonophore ersetzt worden, aber diese haben in ihren Radialcanälen mehr von ihrer medusoiden Natur beibehalten als z. B. *larynx* oder *coronata*. Wohl ist auch *indivisa* coloniebildend, doch besteht die Colonie aus einfachen, nur an der Basis mit einander verbundenen Individuen, während die Colonien der meisten andern Arten verzweigte Büsche bilden. Dass gerade diese Art den complicirten Bau des Stammes zeigt, ist keine Zufälligkeit, sondern hängt mit der geringern Reduction im Allgemeinen zusammen.

Der beigefügte Stammbaum zeigt, wie wir uns das Verhalten der Tubulariden zu den übrigen Hydroiden zu denken haben. Schon früh



trennten sich die *Corymorphidae* vom Hauptstamm der Hydroiden. Während bei den übrigen die einzelnen Individuen einen sehr einfachen Bau beibehielten, sich aber zu im Allgemeinen recht complicirten Colonien vereinigten, wurde das Einzelleben bei den *Corymorphidae* die Regel. Die Geschlechtsgeneration wird immer von wirklichen Medusen gebildet, welche sich in der Regel loslösen, aber bei der Gattung *Halitractus* feststehend geschlechtsreif werden.

Sowohl die *Monocaulidae* als die *Tubularidae* haben sessile Gonophore, welche ihren Medusencharakter mehr oder weniger vollständig verloren haben. Die richtige Stellung der Familie der *Hypo-*

*codonidae* scheint mir etwas unsicher. Sie unterscheidet sich von den *Corymorphidae* durch das Vorhandensein eines Perisarks.

Die *Tubularidae* haben sich ohne Zweifel am meisten verändert. Denn ausser der Medusengeneration und dem Vorhandensein eines Perisarks sind hier die Coloniebildung und eine in Zusammenhang hiermit stehende Verminderung der Individuen und Vereinfachung ihres innern Baues hinzu gekommen.

Auch ein so eigenthümliches Verhalten wie die Eibildung der *Tubularidae* hat nach den Untersuchungen HAECKEL's seinen ersten Ursprung bei den *Corymorphidae*. Nach einer Abbildung von HAECKEL in seiner Arbeit: „Das System der Hydromedusen“ (tab. 1, fig. 10) hat nämlich *Amalthea amoebigera* nicht wie andere Medusen das Ovarium aus dicht neben einander liegenden runden Eiern bestehend. Vielmehr sind die Eier unregelmässig geformt und führen nach HAECKEL's an lebenden Exemplaren angestellten Beobachtungen amöboide Bewegungen aus. Da solche amöboiden Eier übrigens nur bei Formen mit Nährzellen im Ovarium bekannt sind und die Eier bei dieser Meduse in grossen Zwischenräumen von einander getrennt liegen, so ist die Existenz von Nährzellen äusserst wahrscheinlich. Um von einem solchen Ovarium zu demjenigen der *Tubularia* zu gelangen, brauchen wir uns nur eine geringere Anzahl der Eier und Ungleichzeitigkeit in der Entwicklung derselben zu denken. Diese Veränderungen lassen sich indessen aus der bei *Tubularia* vorkommenden Brutpflege direct erklären.

Diese Genealogien, welche ich hier in Kürze geschildert habe, dürfen nur als ein Versuch zu einer natürlichen Gruppierung der vorliegenden Familien betrachtet werden. Durch eigene Untersuchungen kenne ich nur die Familie der *Tubularidae*. Für eine definitive Entscheidung dieser phylogenetischen Fragen ist ein detaillirtes Studium der verschiedenen Familien nothwendig. Besonders ist, wie gesagt, die Stellung der Familie der *Hypocodonidae* unsicher.

Schliesslich ist es mir eine angenehme Pflicht, der Königl. Schwedischen Akademie der Wissenschaften, welcher ich Reiseunterstützung verdanke, sowie meinem geehrten Lehrer, Herrn Professor W. LECHÉ, der meine Arbeit stets mit grösstem Interesse verfolgt und mir oft mit guten Rathschlägen beigestanden hat, sowie Herrn Professor HJ. THÉEL, welcher mir an der Zoologischen Station Kristineberg einen Arbeitsplatz zur Verfügung gestellt, hier meinen öffentlichen Dank auszusprechen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. ABILDGAARD, P. C., Zoologia Danica, Kopenhagen 1777—80.
  2. AGASSIZ, A., Contrib. to the Natural History of U. S. A., V. 4, Boston 1862.
  3. ALLMAN, G. J., A Monograph of the Gymnoblatic or Tubularian Hydroids, London 1871.
  4. — Report on the Hydroids dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Pt. I. Plumularidae, in: Rep. Sc. Results Challenger, V. 7.
  5. VAN BENEDEEN, P. J., Recherches sur la Faune littorale de Belgique, in: Mem. Acad. Roy. Belgique 1867.
  6. BRAUER, A., Ueber die Entstehung der Geschlechtsproducte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum, in: Z. wiss. Zool., V. 52, 1891.
  7. DÖFLEIN, FRANZ J. TH., Die Eibildung bei Tubularia, *ibid.*, V. 62, 1896.
  8. HAECKEL, E., Das System der Medusen, V. 1, Jena 1879.
  9. HAMANN, OTTO, Der Organismus der Hydroidpolypen, in: Jena. Zeitschr. Naturw., (N. F.) V. 8, Jena 1882.
  10. VON KOCH, G., Vorläufige Mittheilung über Cölenteraten, *ibid.*, V. 7, Jena 1873.
  11. LOMAN, J. C. C., Ueber Hydroidpolypen mit zusammengesetztem Coenosarkrohr nach Untersuchungen an Amalthea vardöensis n. sp., in: Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver., (Ser. 2) V. 2, Leiden 1889.
  12. WRIGHT, T. S., On the stem-canals of Tubularia indivisa, in: Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, V. 3, 1867.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Gemeinschaftliche Bezeichnungen: *ect* Ektoderm, *ent* Entoderm, *mdw* Mesodermwulst, *sl* Stützlamelle.

#### Tafel 4.

Fig. 1. Schematischer Längsschnitt durch den Polypen von *Tubularia indivisa*. *tent.ent* Tentakelentoderm, *ent.can* von Entoderm ausgekleideter Canal. Vergr. 50  $\times$ .

Fig. 2. *Tubularia indivisa*, Querschnitt durch das Entoderm am Boden der Gastrovascularhöhle. \* Gruppe verlängerter Entodermzellen mit gegen die Wand gedrückten Secrettröpfchen. LEITZ Oc. I, Obj. 7.

Fig. 3. *Tubularia indivisa*, Querschnitt durch *a—a* Fig. 1. *tent* Tentakel, *ent.can* von Entoderm ausgekleideter Canal. LEITZ, Oc. III, Obj. 3.

Fig. 4. *Tubularia indivisa*, Schnitt durch den untern Theil des Mesodermwulstes. \* eine Lage protoplasmareicherer Zellen. LEITZ Oc. I, Obj. 7.

Fig. 5. *Tubularia coronata*, Schnitt durch Ei mit ausgewachsenem Ei. *Gw* Gonophorwand, *o* Ei, *k* Keimbläschen, *nz* Nährzellen. LEITZ Oc. I, Obj. hom. Immers.  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 6. *Tubularia coronata*, Kerne der Nährzellen. LEITZ Oc. III, Obj. hom. Immers.  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 7. *Tubularia coronata*, Pseudozellen. LEITZ Oc. III, Obj. hom. Immers.  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 8. *Tubularia coronata*, Schnitt durch ein Gonophor mit sich auflösenden Nährzellen. Die Bezeichnungen wie in Fig. 5. LEITZ Oc. I, Obj. hom. Immers.  $\frac{1}{2}$ .

#### Tafel 5.

Fig. 9. *Tubularia indivisa*, Querschnitt durch *b—b* Fig. 1. *sl*<sub>1</sub> Stützlamelle des Septums. Vergr. 100  $\times$ .

Fig. 10. *Tubularia indivisa*, Querschnitt durch *c—c* Fig. 1. *p* Perisark. Vergr. 90  $\times$ .

Fig. 11. *Tubularia indivisa*, Querschnitt durch *d—d* Fig. 1. *p* Perisark. Vergr. 100  $\times$ .

Fig. 12. *Tubularia coronata*, Längsschnitt durch ein Gonophor. *sp* Spadix, *o* junge Eier, *nz* Nährzellen. Vergr. 150  $\times$ .

Fig. 13. *Tubularia coronata*, Schnitt durch ein Gonophor. *o* Ei mit Keimbläschen *k*, *sp* Spadix, *nz* Nährzellen. Vergr. 135  $\times$ .

Fig. 14. *Tubularia coronata*, Schnitt durch ein Gonophor. *sp* Spadix, *o* Ei, *nz* Nährzellen desselben, *nz*<sub>1</sub> Nährzellen eines später sich entwickelnden Eies, *act* Actinula (nur das Ektoderm ist getroffen), *t* Tentakel derselben. Vergr. 100  $\times$ .

Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

## The Birth-period of *Trichosurus vulpecula*.

By

**J. Beard, D. Sc.,**

University Lecturer in Comparative Embryology and in Vertebrate  
Morphology, Edinburgh.

---

With Plate 6.

A year ago, in a memoir <sup>1)</sup> dealing with and establishing the existence of a corresponding phase in the development of various Vertebrates from fishes, such as *Scyllium* and *Raja*, to mammals, such as the rabbit, pig, and man, it fell to me to examine, and fix by comparison, the period at which a marsupial, *Didelphys virginiana*, is born.

It is well-known, that we are indebted to the classic memoirs <sup>2)</sup> of SELENKA for an account of the embryonic history of this form until its birth, and it was from an examination and tabulation of his finds concerning the degree of development of the new-born opossum, that I was able to show, that the animal enters the world at a period of its life, when its degree of development is about the equivalent of that of a *Scyllium*-embryo, which is just taking, or about to take, yolk into its gut, of that of a rabbit-embryo, which is just commencing to use its allantoic placenta, of that of a pig-embryo, corresponding to KEIBEL's <sup>3)</sup> fig. 68, or of that of a human embryo of some 45—47

---

1) BEARD, J., On Certain Problems of Vertebrate Embryology. Jena, Gustav Fischer, 1896.

2) SELENKA, E., Studien zur Entwickl. der Thiere, Hft. 4 u. 5.

3) KEIBEL, F., Studien zur Entwicklung des Schweines, II, in: Morph. Arbeiten, V, 5, pp. 17—168, 7 plates.

days, etc. Thus, for the first time the period of birth of a non-placental mammal was determined, and the reasons accounting for the birth taking place at such an early period of development, as gauged by the standard of Eutherian mammals, were set forth at length. For an account of these grounds, which appear to have been established beyond question or cavil, the reader may be referred to the work already cited.

A study of SELENKA's memoir certainly satisfied me completely, that the birth of the opossum happened, when the embryo had reached that phase of the development, which I have termed the critical period; that it did not take place before, or after, this epoch, but in the phase itself.

It was demonstrated in the "table of comparisons", that its organs were then all laid down, and that, from a comparison with *Raja* and *Scyllium* etc. of corresponding phases, the phrase, in 1895 first applied to *Raja*, could appropriately be used regarding the new-born opossum, i. e. that it was "now making for the adult form".

It was laid down, on the authority of SELENKA, that the new-born opossum had acquired a definite body-form, that the snout had adult characters, that the anterior limbs were well-developed and clawed, that JACOBSON's organ was formed, that the permanent kidneys were present but small, that the sex was established, that mammary glands and hair-follicles were in existence, and that, thus, the animal was a mammal, etc. <sup>1</sup>).

On one or two points SELENKA's work gave no information, and to obtain a knowledge of these, but, more especially, to test my conclusions as to this birth at the critical period, and, if possible, to establish them on a broader and still firmer foundation I was very desirous of examining a new-born non-placental mammal myself. An opportunity of doing this came sooner than was expected.

During the past winter Dr. R. BROOM, who has spent several years in New South Wales, and who during this period has devoted much time and labour to the study of marsupial morphology, came home to Edinburgh. Among his collections there is a very fine series of marsupial embryos, more particularly of *Trichosurus vulpecula*, the vulpine phalanger.

Dr. BROOM very generously placed two embryos of the latter at my disposal, allowing me to photograph and section them with a view

---

1) loc. cit. pp. 22 and 74, 75.



to a publication of the results. For this welcome kindness my thanks may be here expressed.

The two embryos are described and their degrees of development recorded in the following pages, and in an appended table. The embryos were chosen out of a fair series by Dr. BROOM himself with a view to my special requirements. No better choice could conceivably have been made; for, while the one embryo (A) was a uterine specimen only slightly younger than one newly-born, the other (B), on the testimony of Dr. BROOM — and this was confirmed by the sections — had only recently been born, certainly not more than 2 or 3 hours. In neither case were the membranes preserved, and thus no examination of them could be made. I have, however, Dr. BROOM's assurance, that in this form no allantoic placenta is developed, a point upon which it is necessary to be certain in view of HILL's discovery<sup>1)</sup> of such a placental connection in *Perameles obesula*. In the younger embryo the remains of the membranes, chiefly of the amnion, were still attached, and in the one newly-born the torn remnants of the umbilical cord were still present.

---

### Description of the uterine Embryo.

Embryo A, uterine specimen with remains of membranes (Fig. 1, Pl. 4). Greatest length in the preserved condition 14 mm, N. L. about 12,5 mm.

Externally. The head is much bent. The snout is marked. No lachrymal grooves are visible, a circumstance explained by the sections. The lips are fused together<sup>2)</sup> at the sides. The mouth is open and the tongue projects. The digits are well-marked, especially those of the fore-limb, and in the latter are clawed. The arms are flexed, but not as markedly as those of the older embryo. The hind limbs are nothing like as far developed as the anterior appendages, the digits of the foot are only barely indicated, the limb itself is not flexed. These latter are points, which have struck every student of marsupial embryos, and they have been commented upon by MECKEL, OWEN and others.

---

1) HILL, J. P., Prel. note on the occurrence of a placental connection in *Perameles obesula* etc., in: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, V. 10, p. 578—581, 1895.

2) As originally described by W. LECHE, but wrongly stated to first occur after birth.

The embryo was cut up into transverse sections, the head being cut separately from the rest.

In section. There is a well-marked dental ridge in both upper and lower jaw, and this has grown some distance inwards, but no tooth-germs are as yet differentiated. The degree of tooth development is nothing like so advanced as in the older embryo (B).

The tongue is rather rounded in section, in which respect it differs from that of the second specimen.

JACOBSON'S organ is formed and the choana is open. The lachrymal duct is a solid rod, which does not open into the nasal chamber.

Hair-follicles are present under the thick outer layer of the epidermis (epitrichium).

The eye. The lens has a thick anterior wall, and the cells of its posterior wall are elongated, but no formation of lens-fibres has yet taken place. The retina is about half pigmented.

The external ear is formed, but is entirely covered over by the thick epitrichium. The external auditory meatus is filled with epidermal cells. Sacculus and utriculus are present, and the semicircular canals are formed.

The nasal cartilages are differentiated, and there is a cartilaginous lower jaw.

There is as yet no budding in the hypophysis. The epiglottis is well-developed.

The thymus is developed. The clavicles are well-ossified at their outer ends and, partly, in the middle. There is no ossification at the inner ends, which are represented by a dense cell-mass. There is a cartilaginous sternum, and cartilaginous ribs are laid down.

The skeleton of the anterior limb is cartilaginous, and there are well-marked claws on the digits of the hand.

The red blood-corpuscles are, of course, nucleated. In the heart the foramen ovale is an open network. The lungs are well-advanced, and there are alveoli, but they naturally occupy far less space than those of the newly-born foetus.

The notochord is very small in section. There are well-formed cartilaginous vertebral centra and cartilaginous neural arches<sup>1</sup>).

The diaphragm is still somewhat incomplete posteriorly. The oesophagus has a complete lumen, stomach and pancreas are formed,

---

1) Posteriorly, i. e. behind the thoracic region, neural arches are not so well-formed.

and there is an enormous liver. There is a double loop of the intestine lying in the umbilical cord as in all higher Vertebrates<sup>1)</sup>.

In the spinal cord the formation of the posterior fissure is not yet inaugurated.

The permanent kidney is in course of development and a few contorted tubules are present. The ureters are solid.

The sex of the embryo is not at all clear and, apparently, is not yet established. The Müllerian ducts are laid down for a short distance. The anus is still closed.

The foundation or rudiment of the mammary apparatus is obvious as (Fig. 4) a fold of the Malphigian layer of the epidermis on each side. The fold is filled in by horny epiblast, and, thus, is not visible in the entire embryo. The mammary pockets (KLAATSCH) are not nearly so well developed as in the older embryo.

The skeleton of the hind limbs is pre-cartilaginous (Vorknorpel), and the vertebral centra and neural arches in this region are in much the same condition. The digits of the hind limbs are not clawed, and they are not beyond the condition of those of similar embryos of higher mammals.

In this embryo, as in the older one also, there is a great contrast in degree of development between the fore and hind quarters of the body. This was long ago noted by MECKEL, OWEN, and others, and will be commented upon at a later stage.

### Description of the newly-born Specimen.

Embryo B. Recently born and with obvious remains of umbilical stalk (Fig. 2, Pl. 4). Greatest length in the preserved condition 15 mm, the head, as shown in the figure, being more raised than in the uterine embryo. N. L. about 12,5 mm, but not easily measured.

Externally. The head is raised, so that the chin-line is almost at right angles to the line of the ventral surface. The snout is well-marked, and the openings of the nostrils are very prominent. There is no lachrymal groove visible. The lips are fused together at the sides. The mouth is open, and the tongue, which is hollowed dorsally by the pressure of the teat, does not project. The fore-arm is completely pronated. The fingers are well developed and bear strong claws.

The hind limb shows hardly an appreciable advance on the con-

---

1) As originally described in pig- and dog-embryos by OKEN.

dition seen in the preceding embryo. The eyes and external ears are, as in the younger example, completely covered by the thick epitrichium.

The foetus was treated in the same way as the uterine form.

In section. There are now tooth-germs on the dental ridge, but no evidences as yet of enamel or dentine. The tongue is concave above in section, strong, and possesses well-developed muscles. Salivary glands are present. JACOBSON'S organ is fully formed, the choana is open and the olfactory organ in an advanced state of development. The lachrymal duct is hollow, and opens below into the nasal chamber.

There are hair-follicles, especially on the snout and the cheeks, under the epitrichium.

The eye. The retina is about half pigmented. Lens-fibres are in formation, but there is a considerable cavity in the lens. There are no rods and cones in the retina. The eye-lids are closed.

The external ear and meatus are formed, but both are covered by the epitrichium, which also fills the latter. The semicircular canals are complete, and the ear of the mammalian type.

There is as yet no ossification in the lower jaw. The hypophysis cerebri exhibits marked budding.

The trachea has well-developed cartilaginous rings. The thymus is fully formed. Largely ossified clavicles and a cartilaginous sternum are present, in addition to cartilaginous ribs.

The notochord is markedly constricted in the cervical and thoracic regions. The latter region greatly exceeds the abdomen in dimensions.

The entire skeleton of the fore-limb is cartilaginous, and there are powerful claws on the digits of the hand.

The red blood-corpuscles are still (apparently all) nucleated<sup>1</sup>). In the heart the foramen ovale is quite closed. The lungs are highly developed and possess numerous alveoli.

In the vertebral column there are well-marked cartilaginous centra and transverse processes. The cartilage of the neural arches reaches almost to the summit of the cord.

The diaphragm is only very slightly incomplete dorsally. The oesophagus has a wide lumen throughout its length. The stomach and some parts of the small intestine are full of a coagulum, probably milk, containing cells. The pancreas appears to be fully developed

---

1) This curious fact was first recorded by SELENKA for the newborn opossum.

and resembles very strikingly that of a *Scyllium*-embryo slightly over the critical phase.

In the spinal cord the formation of the posterior fissure, or septum, has only proceeded a slight distance, about as far as in a *Scyllium canicula* embryo of 34 mm, or as in a rabbit-, or mole-embryo, just over the critical phase.

The permanent kidney and ureters are fairly well-developed, and tubuli contorti are present. The Wolffian body or mesonephros is still persistent — according to SELENKA its activities continue in the opossum for some weeks after birth.

The sex is established, and the specimen under description is a male. The canal of the penis is not yet perforated, it is filled with cells. The Müllerian ducts are formed for part of their course. The rectum is open.

The foundations of a mammary apparatus are present (Fig. 5). The epipubic cartilages appear to be present. The hind limbs and hinder portion of the body show hardly an appreciable advance on the younger embryo. The cells of the umbilical cord are not shrivelled up.

---

The characters of the two embryos have been described in much greater detail, than is usual in embryological research; but, undoubtedly, there are some points, about which nothing has been said. In explanation it may be stated, that the preparation of the sections entailed so much labour, that, after they were ready for examination, only a few evenings could be devoted to their study, when they left my possession. Few embryologists have ever been in a position to work through such series of marsupials at all, and, therefore, one ought to be sufficiently grateful for the opportunity, all too short in its duration, yet long enough to establish the essential facts. And, indeed, this latter was all, that I wished to be able to do. No doubt, had more time been available, greater detail might have been aimed at, though in essentials the results would have remained the same.

In many respects the present short paper will be found to supplement and complete SELENKA's fine description of late uterine and newly-born opossums, and it can claim to be an advance on his work, in that, for the first time, it becomes possible to compare together in all essential points a marsupial embryo just prior to birth and a newly-born form.

In order to render this comparison easier, and to make additions

to the list published in a former memoir<sup>1)</sup>, the characters of the two embryos have been drawn up in tabular form, and the resulting table has been appended to the present writing.

It will be noticed both from the table and from the description, that the newly-born *Trichosurus* possesses only organs and foundations of organs present before birth, i. e. in the uterine specimen. This is a result of some importance; for, when taken along with the fact, that in the new-born form all the foundations of organs are in existence and none wanting, it shows, that the animal is not born, until the foundations of all the organs are laid down, i. e. until the embryo is complete.

Furthermore, it is clear, that, whilst in some respects the newly-born specimen presents an advance on the uterine embryo, the differences, though important, are but slight, and only appreciable ones in the cases of a few of the organs.

This proves, that the gap between the two forms is a very narrow one, and this is also established by other considerations. The two specimens are very similar in size, the apparent difference being practically entirely due to the raising of the head in the pouch-foetus. The birth could only have been quite recent, when the foetus was preserved; for the umbilical cord was still largely existent, and its component cells had not shrivelled up. Moreover, although the milk-nutrition had begun, and although the gut contained milk, no complete digestion of this milk had taken place.

All these things together furnish a body of evidence tending to prove the interval between the two embryos to be a very small one, the one embryo standing only a little beyond the birth-point, the other only slightly before it.

This is a result of extreme importance; for, as will be presently demonstrated, it establishes the coincidence of birth- and critical periods in *Trichosurus vulpecula*.

The uterine embryo falls very slightly short of fulfilling the conditions of the critical phase, now established in a number of other forms. Though the foundations of all its organs are present, certain requisites of the critical period are still lacking. Thus, the head is not raised, the fore-arm is not sufficiently flexed, the lachrymal duct does not open into the nasal chamber, the formation of the posterior fissure is not initiated, and the sex is not established.

---

1) On certain Problems of Vertebrate Embryology, Jena 1896, p. 72—77.

In other points the embryo fulfils the requirements of the critical period, and in those, in which it is wanting, the advance required to bring it to the critical period could a priori be very quickly effected.

It may, therefore, be concluded, that the uterine embryo A is just verging on the critical period. The new-born foetus B, on the other hand, fulfils all the requirements of the critical period, but it does rather more. As marking the critical period may be noted the raising of the head, the complete flexure of the fore-arm, the opening of the lachrymal duct into the nasal chamber, the establishment of sex, and, most important of all, the commencing formation of the posterior fissure of the cord. My work of the past year, which has covered a large ground, and which for that reason alone cannot be quickly published, has, among other results, revealed, that in those cases, in which the beginning of the new mode of nutrition can be definitely fixed, this point marks the end of the critical period.

In the newly-born foetus of *Trichosurus* the mammary nutrition has been established, but only recently, and certainly for not more than 2 or 3 hours previous to the death of the foetus. Moreover, the formation of the posterior fissure is not merely initiated, it has advanced slightly beyond the starting point, and may be compared, as, indeed, the total of the organisation of the foetus may also be, with the condition in a *Scyllium canicula* embryo, in which yolk has just entered the spiral valve, the homologue of the small intestine.

Thus, it appears, that this foetus has just emerged, or is just emerging, from the critical period; and, as the unborn embryo is just about to enter it, there being but slight differences between them, it is thereby established that in *Trichosurus vulpecula* the critical phase must begin immediately before birth takes place, and that it must end soon after the animal is born, within an hour or two of birth, with the initiation of the new nutrition, that afforded by the mammae. The result may be stated shortly in these terms: the critical and birth-periods coincide in *Trichosurus vulpecula*.

This statement is absolutely correct, when the sum-total of the organisation of the *Trichosurus*-embryo at the birth-period is taken into account, but it must be pointed out, that in one or two respects the marsupial presents differences, when compared with a critical rabbit, pig, sheep, or even with a dog-fish of the critical period.

These divergences might become difficulties, if they were in essential points, more particularly if they related to the nervous

system, and if they were of a nature, that no reasonable and simple explanation of them could be given.

As compared with corresponding conditions in the rabbit, or pig, they are as follows.

The fore-limb is better developed and stronger, the digits are long past the webbed state, being quite separate and furnished with sharp claws.

While in the abdominal region the vertebral column exhibits no advance on the condition in Eutherian embryos of the critical period, in the neck and thorax it is markedly further developed than in these latter; and, moreover, whereas in no other cases known to me is the skeleton at the critical period other than cartilaginous, in the marsupial, as exemplified by *Trichosurus*, there is at this epoch bone in the form of a largely ossified clavicle. A similar observation in *Didelphys* or *Hypsiprymnus* has not been recorded by SELENKA, who describes the skeleton of the newly-born pouch-specimens as entirely cartilaginous, but in all probability the ossified clavicle was overlooked.

In all other respects the newly-born non-placental marsupial agrees with other embryos of the end of the critical period.

The differences just noted are all bound-up with the better degree of development of the neck-region and thorax, as compared with the abdomen, and are undoubtedly in correlation with the pouch-life of the organism. It should be added, that this has not escaped the attention of any of those, who have studied and examined new-born marsupials, indeed, it was long ago commented upon by MECKEL and OWEN.

A similar, though far less accentuated, difference in the degree of development between anterior and posterior regions of the trunk is, indeed, noticeable in other mammalian embryos of the critical period, and even in those of fishes, such as *Scyllium*. But in marsupials the divergence is very pronounced. How can this be accounted for? As VON BAER remarks: "was sich immer wiederholt, kann nicht von Zufall oder vorübergehender Laune bedingt sein, sondern muss von einer Nothwendigkeit abhängen".

What is the necessity in this case? Non-placental marsupials are destined to be born into the world in a very ill-developed, though not, as usually stated, "incomplete" condition. If the term "critical period", which has been applied by me to this epoch of the development in other forms, have, as I have maintained, physiological as well as morphological, force, it must be emphatically a critical time in the life-history of a non-placental marsupial. The animal is



expelled from the maternal uterus, lifted up by the mouth of the mother, and applied to the teat<sup>1</sup>).

The young one must have at least strength enough to grasp the teat with its mouth, the anterior region of the body must be sufficiently developed to support the weight of the abdomen<sup>2</sup>), when hanging on the teat. But what explains the ossification of the clavicle? According to Dr. BROOM, who has had unusual opportunities of observing newly-born marsupials of several genera, the young animal, when removed from the teat, makes constant "clawing" movements with its fore-limbs. These undoubtedly fulfil two purposes, they enable the foetus to get possession of the teat in the first instance, when applied to it by the mother, and they enable it to retain its hold once there.

The possibility of such movements of the limbs postulates a certain degree of development of muscles and skeleton. The effecting of these movements, then, requires the ossification of the clavicle and the advanced development of the vertebral column and neural arches.

Thus, all the points of difference are such as are easily explicable, as due to the conditions, for which the embryo must be prepared, by the time the birth-period arrives. They are all special adaptations to the necessities of the pouch-life, and they do not in any way negative the existence of the critical period in the life-history of a marsupial, or its coincidence in non-placental forms with the birth-period. Although, as a general, nay, almost universal, rule, the degree of development at the critical period is about the same<sup>3</sup>) in various vertebrates, this is brought about by extrinsic, rather than by intrinsic, circumstances, and it would not be very incorrect to describe it as more a coincidence than a necessary condition.

What really determines the critical period, as was insisted a year ago, is the state of the embryo as a whole, and not the histological condition of some one or more organs of secondary importance.

The critical period in a morphological sense is that epoch of the development, when all the parts of the organism are first present as

1) OWEN, R., Marsupialia, in: TODD's Cyclopaedia, 1839—1847, p. 322—323.

2) It has been pointed out to me, that there is a decided advantage in keeping down the weight of the abdomen in the newly-born foetus.

3) So far I have always carefully avoided saying, that it was exactly the same, and on a former occasion the word "about" was employed as intentionally as in the above passage.

the foundations or "Anlagen" of all the organs; it is that state, when epigenesis is ended, and evolution or unfolding is beginning; it is that point, where the individuality of the organism is first attained, when it has acquired a something setting it down as the embryo of some particular form, and — the wording is important — when it is first beginning to resemble its progenitors. It then bears no absolute likeness to them, but it is just beginning to look like them<sup>1</sup>).

---

As already stated, a comparison of the table relating to the opossum in my former memoir with that regarding *Trichosurus* in the present contribution will convince the reader, that at birth these two forms are practically in all essentials in corresponding phases of development. This fact may, indeed, be accepted as having already been established by the researches of SELENKA for the opossum and *Hypsiprymnus*, i. e. for an American and an Australian form. Certainly, and I have formerly quoted the same passage, SELENKA states that "in der Ausbildung des Körpers und der Organe" the latter "etwas zurücksteht" as compared with the opossum. The state of a few organs at birth viz. lungs, mesonephros, and permanent kidney, is recorded, but neither these, nor the newly-born form itself, present any appreciable divergences, when compared with *Trichosurus*, and, regarding the remaining organs, the reader is referred to the description of the newly-born opossum. Under these circumstances there appears to be no escape from the conclusion, that in *Hypsiprymnus* also the birth takes place at the equivalent of the critical period of other forms. So far as the facts are available regarding *Hypsiprymnus*, they all tend to prove this, and it may be asserted, that not one of them is open to any other interpretation. The significance of this

---

1) In certain forms it is a matter of great ease to pick out from a fair series of progressive embryos the one, which must be in the critical period. Of external characters the following, if they can be got, are good land-marks to go by: — the mammary line has just entirely disappeared, and has left a certain number of well defined milk-points, the lachrymal groove has quite disappeared, hair-follicles are visible on some parts of the face, the eyes are ovoid and no longer rounded (KEIBEL), the fore-arm is flexed and the digits of the hand are easily made out. Sometimes all these tests cannot be obtained, as in the sheep, where a mammary line is never developed, and practically hardly one of them can be applied to marsupial embryos.

result should not be under-estimated. When the coincidence of birth- and critical periods can thus be established in non-placental marsupials, so widely separated as *Didelphys*, *Trichosurus* and *Hypsiprymnus*, the conclusion appears warranted, that in all non-placental marsupials the same coincidence of birth- and critical periods must obtain.

It is, at any rate at the present day, a necessity, from which no escape is possible, that in non-placental marsupials the birth should take place at the critical period. Prior to this it cannot happen, if only because before then the embryo is incomplete. Subsequently to this it cannot be delayed, because at the critical period, unless a new form of nutrition be in existence, the embryo runs a danger of starvation, if it remain in utero. The condition necessary for further uterine life is, that prior to the critical period the formation of an allantoic placenta should have been initiated, so that this organ may begin to provide for the nutrition of the foetus, as soon as other sources of nutrition, i. e. the trophoblast, begin to fail. As I have previously pointed out, the trophoblast must, and does, begin its degeneration, when the critical period is reached, and in all the cases yet examined by others or by myself at this period the allantoic placenta, if developed, begins its functions. It is not necessary, that the allantoic placenta should be fully developed at the critical period, but unquestionably in those cases I have studied there is a slight placenta at the critical period, and in sheep and pig, as will be demonstrated elsewhere, the capillaries of this begin to be formed only slightly before the critical period.

A year ago it was stated, that "an allantoic placenta is never, and can never be, developed much, if at all, before the critical period is reached" <sup>1)</sup>.

Here two alternatives were suggested, that the placenta might to be formed at the critical period, or that this might happen slightly before the period. The latter is what is actually realised, and now it appears to me even a priori the more likely. An allantoic placenta is after all an organ of the embryo <sup>2)</sup>, and, as such, its foundation <sup>3)</sup> must be present by the time the critical period is reached, and, if

---

1) BEARD, J., Certain Problems of Vertebrate Embryology, 1896, p. 46.

2) To describe it as "an organ of the chorion" is no explanation. Its initiation means the commencing degeneration of the latter.

3) The essential part of the placenta is, practically, not the allantois itself but the allantoic capillaries.

the embryo is not to be starved, some of its capillaries must be ready to come into function at that epoch<sup>1</sup>).

Therefore, in my former tables it would have been more correct to have said "commencement of functional period of allantoic placenta" instead of "formation of allantoic placenta".

This question, regarding the initiation of the placental nutrition, has been here briefly considered, because one marsupial exists, and others there may be, in which the occurrence of an allantoic placental connection is now known. The results obtained by HILL, the discoverer of this placenta, are not yet available in extenso, and, though he has kindly furnished me with short accounts<sup>2</sup>) of his embryos, I do not feel at liberty to anticipate his work. So much I believe myself allowed to say, that the newly-born *Perameles obesula* is over the critical period, and this is proved by, among other things, the circumstance, that ossification has then set in the lower jaw.

This fact of the post-critical birth in *Perameles obesula* has been mentioned, in order to anticipate a possible objection, that a marsupial may have an allantoic placenta, and none the less be born at the critical period. The only case known disproves this, and I hold it to be impossible, that it should be so, if the allantoic placenta had a functional period of any length whatever.

### *Macropus thetididis* — Pouch-specimen.

Through the kindness and generosity of Dr. BROOM, in presenting this interesting object to me, I am enabled to add notes on the degree of organ-development in a specimen somewhat older than the newly-born *Trichosurus*. Before cutting the object I had hopes, that it might turn out to be as young as the latter, but these proved to be false. Although it presents no very great advance on the older *Trichosurus*, it is not so near the birth-period as the latter. The umbilical cord had quite disappeared, and the epitrichium, though still present, was not so thick as in the other two. Moreover, it appeared to be being gradually shed.

---

1) The duration of the critical period in mammals is proved by the fact, that of all epochs of the development it is the one, of which embryos are most easily obtained from pregnant females taken at random. This duration indicates, so I conceive, that the nutrition is none too abundant, and, that if not starving, the embryo is in a state of semi-starvation.

2) I have since examined his sections.

The specimen is depicted three times its natural size<sup>1)</sup> in Fig. 3. Its greatest length is 20 mm<sup>2)</sup>, and the "Nacken-Länge" about 18 mm.

Externally not very much is visible. The head is raised, the mouth open, the lips fused at the sides, the fore-limbs flexed, the digits of the hind-limbs are well-marked and characteristic, and the tail is large. The beast is, in fact, quite like a kangaroo.

The eye-lids are closed, and the external ears still lie under the epitrichium.

No hair-follicles are visible externally.

Internally, in section, the tongue is beset with papillae. It is deeply hollowed-out above for the reception of the teat. Tooth-germs are differentiating. Bone-formation has set in to some considerable extent in both upper and lower jaws, and a bony palate is in course of formation. The hypophysis exhibits much budding.

There are very pronounced hair-follicles on the snout. Salivary glands are well-developed. An intra-narial epiglottis is, of course, present.

There is much pigment in the retina, and the latter is in course of histological differentiation. The lens-cavity is almost obsolete.

There is cartilaginous auditory capsule, and the external auditory meatus is not yet open.

In the cervical region the formation of the posterior fissure or septum of the spinal cord has appreciably advanced, perhaps for  $\frac{1}{8}$ <sup>th</sup> of its length (Fig. 8), in the posterior end of the thoracic region for rather more, about  $\frac{1}{6}$ <sup>th</sup> (Fig. 7).

There is a well-ossified clavicle, and ossification has commenced in the humerus.

The blood-corpuscles are mainly nucleated.

The mesonephros is still a prominent structure, while the permanent kidney is small. The specimen is a female. There is a marked formation of two pairs of mammary pockets (Fig. 6).

The pelvis and femur are cartilaginous, and there are well developed epipubic cartilages. The head and thorax still greatly exceed the abdomen. In other points, so far as I can see, the animal presents no appreciable advance on the newly-born *Trichosurus*.

### The Development of the Mammary Apparatus.

The three specimens described in the preceding pages present us with three progressive stages in the formation of the pouch and

1) Preserved size.

2) Mr. J. P. HILL has a specimen of *M. thetidis* in the act of being born. It measures nearly 18 mm G. L.

mammae, or, seeing that the two are in close association in marsupials, of the mammary apparatus.

In various contributions KLAATSCH<sup>1</sup>) has given us a good deal of insight into the relationships of three important structures, the mammae, the mammary pockets, and the marsupium.

But, although from the side of comparative anatomy he has elicited much of their history, so far the development in any Metatheria has not been recorded. The series of stages afforded by the three specimens of the present paper does not extend to a period of the development sufficiently late to yield a complete picture of the development of the mammary apparatus, none the less, the oldest stage of the three (*M. thetidis*) is so far advanced, that it is not difficult to gather, of what nature the subsequent changes must be, in order that a pouch, containing mammary glands, may be formed.

As OSCAR SCHULTZE<sup>2</sup>) has demonstrated, in many Eutherian mammals the development of the mammary apparatus is initiated by the formation, on each side of the body, of an epiblastic thickening, the mammary line<sup>2</sup>). This structure is met with in stages, somewhat pre-critical, in rabbit, mole, pig, etc. and possibly in man (HUGO SCHMIDT) and, whilst present in the pig, it is absent in other Ungulata (SCHULTZE).

No mammary line, properly speaking, is, so it would appear, laid down in *Trichosurus*, which possesses only two mammae, and the formation of the apparatus begins somewhat before the critical period in the shape of an inward proliferation of the Malphigian layer on each side of the groin-region and beneath the thick epitrichium (Fig. 4).

In the newly-born pouch-foetus the proliferation has resulted in a somewhat conical eminence on each side, filled with cells of the Malphigian layer (Fig. 5).

*Macropus thetidis*, of which the third specimen is a representative, possesses in the adult condition two pairs of mammae, and this increased number naturally gives rise to other conditions in the development.

In the specimen, a female, the apparatus is represented by two

---

1) KLAATSCH, H., Zur Morphologie der Säugethierzitzen, in: Morph. Jahrb., V. 9, 1883. — Ueber die Beziehungen zwischen Mammartasche und Marsupium, in: Morph. Jahrb., V. 17, 1892. — Ueber Marsupialrudimente bei Placentaliern, in: Morph. Jahrb., V. 20, 1893, p. 276—288. — Studien zur Geschichte der Mammorgane, in: SEMON'S Zool. Forschungsreise, V. 2, Lief. 2, 1895.

2) Identified by KLAATSCH as a "marsupial ridge".

pairs of depressions, mammary pockets, lying beneath the epitrichium, and filled with cells.

In Fig. 6 one pair of these is depicted, and the other, lying immediately in front, in the groin-region, is quite similar. At the base of each depression there is nothing else comparable in appearance to a "milk-point" of, say, a critical or post-critical pig.

In such a form as *M. thetidis* it appears undoubted, that the development proceeds very much after the fashion supposed by KLAATSCH, the first indication being in the form of two subepitrichial thickenings of epiblast on each side, comparable to the milk points of SCHULTZE, and termed by KLAATSCH mammary pockets.

At the base of each of these at a later stage there arises, in all probability, a mamma, and the confluence of these mammary pockets yields, as KLAATSCH has insisted, the pouch or marsupium. The latter author has also shown, that the milk-points of SCHULTZE, projecting at first from the surface, afterwards sink in and form mammary pockets. As, strictly speaking, these in Eutheria never get beyond the condition of mammary pockets, as they never come together to form a common receptacle, the marsupium or pouch of Metatheria never arises in Eutheria, and the mammary apparatus of the latter is arrested in development, and never reaches the stage attained in most marsupials.

As I have elsewhere demonstrated<sup>1)</sup>, the pouch of the Metatherian ancestry was lost in Eutheria, if it ever existed, by the adoption of a gestation of two critical units, as an advance on that of one unit characteristic of almost all Metatheria. It is now of interest to notice, that this loss was brought about simply by its non-formation with the persistence of the mammary apparatus on the level, which immediately precedes its formation in marsupials.

This conclusion is not at all in harmony with the views of KLAATSCH (in: *Morph. Jahrb.*, V. 20, pp. 276—288), who regards SCHULTZE's mammary line as the representative of a rudimentary pouch. He, therefore, terms it the "marsupial ridge" (p. 286).

The incorrectness of his conclusion is proved 1) by the fact, that the mammary line, or "marsupial ridge", arises in development before the milk-points, or mammary pockets, and 2) by the circumstance, that the latter do not arise, as indicated in his text-figure 2 b (p. 287),

---

1) BEARD, J., *The Span of Gestation and the Cause of Birth*, Jena, Gustav Fischer, 1897, p. 47.

along the inner side of the ridge, but along its central portion. The examination of a pig- or rabbit-embryo, corresponding to KEIBEL's figs. 26 and 27 of the "Normentafel" will convince anyone of the truth of this. But — and this is the crucial point — KLAATSCH himself (rightly) derives the marsupium from the mammary pockets, and he distinctly postulates the mammary pockets as the forerunners of the pouch (in: *Morph. Jahrb.*, V. 17, p. 487), the latter being with regard to the former a secondary structure.

This being so, it would seem to follow, that the mammary pockets must first be laid down in the development — as they unquestionably are in the forms described in this paper — before a pouch can arise from them.

KLAATSCH assumes this to hold good for marsupials, but, when he comes to interpret the developmental facts of Eutheria, such as pig and rabbit, he reverses the order of events, and makes the rudiment of the pouch, his "marsupial ridge", arise before the milk-points

Table of Characters of late uterine and

Name	Measurements	Form of body	Chorda and vertebral column	Nervous system	Eye	Nose
Emb. A Uterine	G. L. 14 mm. N. L. about 12,5 mm	Body complete externally. Head bent. Mouth open. Arms somewhat flexed. Digits of hand marked and clawed. Hindlimbs imperfect. Digits barely indicated.	Chorda small. Marked cartilaginous arches and centra in neck and thorax.	Formation of posterior fissure not yet initiated.	Retina half pigmented. Cellular lens.	JACOBSON'S organ formed. Choana open.
Emb. B Newly-born	G. L. 15 mm. N. L. about 12,5 mm	Body complete and like that of a mammal. The animal much resembles a new-born opossum. Head raised. Arm quite pronated. Digits and claws very pronounced. Hindlimbs etc. much as in preceding.	Marked constriction of chorda. Neural arches almost complete.	Formation of post. fissure well initiated.	Retina half pigmented. No rods and cones. Formation of lens fibres.	As in preceding.



or mammary pockets, out of which it is supposed to have taken its first origin. Since the development, as far as the formation of mammary pockets, is very similar in both Metatheria and Eutheria, i. e. as far as a stage antecedent to the formation of a pouch, there is no escape from the conclusion drawn above. The mammary line of SCHULTZE has probably no greater significance than any other developmental structure, which, first appearing as a distinct line or ridge, afterwards becomes broken up into a number of separate entities.

It appears, therefore, to be clear that the mammary apparatus of such a typical Eutherian mammal as the pig, in which it is better developed than elsewhere <sup>1)</sup> among the Eutheria, remains in reality at a stage of development lower than in a typical marsupial, or in other words, that the mammary apparatus of Eutheria is, as compared with that of Metatheria, arrested in its development.

1) Except in *Centetes*.

### newly-born *Trichosurus vulpecula*.

Ear	Hypophysis	Mouth	Alimentary canal etc.	Urinogenital system	Skin and skeleton	Nutrition
Semicircular canals complete. External ear and external auditory meatus.	No budding.	Dental ridge. Tongue rounded.	Cartilaginous epiglottis. Thymus formed. Oesophagus open. Lungs with alveoli. Pancreas. Large liver.	Permanent kidney in formation. Ureters solid. Müllerian ducts for a short distance. Sex indifferent. Anus closed.	Thick epitrichium. Hair-follicles on snout and cheeks. Rudiment of mammary apparatus. Skeleton cartilaginous, except partly ossified clavicle.	By yolk-sac placenta or trophoblast.
As in preceding.	Marked budding	Tooth germs. Tongue hollowed above. Salivary glands.	Cartilaginous rings to trachea. Thymus formed. Well-developed and extensive lungs.	Permanent kidney well-formed. Ureters. Müllerian ducts partly formed. Sex established. Anus open.	As in preceding but all rather more pronounced.	By mammary glands.

## Description of Plate.

---

### Plate 6.

Fig. 1. Uterine specimen (A) of *Trichosurus vulpecula*. G. L. 14 mm, N. L. about 12,5 mm;  $\times$  4. *mb* remains of foetal membranes.

Fig. 2. Newly-born pouch specimen (B) of *Trichosurus vulpecula*. G. L. 15 mm, N. L. about 12,5 mm;  $\times$  4. *u. c* umbilical cord.

Fig. 3. Pouch-foetus of *Macropus thetidis*. G. L. 20 mm, N. L. about 18 mm;  $\times$  3.

Fig. 4. Part of a transverse section of abdominal wall in pelvic region, to show proliferation of Malphigian layer (*m. l*) i. e. first formation of mammary apparatus. From embryo A, one side only shown. Magnif. ZEISS D, ap. oc. 4 = 230 diam.

Fig. 5. Similar section from foetus B, showing both sides. Magnif. ZEISS A, ap. oc. 4 = 100 diam.

Fig. 6. Similar section from pouch-foetus of *M. thetidis*. Magnif. ZEISS C, oc. 2.

Figs. 7 and 8. Sections of spinal cord of pouch-specimen of *M. thetidis*, Fig. 7 from thoracic, Fig. 8 from lower cervical region. To illustrate degree of formation of posterior fissure or septum. Magnif. ZEISS A, oc. 2 = 50 diam.

---

### Erklärung.

Auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. C. GROBBEN erkläre ich, daß meine obige in Triest begonnene Arbeit zwar im Laboratorium des I. Zoologischen Instituts der Universität Wien abgeschlossen wurde, aber Herrn Prof. GROBBEN erst nach Ertheilung des Imprimatur zur Einsicht gekommen ist, daher nicht als Institutsarbeit bezeichnet werden kann.

Wien, den 21. October 1897.

Dr. ADOLF STEUER.

---

# Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Stacheln von *Erinaceus europaeus*.

Von

**Dr. Hans Sprenger.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

---

Hierzu Tafel 7—9.

Die Entwicklungsgeschichte des Säugethierhaars hat von je her das Interesse der Anatomen und Zoologen in höchstem Maasse in Anspruch genommen, und eine stattliche Reihe von Forschern hat auf diesem Gebiet gearbeitet. Während nun aber die bisherigen Autoren vorzugsweise den Menschen oder unsere Haussäugethiere zum Gegenstand ihrer Untersuchungen machten, finden die übrigen in der Natur wild lebenden Säugethiere bezüglich der Entwicklung ihrer Haare sowie der Haarvariationen, der Borsten und Stacheln, verhältnissmässig nur wenig Berücksichtigung. So liegt z. B. über die Entwicklung der Igelstacheln nur eine einzige Arbeit vor und zwar von DAVIES (1). Doch beschränken sich die Angaben genannten Forschers vornehmlich auf die ersten Entwicklungsstadien, während die Ausbildung der Wurzelscheiden sowie des beim Igelstachel gerade so complicirt gestalteten innern Baues wenig oder gar nicht berücksichtigt wird. Ebenso wenig finden sich genauere Angaben in der Literatur über die histologische Structur der Stacheln; zwar wurden dieselben hie und da von den Forschern zum Vergleich mit herangezogen, aber eine wirklich zusammenhängende, eingehende Schilderung der histologischen Verhältnisse beim Stachel ist bisher noch von keinem Autor gegeben worden. So hoffe ich denn durch die vorliegende Arbeit ein wenig zur genauern Kenntniss sowohl des Baues als auch der Entwicklung der Igelstacheln beizutragen.

### Bau der Igelstacheln.

Man hat beim Igel die Stacheln und die Haare zu unterscheiden. Das Stachelkleid des Igels bedeckt den grössten Theil seiner Körperoberfläche, während die Haare nur am Kopf, an der Bauchfläche und an den Extremitäten vorkommen. Zwischen Haaren und Stacheln kann man nun zahlreiche Uebergangsformen nachweisen, aus deren Vergleichung sich erweist, dass die Stacheln nichts anderes als besonders stark ausgebildete Haare darstellen. Die Haare selbst sind meistens Grannenhaare der gewöhnlichen Form, doch trifft man mit ihnen vermengt auch gröbere, borstenartige, besonders an den Uebergangsstellen von der Seite zum Bauch, sowie auch feinere, die den Flaumhaaren ähnlich sind. Gut ausgebildete Spürhaare, wie man sie bei vielen Säugethieren vorn an der Schnauze findet, besitzt der Igel nicht.

Betrachtet man die mit Stacheln bedeckte Hautoberfläche eines Igels, so kann man darauf zwei Arten von Stacheln unterscheiden. Der bei weitem grösste Theil derselben besteht aus völlig ausgebildeten Stacheln, welche einen Cylinder darstellen, der sich gegen das obere und untere Ende verjüngt, so dass der aus der Oberfläche der Haut hervorstehende Stachelschaft spindelförmig erscheint. Oben laufen die Stacheln in ganz feine Spitzen aus; die unten am meisten verjüngt erscheinende Stelle befindet sich unmittelbar über der Oberfläche der Haut. Weiter nach abwärts zeigt der Stachel eine zwiebelartige Erweiterung, die den sogenannten Stachelkolben darstellt, der vollständig in der Haut sitzt. Die Form des Stachelkolbens ist mehr oder weniger kuglig. BRÖCKER (2) behauptet, dass das untere Ende der Igelstacheln spitzig sei, obwohl doch schon HEUSINGER (3 u. 4, 1822) die kuglige Form des Kolbens richtig beschrieben und abgebildet hat. Zwischen diesen völlig ausgebildeten Stacheln finden wir stellenweise junge, wachsende Stacheln. Der grösste Theil der jungen Stacheln befindet sich in der Haut, und nur das kleine spitze Ende ragt aus derselben hervor. Wir haben demnach zwischen völlig ausgebildeten und jungen, noch wachsenden Stacheln zu unterscheiden; es sind dies zwei Stadien im Stachelwachsthum, auf die wir späterhin noch genauer einzugehen haben.

Wie an jedem Säugethierhaar, so unterscheiden wir auch an dem Igelhaar resp. Stachel das eigentliche Haar und die dasselbe umgebende Wurzelscheide. Diese beiden Gebilde setzen sich ausschliesslich aus Epithelzellen zusammen, sind also rein epidermoidalen Ursprungs.

Einen gewissen Antheil an dem Bau des Stachels nimmt nun aber auch die Lederhaut, Cutis, indem sie sowohl eine den untern Theil des Stachels einschliessende Tasche bildet, den Blut- und Lymphgefässe führenden sogenannten Stachelbalg, Folliculus, als auch eine in das unterste Ende des Stachels eindringende, ebenfalls gefässhaltige Papille. Diese beiden Stücke sind bindegewebiger Natur, während dagegen der eigentliche Stachel nebst seinen Wurzelscheiden reine Epithelgebilde sind.

Gehen wir nun zunächst zur Beschreibung des eigentlichen Stachels über.

Wie das Haar, so setzt sich auch der Igelstachel aus drei verschiedenen Gewebstheilen zusammen, welche man Mark, Rinde und Oberhäutchen benannt hat. Diese drei Theile sind bereits in den tiefsten Partien der Stachelwurzel zu unterscheiden; weiter aufwärts, gegen den Schaft hin, sondern sie sich immer schärfer von einander ab. Rindensubstanz sowohl wie auch Marksubstanz zeigen beim Igelstachel ganz eigenthümlichen Aufbau.

#### Die Rindensubstanz, *Substantia corticalis*.

Betrachtet man einen Igelstachel, so kann man schon mit unbewaffnetem Auge an ihm deutlich eine zarte Längsstreifung beobachten. Bei einiger Vergrößerung zeigen sich diese Längsstreifen als Furchen von geringer Tiefe. Man zählt an jedem Stachel 22—25. Die zwischen je zwei Furchen bleibenden erhabenen Leisten zeigen eine nach aussen convexe Wölbung. Sie convergiren gegen die Spitze des Stachels zu, werden dabei immer schmaler und verschwinden, noch ehe sie die Spitze vollständig erreicht haben. Den auf der Oberfläche des Stachels bemerkbaren Furchen entsprechen der Länge nach verlaufende, nach dem Innern in die Marksubstanz hineinragende Fortsätze der Rinde.

Diese eigenthümliche Anordnung der Rinde lässt uns an einem Querschnitt unter dem Mikroskop folgendes Bild erkennen. Wir sehen einen Ring, dessen peripherischer Rand eine eigenthümliche Auskerbung zeigt, die der Ausdruck der vorher beschriebenen Längsstreifen und der zwischen den Vertiefungen befindlichen erhabenen Leisten ist. Von dem Ring aus sehen wir 22—25 Fortsätze in das Innere hineinragen, ähnlich wie bei einem Rade die Speichen; doch gehen diese Fortsätze nicht vollständig bis ins Centrum, schmelzen also nicht zu einem gemeinsamen Mittelpunkt zusammen, sondern endigen in einer gewissen Entfernung frei in der Marksubstanz. Bei näherer Vergleichung stellt sich übrigens heraus, dass dieser eigen-

thümliche Aufbau der Rindensubstanz bei den einzelnen Haargebilden nicht genau der gleiche ist. Je zarter letztere werden, desto weniger scharf treten die Furchen und erhabenen Leisten nach aussen sowie die Fortsätze nach innen hervor. So finden wir bei den Uebergangsformen zwischen Stacheln und Haaren, also bei den Borsten, die Furchen und Fortsätze nur ganz schwach ausgeprägt und sehen sie schliesslich bei den Grannen- und Flaumhaaren gänzlich verschwinden, so dass bei letztern die Rindensubstanz nur noch einen einfachen glatten Cylinder darstellt. Bezüglich des feinern histologischen Baues ist zu bemerken, dass das Gewebe der Rindensubstanz aus verhornten, stark abgeplatteten, spindelförmigen Epidermiszellen besteht, deren langgestreckte Kerne nur in der Gegend der Wurzel deutlich sich erkennen lassen, nach oben zu sich aber immer mehr verlängern und schrumpfen, bis sie nur noch strichförmig erscheinen und schliesslich nach der Spitze zu gänzlich verloren gehen. Durch Anwendung von gewissen Reagentien (5 proc. Kalilauge, besonders aber starke — 50 proc. — Schwefelsäure) lässt sich die Rindensubstanz auch in ihre einzelnen Elemente zerlegen. Behandelt man z. B. einen Stachel in der Wärme mit 50 proc. Schwefelsäure, so fängt er bald an zu quellen und sich zu lockern, so dass man durch Zerzupfen leicht die einzelnen abgeplatteten, lang ausgezogenen, spindelförmigen Zellen der Rinde isoliren kann. Bei stärkerer Vergrösserung erscheinen die einzelnen Rindenzellen aus einer Summe überaus feiner Fibrillen zusammengesetzt, die in ihrem Aussehen an Bindegewebsfibrillen erinnern, sich jedoch dadurch von ihnen unterscheiden, dass sie nicht wie diese durch Zusatz von Essigsäure quellen, sondern unverändert bleiben. Die Fibrillen sind der Längsrichtung der Zellen parallel gelagert. Man nennt sie nach WALDEYER (5) „Hornfibrillen oder Hornsubstanzfibrillen“. Genannter Autor sieht in diesen Fibrillen die letzten Formelemente der Rindensubstanz, im Gegensatz zu KÖLLIKER (6), welcher die eigentliche Rindenzelle, die ein ganzes Bündel von Hornfibrillen repräsentirt und von ihm mit dem Namen „Faserzelle“ belegt wird, als die Endelemente der Rinde bezeichnet.

Diese Fibrillen sind als Differenzirungsproducte des Zellprotoplasmas aufzufassen, da sie direct aus dem letztern hervorgehen. Dies beweist vor allem die allmähliche Entwicklung der Rindensubstanz. Als Matrix derselben dienen die rundlichen Zellen, welche unten im Keimlager des Stachels auf der Papille und nur wenig darunter gelegen sind, während die Zellen, welche den Hals der Papille umgeben, die Matrix der innern Wurzelscheide und des Stacheloberhäutchens dar-

stellen. Indem nun jene Zellen, die bestimmt sind, später die Rindensubstanz zu bilden, weiter aufwärts rücken, verlängern sie sich in der Richtung des spätern Stachels, so dass sie eine ovale, später eine spindelförmige Gestalt annehmen. Gleichzeitig gehen auch ihre Kerne aus einer rundlichen Form in eine mehr längliche über, bis sie schliesslich sich abplatteten. Allmählich macht sich auch eine feinstreifige Beschaffenheit des Zellprotoplasmas nach der Spitze zu bemerkbar, die um so deutlicher hervortritt, je schärfer sich die Bildungszellen der Rindensubstanz durch ihre immer mehr sich verlängernde spindelförmige Gestalt gegen die abgeplatteten, zur Längsaxe des Stachels jedoch quer gelagerten Zellen der Marksubstanz einerseits und die ovalen, der innern Wurzelscheide angehörenden Zellen andererseits absetzen. Diese feinen Streifen sind nichts anderes als die vorher beschriebenen Hornfibrillen, die sich allmählich aus dem Zellprotoplasma differenzirt haben. Dass die Rindensubstanz der Haare aus feinsten Fibrillen besteht, hatte bereits HENLE (7) im Jahre 1840 nachgewiesen und gleichzeitig BIDDER (8) in eingehender Weise beschrieben. Letzterer Autor irrte jedoch darin, daß er jede seiner unmessbar feinen Fibrillen aus einer Zelle hervorgehen liess. Er fühlte allerdings den Widerspruch, der zwischen der Zahl dieser Fibrillen und der Zellen der Haarmatrix besteht, vermochte ihn jedoch nicht zu lösen.

Ausser dieser feinen, von den Fibrillen herrührenden Längstreifung bemerken wir in der Rinde noch zahlreiche Pünktchen sowie längliche, der Länge des Stachels nach angeordnete dunkle Flecke, die sich von den Streifen durch grössere Breite sowie dadurch unterscheiden, dass sie wie aus mehreren hinter einander liegenden Körnchen zusammengesetzt erscheinen. Diese Körnchen und Flecke können verschiedener Natur sein: entweder sind sie Pigmentkörnchen, oder sie rühren von kleinen, mit Luft erfüllten Hohlräumen her.

Das Pigment findet sich in der Rindensubstanz als gelöstes, so genanntes diffuses Pigment oder auch in körniger Form. Jeder Igestachel zeigt auf seiner äussern Oberfläche abwechselnd bald hellere, bald dunklere Partien ringförmig vertheilt. So erscheint die Spitze bis ungefähr zu einem Achtel der Stachellänge weiss oder leicht gelblich, darauf folgt eine Partie bis ungefähr zur Hälfte des Stachels von dunkel brauner bis schwarz-brauner Färbung, die übrige Hälfte bis ungefähr zum letzten Achtel zeigt wieder leichte, hell gelbe Färbung, während das letzte Achtel bis zur Wurzel dunkel braun erscheint. Die dunklen Partien enthalten viel körniges, tiefbraunes bis schwarz-

braunes Pigment, während in den lichten Stellen weniger dieses körnige Pigment sich vorfindet, sondern mehr das diffuse Pigment gleichmässig verbreitet erscheint. Nach BOCCARDI u. ARENA soll das körnige Pigment durch Verdunstung des gelösten Pigments entstehen, doch dürfte dies kaum richtig sein, da schon die Rindenbildungszellen ein körniges Pigment führen.

In Betreff des Vorkommens der Pigmente in der Rinde liegen zwei Möglichkeiten vor: einmal kann das Pigment innerhalb der Rindenzellen selbst sich befinden, dann aber auch zwischen den letztern. Die Meinungen darüber sind bei den einzelnen Autoren sehr getheilte. Während WALDEYER (9) behauptet, dass das Pigment sich in den Zellen vorfinde, sind UNNA (10), KÖLLIKER (6) und MÄHLY (11) entgegengesetzter Ansicht, indem sie es zwischen den Rindenzellen gelegen sein lassen. Ich möchte mich nach meinen Untersuchungen dahin aussprechen, dass das Pigment sowohl zwischen als auch in den Zellen sich vorfindet. Zunächst kann ich die Angaben WALDEYER's, wonach in dem untern, noch weichen Haarende das Pigment in den Bildungszellen gelegen sei, nicht bestätigen. Ich möchte mich hier vielmehr der Ansicht KÖLLIKER's anschliessen. Gerade in der Stachelwurzel, dem eigentlichen Keimlager der einzelnen Schichten, habe ich das Pigment zwischen den Zellen liegen sehen, und zwar sowohl in Form von mehr oder minder grossen Körnern sowie auch als Einschlüsse eigentlicher Pigmentzellen, deren Gestalt und Grösse ausserordentlich variabel ist. Man sieht sie als runde, ovale, spindelförmige sowie als verästelte, sternförmige Zellen, deren Ausläufer in den intercellulären Spalten um die Bildungszellen der Rindensubstanz herumziehen, so dass diese wie mit einem zierlichen, dunkel braunen Netz umgeben erscheinen. Erst später, weiter oben, nach dem Schaft zu, finden wir die Pigmentkörnchen im Innern der Rindenzellen; hier liegen sie in der Regel in länglichen oder rundlichen Gruppen um die Kerne herum, welche sie mehr oder minder gänzlich verdecken.

Ueber die Bildung des Farbstoffes in der Rindensubstanz sind die Untersuchungen immer noch nicht abgeschlossen. Etwas bestimmtere Angaben finden wir bei RIEHL (12); indessen sind wir über die eigentliche Entstehung des Haarpigments noch ebenso im Unklaren wie über die Pigmentstoffe des Körpers überhaupt. Nur so viel wird von allen Autoren übereinstimmend angenommen, dass das Haarpigment von Bindegewebszellen erzeugt wird.

Ausser dem Pigment ist in der Rindensubstanz auch Luft enthalten, welche in Form kleinster, zwischen den Rindenzellen gelegener



Bläschen, die bei durchfallendem Licht wie feine schwarze Pünktchen erscheinen und leicht mit Pigmentkörnchen verwechselt werden können, sich vorfindet. Diese überaus kleinen, punktförmigen Hohlräume finden wir entweder vereinzelt oder in hinter einander stehenden Gruppen angeordnet, so dass sie wie feine, der Längsaxe des Stachels parallel gelagerte Strichelchen erscheinen. Hier und da kommen aber auch grössere Lufträume vor.

Dass in der Rindensubstanz kleine Luftansammlungen sich vorfinden, ist schon seit längerer Zeit bekannt gewesen. Genauere Angaben darüber finden sich in den Arbeiten von THORMANN (13), PINKUS (14), MÄHLY (11); vor allem aber sind es KÖLLIKER (6) und WALDEYER (9), die diese Rindenluft einer eingehenden Betrachtung unterziehen.

Nach WELCKER (15) findet sich beim Faulthier sogar eine besondere luftführende Schicht in der Rinde, welche wie eine Art Korkmantel die solide Axensubstanz des Haares umgiebt.

#### Die Marksubstanz, *Substantia medullaris*.

Die Marksubstanz, das Mark, bildet den innersten, von der Rindensubstanz umschlossenen Theil der Stacheln und erscheint aus grossen, flachen, zelligen Elementen, den sogenannten Markzellen, zusammengesetzt, zwischen denen überall Luft vorhanden ist. Gegen die Spitze verliert sich das Mark, indem der Markcanal sich allmählich verjüngt, die Markzellen immer spärlicher werden und schliesslich gänzlich verschwinden, so dass der Endtheil des Stachels, die Spitze, nur aus einer soliden Masse von Rindensubstanz besteht. Das Mark der Igelstacheln und Haare zeigt einen ganz eigenthümlichen Aufbau. Zunächst ist hervorzuheben, dass der Markcanal, je feiner und zarter das Haargebilde ist, um so schmaler erscheint, während die Rindensubstanz in demselben Verhältniss auf Kosten der Marksubstanz an Mächtigkeit zunimmt. Während wir bei den feinen Flaum- und Grannenhaaren nur einen ganz engen Markcanal, umgeben von einer 2—3 Mal so starken Rindenschicht finden, wird derselbe, je mehr das Haar sich der Form eines Stachels nähert, allmählich immer weiter, die Rindensubstanz dagegen umgekehrt immer dünner, bis uns schliesslich bei einem gut ausgebildeten Stachel eine sehr weite Markröhre, umgeben von einem verhältnissmässig dünnen Rindencylinder, entgegentritt. Entnehmen wir einem Stachel mitten aus seiner Dicke einen Längsschnitt und betrachten letztern bei schwacher Vergrösserung unter dem Mikroskop, so sehen wir zunächst jederseits eine schmale Leiste von Rindensubstanz und zwischen diesen in ziemlich gleichen

Abständen weissliche, leicht gestreifte, quer verlaufende Lamellen, welche die ganze Markröhre in zahlreiche, über einander gelagerte, luftführende Kammern theilen. Diese Scheidewände verlaufen manchmal, jedoch nur selten, ganz einfach, in der Regel aber theilen sie sich und zwar bald mehr in der Mitte, bald mehr gegen die Peripherie hin in zwei oder mehrere Nebenlamellen, von denen die eine an die benachbarte Hauptlamelle tritt und somit eine Verbindung zwischen den einzelnen Hauptlamellen darstellt, während vielleicht die andere in der Nähe der Röhrenwandung wieder in mehrere, nach verschiedenen Richtungen hin laufende kleinere Blättchen sich spaltet, die schliesslich abermals in noch feinere Lamellen zerfallen können. Einen etwas andern Bau zeigt das Mark bei den Igelhaaren. Nicht bloss dass wir bei letztern, wie schon früher hervorgehoben wurde, eine bedeutend engere Markröhre finden, es zeigen auch die Septa nicht mehr eine so complicirte Anordnung. Statt eine so häufige Theilung einzugehen, verläuft eine grosse Anzahl von ihnen einfach von einer zur andern Seite, um hier mit der angrenzenden Rinde zu verschmelzen und so den Markcanal in eine Anzahl über einander geschichteter Maschenräume abzutheilen. Nur vereinzelt finden wir eine Spaltung des Septums und auch diese meist nur einseitig, so dass das betreffende Septum eine gabelartige Gestalt zeigt. Dabei ist im Allgemeinen der Querdurchmesser der einzelnen Scheidewände in den Haaren ein etwas grösserer als in den Stacheln.

Wie schon vorher erwähnt, sind die zwischen den einzelnen Septen gelegenen Räume mit Luft angefüllt. HEUSINGER (4) ist wohl der Erste gewesen, der behauptete, dass Luft im Haarmark sich vorfindet. Die ältern Autoren huldigten der Ansicht, dass im Innern der Haare eine Flüssigkeit enthalten sei. So finden wir z. B. bei WITTHOF (16) folgende Angaben: „Durch die ganze Länge der Haare ausser in der Spitze derselben findet man einen mittlern Gang, welcher oft nicht in der ganzen Ausdehnung sichtbar, sondern an mehreren Stellen unterbrochen erscheint; sein Inhalt, das Mark, ist zum Theil flüssig, zum Theil fest.“ Ferner sagt LEDERMÜLLER (17): „Wenn das Haar [er untersuchte Haare des Menschen, Löwen und Bären] erst frisch aus den Augenbrauen gezogen und gleich unter das Mikroskop gebracht worden ist, so wird man den Saft noch vom untersten Grunde der Wurzel bis zur äussersten Spitze des Haares deutlich sehen.“ Selbst ERDL (18, 19) — Beschreibung des Baues der Igelstacheln in SCHREBER's Säugethierbuch von 1841 — ist noch der Ansicht, dass in den Räumen des Markes eine ölige, mit meistens sehr dunklen

Farbstoffen durchdrungene Substanz abgelagert sei. Durch GEGENBAUR'S (21) an den Tasthaaren einiger Säugethiere genauer angestellte Untersuchungen endlich wurde der Luftgehalt im Mark sicher nachgewiesen. Natürlicher Weise wurde nun auch die Frage aufgestellt, wo und wie die Luft im Mark enthalten sei; doch hat sich diese Frage bis heute noch nicht genau beantworten lassen, und die Meinungen über den Sitz der Luft im Mark schwanken hin und her. Zwei Möglichkeiten sind denkbar; entweder die Luft liegt innerhalb der Markzellen selbst, oder aber sie befindet sich zwischen den Zellen, und dem entsprechend haben sich denn auch bei den einzelnen Autoren zwei Meinungen herausgebildet. Während die Einen, so vorzugsweise GEGENBAUR (21) und KÖLLIKER (6), den Sitz der Luft in die Markzellen verlegen, die Luft also intracellulär vorhanden sein lassen, eben so wie beim Mark der Vogelfedern <sup>1)</sup>, vertreten Andere, so vor allem WALDEYER (5) und REISSNER (22) die Ansicht, dass bei den Haaren der meisten Säugethiere die Luft intercellulär, zwischen den Zellen, bei wenigen anderen Thieren, so bei Hirschen, Rehen, Gemsen, Steinbock <sup>2)</sup>, jedoch intracellulär gelegen sei. Nach meinen Untersuchungen möchte ich mich den Angaben WALDEYER'S und REISSNER'S <sup>3)</sup> anschliessen, meine Ansicht also dahin aussprechen, dass im Mark der Igelstacheln die Luft intercellulär, zwischen den Zellen vorhanden ist.

Es fragt sich nun weiter, wie ist das Vorhandensein von Luft in dem Mark zu erklären, hat sich dieselbe etwa im Innern der Stacheln selbst entwickelt, oder ist sie von aussen her als atmosphärische Luft eingedrungen? Nach SCHULZE'S (25 u. 26) und vor allem BIZZAZZO'S (27) genauen Untersuchungen wissen wir, dass alle Epidermiszellen ohne Ausnahme durch feine, kurze, fadenförmige Fortsätze, sogen. Riffelfortsätze, Intercellularbrücken, unter einander verbunden

---

1) Dass im Mark der Federn die Luft intracellulär gelegen sei, wurde schon durch SCHWANN (23) festgestellt. Jede reife Markzelle der Feder enthält eine einzige grosse Luftblase, eingeschlossen in eine Membran. Solche Zellen gleichen den Fettzellen, nur dass sie anstatt eines Fetttropfens eine Luftblase enthalten, und können passend als Luftzellen bezeichnet werden; jedoch fehlt den Luftzellen im reifen Zustande der Kern, der ja bei den Fettzellen stets sich erhält.

2) Genauere Schilderungen über Haare der Hirsche, Rehe, Steinböcke finden wir bei THORMANN (13), und auch er ist derselben Ansicht wie REISSNER, dass bei genannten Thieren die Luft im Mark intracellulär vorhanden ist.

3) Nach REISSNER sollen die Stacheln von *Echidna setosa* die Luft im Mark sowohl inter- wie auch intracellulär führen.

sind. Die Zellen liegen nicht dicht an einander an, sondern sind durch schmale Räume getrennt, die mit einer die Zellen ernährenden Flüssigkeit erfüllt sind und durch welche die Riffelfortsätze von einer Zelle zur andern treten. Mittels der Riffelfortsätze wird also der zwischen den Zellen befindliche Raum in ein System sehr zahlreicher, kleiner, unter einander verbundener Abtheilungen zerlegt, die so genannten Zwischenriffelspalten, und in diesen Spalten circulirt für gewöhnlich die vorhin erwähnte, der Lymphe ähnliche, die Epidermiszellen ernährende Flüssigkeit. So ist es auch bei den jungen Markzellen in der Wurzel der Haare und Stacheln. Brechen die Haare resp. Stacheln nach aussen durch, so dass sie mit der Luft in Berührung kommen, dann trocknen sie aus. Die in den Zwischenriffelspalten vorhandene Flüssigkeit verdunstet, und an ihre Stelle tritt die atmosphärische Luft, welche von aussen zwischen den Oberhautschüppchen und den in der Rinde befindlichen Spalten und Poren, wie sie weiter vorn bei der Betrachtung der Rindensubstanz genauer besprochen wurden, hindurch bis ins Mark hinein dringt. Sind die Zellen erst von einer dünnen Luftschicht umgeben, so unterliegen auch sie naturgemäss einer Austrocknung. Sehr gut lassen sich die eben beschriebenen Vorgänge an dem Längsschnitt eines jungen, eben durchgebrochenen Stachels, wie solcher in Fig. 6 zur Darstellung gebracht ist, beobachten. Hier sehen wir gleichzeitig mit der fortschreitenden Verhornung der Markzellen immer grössere Luftmassen zwischen dieselben eindringen, theils zwischen die einzelnen Zellen, theils zwischen Gruppen von Zellen, so dass man sehr wechselnde Bilder antrifft. So findet man von Strecke zu Strecke einen grössern Luftherd und dazwischen ganze Zellenhaufen ohne intercelluläre Luft, die noch fest in der ursprünglichen Weise zusammenhängen. An anderen Stellen sind die Verbände der einzelnen Zellen durch intercelluläre Luftentwicklung gelockert, so dass ein feinmaschiges Gewebe entsteht. Die Zellen selbst verlieren allmählich bei der Austrocknung ihre Riffelfortsätze gänzlich und verwandeln sich in durchsichtige, homogen aussehende, dünne Hornplättchen von beträchtlicher Grösse, die unter einander zu soliden, lamellenartigen Querbalken verschmelzen. Diese Hornlamellen legen sich an die bei Besprechung der Rindensubstanz genauer beschriebenen Längsleisten der Rinde an und gehen mit diesen eine feste Verbindung ein. Mit dem weitem Emporwachsen des Stachels und dem damit Hand in Hand gehenden fortschreitenden Verhornungsprocesse dringen nun immer neue Luftmengen zwischen die einzelnen verhornenden Zellenschichten, es treten an den Hornlamellen nach der Peripherie zu immer mehr und mehr Spaltungen auf. Dieser Process

schreitet allmählich von der Spitze nach der Wurzel zu weiter vorwärts, und schliesslich bildet sich jener feinmaschige, regelmässige architektonische Bau des Igelstachels heraus, den wir vorn eingehend beschrieben haben und der den Längs- und Querschnitten dieses Organs ein so zierliches Aussehen giebt. Sonach sind die grossen Luftkammern, die man in völlig entwickelten Stacheln findet, alle ursprünglich intercellulär angelegte Luftlücken. Die Luft entwickelt sich also nicht im Innern des Stachelmarks selbst, sondern sie dringt von aussen her als atmosphärische Luft in das betreffende Gewebe ein.

Behandelt man einen Stachel in der Wärme mit Schwefelsäure oder kaustischen Alkalien, bis er aufquillt, dann kann man die zellige Zusammensetzung des Marks leicht erkennen, durch Zerzupfen die Markzellen zu mehreren reihenweise verbunden darstellen, ja selbst einzelne ganz für sich isoliren. Dieselben sind abgeplattete, durchsichtige Zellen, welche eine polygonale, seltener mehr rundliche Gestalt zeigen, in ihrem Innern zahlreiche Körnchen enthalten und einen, wenn auch nicht immer deutlich sichtbaren, Kern erkennen lassen. Nach LWOFF (28) soll in den Markzellen der Igelstacheln niemals Körnigkeit zu bemerken sein, dagegen finde ich meine Angaben bei REISSNER (22) bestätigt. HERMANN V. MEYER (29) war der Erste, der die Markzellen und zwar im menschlichen Haar entdeckt hat.

In dem Stachelkolben und dicht über der Papille enthält das Mark keine Luft; die jungen, weichen Markzellen zeigen hier eine ähnliche Gestalt wie die jungen Rindenzellen, diese wie jene erscheinen rundlich oder ovoid. Während nun aber die zu Rindengewebe bestimmten Zellen weiter nach oben sich mehr und mehr in die Länge zu strecken beginnen, allmählich eine spindelförmige, schliesslich abgeplattete Gestalt annehmen, wachsen die Markzellen in einer zur Längsaxe des Stachels quer gestellten Richtung aus und schichten sich über einander.

Die jungen, luftfreien, noch weichen Markzellen zeigen in ihrem Innern eine eigenthümliche Substanz, die in Form von rundlichen oder ovalen, glänzenden Körnern auftritt, von RANVIER (30) und WALDEYER (5) genauer beschrieben und von genannten Forschern mit dem Namen des „Eleidins oder Keratohyalins“ bezeichnet wurde. Diese Eleidinkörnchen zeigen eine ganz besonders grosse Affinität zu Farbstoffen, die selbst die der chromatophilen Kernsubstanz übertrifft. Schon RANVIER (31) macht darauf aufmerksam, dass eine flüssige organische Substanz mit solcher Affinität zu Karmin früher nicht bekannt gewesen sei. Das Keratohyalin steht in engem Zusammenhang

mit dem Verhornungsprocesse im Mark des Stachels und der Haare. Besonders gut lassen sich Auftreten, Vermehrung und Veränderung desselben Schritt für Schritt an dem Längsschnitt eines jungen Stachels studiren. Ich habe versucht diese Verhältnisse in Fig. 6 bildlich genauer zur Darstellung zu bringen, auch noch zur nähern Orientirung in Fig. 7 a—k eine Serie von Zellen bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben.

Betrachten wir zunächst Fig. 6, so finden wird das Eleidin schon in den jüngsten Bildungszellen des Marks dicht über der Papille auftreten, und zwar in Form von ganz kleinen, intensiv roth gefärbten Körnchen, die in unmittelbarer Nachbarschaft um den verhältnissmässig grossen, central gelegenen Kern herum gruppirt sind. Verfolgen wir die Markzellen weiter nach aufwärts, so sehen wir immer mehr Körnchen, grössere und kleinere, auftreten und zwar jetzt nicht nur bloss in der Nähe des Kerns, sondern auch in dem übrigen Protoplasma (s. Fig. 7 b). Im weitem Verlauf werden die Eleidinkörner grösser, es schmelzen offenbar die kleinern zu grössern zusammen, und schliesslich finden wir im Innern der Zelle meist 1—2 grössere Eleidinkörner und daneben einige wenige kleinere. Ich möchte auch nicht unerwähnt lassen, dass man häufig am eigentlichen Zellkern an der Seite, an der das grösste Eleidinkorn gelagert ist, einen Eindruck beobachtet (Fig. 7 c, d), eine Erscheinung, aus der man auf die feste Consistenz der Eleidinkörner, die grösser ist als die des Zellkerns, schliessen kann. Die Beschreibungen einiger Beobachter (ZABLUDOWSKY, 32, RANVIER, 30, LAWDOWSKY, 33) gehen freilich dahin, dass das Eleidin in Form von glänzenden Tropfen auftrete, so dass man leicht zu der Annahme verleitet werden könnte, dasselbe komme in einem tropfbar flüssigen Zustande vor. Doch dem ist nicht so. Schon WALDEYER (5) macht darauf aufmerksam, dass das Eleidin fester Natur sei, ähnlich den so genannten Colloidsubstanzen. Beim Druck zerfliessen die Eleidinkörner auch nicht, wie ein Tropfen einer dünnen Flüssigkeit es thun würde, sondern sie verändern ihre Form wie eine zähe, mehr feste Masse.

Je weiter wir die Markzellen nach oben hin verfolgen, desto grösser werden die Eleidinkörner, so dass sie allmählich die Grösse des Zellkerns erreichen. Mit dem Wachsthum der Körner sehen wir auch sonst noch gewisse Veränderungen an denselben vor sich gehen, in so fern nämlich, als sie anfangen allmählich von innen nach aussen zu abzulassen. Auf einer gewissen Stufe zeigen sie fast die gleiche Färbung wie die Zellkerne, doch sind letztere durch ihr deutlich her-

vortretendes Kerngerüst, sowie durch ihre Kernkörperchen leicht davon zu unterscheiden (Fig. 7 e, f, g).

Hand in Hand mit dem Wachstum der Keratohyalinkörner sehen wir übrigens auch an dem Zellkern beträchtliche Veränderungen auftreten, die vornehmlich darin bestehen, dass er allmählich seine rundliche Gestalt verliert, sich verkleinert und zu einem Klümpchen chromatischer Substanz zusammenschrumpft, das halbmond- oder sichelförmig der Zellwand anliegt (Fig. 7 h, i). Schliesslich schwindet der Kern gänzlich. Gleichzeitig sind aber auch die Eleidinkörner heller und grösser geworden, so dass sie als besondere Gebilde gar nicht mehr nachweisbar sind, vielmehr die ganze Zelle ausfüllen, so dass diese von jetzt an völlig licht, durchsichtig und glänzend erscheint, kurz als verhornte Zelle, als Hornzelle sich zu erkennen giebt (Fig. 7 k).

Gleichzeitig mit der Verhornung der Markzellen beginnt auch der Luftzutritt; es vollziehen sich dann im weitern Verlaufe alle jene Vorgänge, die vorn einer eingehenden Schilderung unterzogen wurden und jene eigenthümliche, regelmässige, feinmaschige Kammerung im Innern des Igelstachels zur Folge haben.

Es fragt sich nun: woher stammt das Keratohyalin, und dann weiter, welche Rolle spielt es bei der Verhornung? Beide Fragen sind besonders in letzterer Zeit Gegenstand eingehenderer Untersuchungen gewesen, doch haben sich dieselben bisher immer noch nicht genügend beantworten lassen. Speciell bezüglich der ersten Frage weichen die Meinungen bei den einzelnen Autoren vielfach weit aus einander. Während die Einen den Kern als die Quelle für die Keratohyalinbildung ansehen, lassen es Andere aus dem Protoplasma hervorgehen. Wiederum Andere sind der Meinung, dass sowohl Kern wie das Protoplasma an der Bildung Antheil haben.

MERTSCHING (34), einer der Ersten, der sich mit der vorliegenden Frage beschäftigt hat, stellt die Behauptung auf: „Das Keratohyalin ist nicht ein Product sämtlicher Bestandtheile der Zelle, sondern allein des Kerns; das Keratohyalin ist ein Product des Kernzerfalls.“ Als Beweis für seine Behauptung führt MERTSCHING u. a. an, dass er den Kern in grössere und kleinere, unregelmässige Tropfen habe zerfallen sehen. Es ist das eine Angabe, die ich in keiner Weise habe bestätigen können. Wohl sah ich mit dem allmählichen Grösserwerden der Keratohyalinkörner den Zellkern mehr und mehr schrumpfen und jene vorher beschriebene halbmond- bis sichelförmige Gestalt annehmen, niemals aber konnte ich einen Zerfall der Kerne nachweisen. Es

dürfte vielleicht die Annahme berechtigt erscheinen, dass MERTSCHING Kern und Keratohyalinkörner mit einander verwechselt hat.

SELHORST (35) schliesst sich der Meinung MERTSCHING's vollständig an, ohne dafür bestimmte Gründe anzugeben; er erklärt das Keratohyalin ebenfalls für ein Zerfallsproduct des Kerns.

Während POSNER (36) zu der Annahme neigt, dass der Kernsaft bei seinem Austreten ins Protoplasma Gerinnungsproducte erzeugt, die in Form von Keratohyalinkörnern auftreten, hält D'URSO (37) die Entstehung des Keratohyalins aus metamorphosirtem Chromatin für wahrscheinlich. ERNST (38) schliesslich vertritt die Ansicht, dass, kurz bevor das Zellprotoplasma verhornt, der Kern in Chromatinkörnchen zersplittert.

KROMAYER (39) dagegen lässt das Keratohyalin aus dem Protoplasma hervorgehen, und zwar aus zerfallenen Protoplasmafasern, eine Ansicht, die bisher noch von keinem andern Autor getheilt worden ist.

RABL (40) stellt ebenfalls die Behauptung auf, dass der Kern an der Bildung des Keratohyalins theilhaftig sei, und ROSENSTADT (41 u. 42) endlich glaubt annehmen zu müssen, dass sowohl der Kern als das Protoplasma einer keratohyalinen Degeneration unterliegt.

Nach meinen Untersuchungen möchte ich die Ansicht von ROSENSTADT (41, 42) für die wahrscheinlichste halten, also annehmen, dass sowohl Kern wie Protoplasma an der Bildung des Keratohyalins Antheil haben, und zwar werde ich zu dieser meiner Annahme durch folgende Befunde veranlasst. Zunächst durch den Umstand, dass die Keratohyalinkörner bei ihrem ersten Auftreten in unmittelbarer Nähe des Kerns sichtbar werden (Fig. 7 a), meist in eigenthümlicher Weise um denselben gelagert sind, so dass es fast scheint, als ob dieselben aus dem Kern ausgeschieden werden und auf dessen Oberfläche liegen bleiben, dann aber auch dadurch, dass das weitere Wachsthum der Körner sowohl auf Kosten des Kerns als auch des Protoplasmas vor sich geht. Kann man doch beobachten, dass in demselben Maasse, wie die Körner nach und nach grösser werden, einerseits der Kern eine Schrumpfung erfährt, andererseits aber auch die Protoplasma-masse der Zelle allmählich eine geringere wird. Es dürfte demnach die Annahme berechtigt erscheinen, dass das Keratohyalinkorn nach und nach sowohl aus dem Kern wie aus dem Protoplasma Stoffe aufnimmt und wächst, bis schliesslich die ganze Zelle, und zwar Protoplasma nebst Kern, einer vollständigen keratohyalinen Degeneration unterliegt, deren Product dann als Hornzelle auftritt.

ROSENSTADT sucht seine Annahme besonders dadurch zu stützen,



dass er angiebt, Keratohyalinkörner gesehen zu haben, von denen er mit Bestimmtheit sagen dürfe, dass sie aus dem Kern ausgetreten wären. Er habe nämlich ein ausserhalb des Kerns befindliches Korn theilweise in den Kern hinein verfolgen können. Ausserdem will ROSENSTADT Keratohyalinkörner auch in der Mitte des Kerns angetroffen haben, doch setzt er gleich hinzu: „Das waren allerdings äusserst spärliche Fälle.“ Nach meinen Untersuchungen war es mir nicht möglich, diese Angaben zu bestätigen, ich möchte deshalb annehmen, dass derartige Befunde auf einer optischen Täuschung beruhen. ROSENSTADT selbst erwähnt an einer andern Stelle, es komme zuweilen vor, dass der Kern von zahlreichen Körnern verdeckt werde. Die Körner liegen also demnach auf dem Kern, und bei der Untersuchung kann man leicht zu der Annahme verleitet werden, dass das Keratohyalinkorn im Innern des Kerns sich befinde. Ebenso kann, wenn z. B. das Korn den Zellkern nur theilweise verdeckt, der Anschein erweckt werden, als ob ein Theil des Keratohyalinkorns ausserhalb, der andere Theil dagegen in dem Kern selbst sich befinde, vielleicht gerade im Begriff stände, seinen bisherigen Platz im Innern aufzugeben. Wie gesagt, ich habe niemals Bilder angetroffen, von denen ich mit absoluter Bestimmtheit hätte sagen mögen, die Eleidinkörner liegen in dem Kern, resp. sind im Begriff, aus demselben herauszutreten.

Aus den obigen Betrachtungen ist ersichtlich, dass die bisherigen Beobachter bei Beantwortung der aufgeworfenen Fragen stets auf Schwierigkeiten gestossen sind, Schwierigkeiten, die vornehmlich darauf beruhen, dass unsere Kenntnisse über Natur und Beschaffenheit des Keratohyalins noch äusserst mangelhafte sind, und erst weitere, eingehende Forschungen werden nöthig sein, um die Frage nach dem Herkommen der betreffenden Gebilde in sicherer Weise zu beantworten.

AUFHAMMER (43) war der Erste, der die uns hier interessirenden Körnchen in der Epidermis von der menschlichen Hohlhand nachwies. Er fand dieselben in einer Schicht, die nur wenige Zellenreihen umfasste. Ob dieser Schicht eine besondere Bedeutung zukomme und ob auch andere Bezirke der Epidermis die gleichen Körnchen aufweisen, darüber finden wir bei AUFHAMMER noch keinerlei Angaben.

Später zeigte LANGERHANS (44), dass eine solche Körnerschicht der gesammten Epidermis zukomme und eine durchaus constante Erscheinung darstelle, und seitdem ist die betreffende Schicht als besondere Lage der Epidermis unter dem Namen der Körnerschicht, Stratum granulosum oder der LANGERHANS'schen Schicht überall an-

erkannt worden. Ueber die Bedeutung der Körner freilich spricht sich LANGERHANS nicht näher aus.

UNNA (45) geht einen Schritt weiter, indem er zeigt, wie die betreffende Schicht als Uebergangsschicht zwischen nicht verhornten und verhornten Theilen der Epidermis zu betrachten sei.

Doch erst in den Arbeiten von ZABLUDOWSKY (32), RANVIER (48) und vor allem von WALDEYER (5) finden wir genauere Angaben über die Natur und die Bedeutung der Körner, und seitdem wurden sie mit dem Namen „der Eleidinkörner“ belegt. WALDEYER (5) wies auch nach, dass das Eleidin bezüglich seiner chemischen Reaction gegen gewisse Chemikalien dem Hyalin am nächsten stehe. Aus diesem Grunde und in Folge der grossen Bedeutung, die das Eleidin bei dem Verhornungsprocess hat, wurden die Körner in späterer Zeit auch mit dem Namen „der Keratohyalinkörner“ bezeichnet.

Dass die Haare Mark besitzen, ist bereits vor nunmehr 200 Jahren (1698) durch MALPIGHI (47) bekannt geworden. Derselbe untersuchte Haare vom Menschen, Pferd, Esel, Maulesel und speciell auch die Igelstacheln. Bei Beschreibung der letztern unterscheidet er die Theile der Marksubstanz, welche zwischen je zwei, der Länge nach verlaufenden Fortsätzen der Rindensubstanz liegen, und diese Fortsätze selbst, welche er zusammen mit „Fistulae“ bezeichnet, von dem mittlern Theil der Marksubstanz, den er mit dem Namen des eigentlichen Marks, „Medulla“, belegt.

#### Das Oberhäutchen, Cuticula.

Die Aussenfläche der Stacheln wird im Bereich des Schaftes von dem so genannten Oberhäutchen überzogen. Dasselbe ist mit der Rinde sehr fest verbunden und setzt sich aus stark abgeplatteten, glashellen und kernlosen Zellen zusammen, die eine ziemlich regelmässige, fünf- bis sechseckige Gestalt zeigen und sich schuppenartig oder dachziegelförmig einander decken. Die Schuppen sind so gerichtet, dass ihre freien Ränder sich zur Stachelspitze wenden und in Folge dessen im Gesamtprofil als vorspringende, feine Zäckchen erscheinen und das Bild einer Säge imitiren, deren Zähne mit ihren Spitzen nach oben sehen. Die fünf- und sechseckige Gestalt der Plättchen kann man auf Längsschnitten besonders gut an der Spitze des Stachels wahrnehmen. Behandelt man einen Stachel mit Schwefelsäure oder kaustischen Alkalien, dann löst sich das Oberhäutchen in Form von kleinern oder grössern Fetzen von der Rinde ab. Unter dem Mikroskop erkennt man dann deutlich die Zusammensetzung

dieser Fetzen aus einzelnen Plättchen und kann diese auch durch vorsichtiges Zerzupfen von einander isoliren. Dass diese Gebilde kernlos gewordenen verhornten Zellen entsprechen, lehrt die Entwicklung des Stachels, bei der man stufenweise die Umbildung der äussersten Zellenlage der Stachelanlage zu diesen Schüppchen zu verfolgen vermag. Auch kann man auf Längsschnitten an der Wurzel, in dem eigentlichen Keimlager rundliche, deutlich kernhaltige Zellen als Matrixzellen für die Oberhäutchelemente erkennen. Je weiter man nach oben zum Schaft vorrückt, desto mehr platten die Zellen sich ab, desgleichen auch ihr Kern, der mehr und mehr schrumpft, undeutlich wird, bis er schliesslich schwindet und die ursprünglich kernhaltigen Zellen zu den oben beschriebenen Oberhautschüppchen geworden sind.

Nach HEUSINGER (10) soll die Oberfläche der Igelstacheln mit Oeffnungen versehen sein. Er beschreibt dies mit folgenden Worten: „Diese lockere, brüchige Zellensubstanz (Marksubstanz) ist nach aussen von einer sehr zarten, homogenen Hornsubstanz (Rindensubstanz) umgeben, die aber an einer jeden Rindenzelle (dem Theil der Marksubstanz, welcher zwischen je zwei Fortsätzen der Rindensubstanz liegt) eine Oeffnung oder wenigstens eine verfeinerte Stelle hat, die sich auch zwischen die Reihen der feinern Rindenzellen fortzusetzen scheint.“

Auch ERDL (27) spricht von offenen Zellen und sagt darüber: „Auf der ganzen Oberfläche des Stachels zeigen sich kleine, ovale, jedoch nicht sehr regelmässig geformte, offen stehende Zellen mit dicken Scheidewänden, so dass der ganze Stachel wie mit einem schönen Netz überzogen zu sein scheint.“

Nach REISSNER (22) soll die Oberfläche der Igelstacheln mit Ausnahme der Spitze und des untern Theils des Schaftes mit flachen Eindrücken versehen sein, welche von niedrigen, schmalen Wülsten in Gestalt von mehr oder weniger regelmässigen Fünf- oder Sechsecken begrenzt werden. Derselbe will diese Erscheinung auf die eigenthümliche Beschaffenheit des Oberhäutchens zurückführen, dessen einzelne Elemente Blättchen seien, welche in der Mitte vertieft und an den Rändern verdickt sind. Es ist das eine Behauptung, der ich nicht vollkommen beipflichten möchte. Zunächst habe ich auf der Oberfläche der Stacheln ausgesprochene Eindrücke überhaupt nicht wahrnehmen können. Ich bin vielmehr der Ansicht, dass die unbedeutenden kleinen Erhabenheiten resp. Eindrücke, wenn man überhaupt von solchen sprechen darf, nur von der dachziegelförmigen Uebereinanderlagerung der einzelnen Oberhautschüppchen herrühren

und eine Erscheinung darstellen, wie wir sie bei jedem Säugethierhaar finden. Dass die Plättchen in der Mitte vertieft und an den Rändern verdickt sein sollen, kann ich nach meinen Untersuchungen nicht bestätigen; sie schienen mir in ganzer Ausdehnung gleichmässig dick zu sein.

Die ersten Angaben, aus denen sich annehmen lässt, dass das Oberhäutchen, wenn auch nicht richtig gedeutet, doch bemerkt worden ist, dürften in der Abhandlung WITTHOF'S (16) über menschliche Haare zu finden sein. Genau nachgewiesen und beschrieben wurde es jedoch erst im Jahr 1840 von HERMANN v. MEYER (29), der ebenfalls die Haare des Menschen zum Gegenstand seiner Untersuchungen machte und dabei auch zuerst die Markzellen entdeckte.

Der Name „Cuticula“ ist für das Haaroberhäutchen eigentlich nicht sehr glücklich gewählt. Man hat es ja nicht mit einer Bildung zu thun, welche ihre Entstehung einer Ausscheidung epithelialer Zellen verdankt, für welche doch allein der Ausdruck „Cuticula“ gebräuchlich ist, sondern mit einem Oberhäutchen, das aus vollständig isolirbaren Zellen besteht.

EBNER (49) bezeichnet das Oberhäutchen mit *Stratum tectorium*, mit einem Namen, durch welchen auch die eigenthümliche, dachziegelartige Textur recht gut gekennzeichnet ist.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der Wurzelscheiden des Stachels, an denen wir zwischen der innern und der äussern Wurzelscheide zu unterscheiden haben.

#### Die innere Wurzelscheide, *Vagina interna*.

Die innere Wurzelscheide bildet um den Stachel, so weit er in die Haut versenkt ist, eine Art Mantel, der ihn eng umschliesst. Sie beginnt an dem Stachelkolben und endigt unterhalb der Talgdrüsenmündungen mit einem freien Rand. Man unterscheidet daran 3 Lagen: zu innerst, unmittelbar dem Stachel anliegend, das Oberhäutchen der Wurzelscheide oder die so genannte Scheidencuticula, darauf eine mittlere Lage oder die HUXLEY'SCHE Schicht und daun nach aussen die so genannte HENLE'SCHE Schicht.

Das Wurzelscheidenoberhäutchen, von STICKER (50) mit dem Namen „Nebenhäutchen oder Paracuticula“ belegt, zeigt einen ähnlichen Bau wie das vorher beschriebene Stacheloberhäutchen. Wie dieses besteht es aus platten, kernlosen Hornzellen, die eine ähnliche dachziegelartige Anordnung zeigen wie die Schüppchen des Stacheloberhäutchens, so dass ihre freien Ränder sich im Gesamtprofil ebenfalls wie eine feine Säge ausnehmen. Während jedoch beim Stacheloberhäutchen die

Zähne nach der Spitze des Stachels zu gerichtet sind, findet beim Wurzelscheidenoberhäutchen gerade das Umgekehrte statt, indem die freien, vorspringenden Ränder nach unten, nach der Stachelwurzel zu, sehen und genau die Ausschnitte ausfüllen, die zwischen den nach aufwärts stehenden Zähnen des Stacheloberhäutchens vorhanden sind. Auf diese Weise wird eine sehr feste Verbindung zwischen Stachel und Wurzelscheide hergestellt, in Folge deren beim Ausreißen eines Stachels die innere Wurzelscheide grössten Theils am Stumpf des letzteren haften bleibt. Verfolgt man die Plättchen der Scheidencuticula nach abwärts, so sieht man sie allmählich dicker und kernhaltig werden, ihre dachziegelförmige Deckung hört auf, und schliesslich nehmen sie, nach dem Keimlager zu, ebenso wie auch die Matrixzellen der übrigen Theile des Stachels eine ovale bis rundliche Form mit deutlich sichtbaren Kernen an.

Nach LWOFF (28) soll die Wurzelscheidencuticula nichts weiter als ein Abdruck des Stacheloberhäutchens sein. Seine Zähnchen sollen sich wahrscheinlich dadurch bilden, dass sich die Zähne des Stacheloberhäutchens mit ihren freien Enden in die anliegenden Zellen der HUXLEY'schen Schicht eindrängen und auf denselben einen Abdruck hinterlassen. Es ist das eine Ansicht, die ich bei keinem andern Autor bestätigt gefunden habe und der auch ich mich nicht anschliessen möchte.

Die HUXLEY'sche Schicht wird von den einzelnen Autoren bei den feinem Haaren sehr allgemein als aus einer einzigen Zellenlage bestehend beschrieben. Nur bei den dickern Haaren, besonders den Spür- und Tasthaaren und den Borsten, soll sich dieselbe aus zwei Zellenschichten zusammensetzen.

Die Resultate, die ich nach Studien an Längs- und Querschnitten von Igelstacheln gewonnen habe, ergeben Folgendes. Bei ganz zarten Stacheln, die schon mehr der Form einer Borste sich nähern, unterschied ich, wie an den Igelhaaren selbst, in der HUXLEY'schen Schicht zwei Zellenlagen. Bei gut entwickelten Stacheln dagegen konnte ich drei Zellenschichten nachweisen, jedoch nicht auf der ganzen Längenausdehnung, sondern nur in der mittlern Partie, in der sie besonders gut entwickelt erscheint. Nach oben und unten zu, wo sie sich allmählich verjüngt, besteht sie wiederum nur aus zwei Zellenlagen. Die Zellen selbst zeigen eine ovale oder spindelförmige und dann meist abgeplattete Gestalt mit mehr oder minder deutlich sichtbarem Kern und sind mit ihrem Längsdurchmesser der Stachelaxe parallel gelagert. An der untern Partie sind sie reichlich mit Eleidinkörnchen gefüllt, welche nach oben zu allmählich dieselben Veränderungen durch-

machen, wie wir sie vorher bei den Markzellen des Stachels kennen gelernt haben.

Die HENLE'sche Schicht setzt sich nur aus einer einzigen Zellenlage zusammen, aus Elementen, die sich als glashelle, lange und spindelförmige, kernlose Zellen zu erkennen geben, deren obere und untere Enden fest an einander hängen und die mit ihrer Längsaxe, wie die Zellen der Mittelschicht, derjenigen des Stachels gleich laufen. Gelingt es nach Behandlung einer Stachelwurzel mit Kalilauge beim Zerzupfen ein Stück der HENLE'schen Schicht in der Flächenansicht zu erhalten, so bemerkt man zwischen den Zellen hie und da längliche, schmälere oder weitere Spalten, die dieser Schicht das Ansehen einer durchlöchernten oder gefensternten Membran geben. RANVIER (51) führt diese Spalträume auf Vorsprünge der HUXLEY'schen Schicht zurück, welche sich in der natürlichen Lage beider Schichten zwischen die HENLE'schen Zellen eindringen, so dass dann, falls die HENLE'sche Schicht von der HUXLEY'schen abpräparirt wird, an denjenigen Stellen der erstern Lücken auftreten, an denen sich die Vorsprünge der zweiten befanden. Ich darf mich dieser Ansicht vollständig anschliessen und konnte die Richtigkeit derselben besonders gut an einem Stachelquerschnitt erkennen, an dem sich zufällig die HUXLEY'sche Schicht ein wenig von der HENLE'schen losgelöst hatte. Hier sah ich deutlich die Zellvorsprünge der HUXLEY'schen Schicht und ihnen gegenüber jedesmal einen Eindruck zwischen den HENLE'schen Zellen.

Nach REISSNER (22) sollen die Lücken der HENLE'schen Schicht nur künstlich entstanden sein; ohne Zerrung oder ohne Anwendung von Kalilauge oder Essigsäure zeige sich von ihnen keine Spur, dagegen sollen sie sogleich hervortreten, wenn die genannten Reagentien hinzugesetzt werden. Auffallend bleibt aber genanntem Autor die regelmässige Anordnung der Spalträume. Diese Annahme findet jedoch bei keinem andern Autor Bestätigung. v. EBNER (49) hebt unter anderm hervor, dass es ihm schwer begreiflich erscheint, wie man diese Lücken als Täuschung und Kunstproduct erklären könne, da man sie sowohl an Isolationspräparaten wie an Schnitten stets so deutlich sieht, dass ihre regelmässige Existenz nicht bezweifelt werden dürfe.

Nach dem Grunde der innern Wurzelscheide zu scheint die HENLE'sche Schicht aufzuhören. Bei genauerer Untersuchung bemerkt man jedoch, dass die Zellen nur einen andern Charakter annehmen. Sie gehen allmählich in eine ovale Form über, bekommen einen immer deutlicher werdenden Kern, es zeigen sich in ihrem Protoplasma jene eigenthümlichen, sich intensiv färbenden Körnchen und Klümpchen, die wir vorher auch in der HUXLEY'schen Schicht hervorhoben und

die ebenfalls nichts weiter als Eleidinkörnchen sind. Zuletzt werden die Zellen polygonal und rundlich, sie gleichen vollständig denen der HUXLEY'schen Schicht, so dass beide dann nicht mehr von einander sich unterscheiden lassen. Beide erstrecken sich auch gemeinsam bis an die tiefsten Theile der Papille und fliessen hier ohne scharfe Grenze mit den Bildungszellen der anstossenden Lagen des Stachels zusammen. Die Eleidinkörnchen sind in den untern rundlichen Zellen sehr zahlreich, klein und ringförmig um den Kern gestellt. Je weiter wir dann aber die Zellen der HENLE'schen Schicht nach oben verfolgen, desto grösser werden die Eleidinkörnchen. Sie fliessen zusammen und blassen ab, bis schliesslich der Verhornungsprocess vollendet ist.

Den körnigen Inhalt der innern Wurzelscheide hatte schon v. EBNER (49) gesehen, von ihm auch eine vorzügliche Abbildung und Beschreibung gegeben, denselben jedoch nicht als Eleidin zu deuten gewusst. Er spricht nur gegen die Annahme, dass die Körner etwa fettiger Natur sein können, da sie sich mit Osmiumsäure nicht schwarz färben; sie seien vielmehr als eine eigenthümliche Eiweisssubstanzmasse anzusehen.

Nahe dem freien obern Rande der innern Wurzelscheide ist die HENLE'sche Schicht innig mit der HUXLEY'schen verbunden; sie sind beide zu einer einheitlichen Masse verschmolzen, in der sich die histologischen Eigenthümlichkeiten der beiden Schichten nicht erkennen lassen. Nicht nur, dass die Elemente der HUXLEY'schen Schicht den Charakter derjenigen der HENLE'schen Schicht angenommen haben, indem ihre Kerne geschwunden sind und die Zellen sich zu hornigen Plättchen umgewandelt haben, es sind auch die Spalten zwischen den HENLE'schen Zellen nicht mehr vorhanden und die Zellen dichter an einander gedrängt. Beide Schichten sind hier in der That völlig gleichartig geworden und zu einem den Stachel umgebenden, hornigen Cylinder mit einander verschmolzen.

Wie schon Anfangs erwähnt, erscheint die innere Wurzelscheide stets unterhalb der Einmündung der Talgdrüsen mit einem scharfen Rande abgerissen. Bei genauerer Untersuchung überzeugt man sich aber, dass gewöhnlich noch einzelne, abgerissene Stücke von durchsichtiger, horniger Beschaffenheit längs des Stachelschaftes über die genannte Stelle hinausragen. Es kann demnach kaum bezweifelt werden, dass die innere Wurzelscheide, die ja mit dem Stachel fortwächst, sich an ihrem obern Ende fortwährend abschilfert und ihre Elemente dem Hauttalge beimengt.

Nach den vorher gegebenen Schilderungen könnte man die innere Wurzelscheide passend in drei Abschnitte, einen untern, mittlern und obern, zerlegen. Der untere, in der Papillenregion des Stachels gelegen,

enthält die Anlagen der drei Schichten. In ihm sind noch alle Elemente dieselben kernhaltigen Zellen. Anders der mittlere, der die ausgebildete innere Wurzelscheide repräsentirt, indem hier bereits ihre Oberhautschüppchen verhornt sind und die HUXLEY'sche Schicht sich deutlich von der HENLE'schen differenzirt hat, indem die Elemente der letztern keine Kerne mehr führen und einen bereits hornigen Charakter angenommen haben. Was schliesslich den obern Theil betrifft, so sind an demselben die Schichten sämmtlich zu einer einheitlichen verhornten Masse verschmolzen und nicht mehr von einander zu unterscheiden.

Man hat viel darüber debattirt, wie die innere Wurzelscheide aufzufassen sei, ob sie zum Haarbalg gehöre und einen Theil desselben repräsentire oder ob dieselbe dem Haar selbst zuzurechnen sei. Während HENLE (7) und RENAUT (53) die ganze innere Wurzelscheide und BIESIADECKI (54) speciell die HENLE'sche Schicht als Hornschicht der äussern Wurzelscheide betrachten, sind UNNA (10 u. 55) und WALDEYER (5) geneigt, die innere Scheide dem Haar zuzuzählen. Letzterer Autor sucht seine Ansicht durch den Nachweis der Eleidin führenden Bildungszellen der innern Scheide, besonders aber durch den von HENLE, BIESIADECKI und UNNA festgestellten Befund, dass die innere Wurzelscheide wie das Haar von unten auf wächst, zu begründen und sieht sich auf Grund dieser Thatsachen veranlasst, die innere Wurzelscheide anstandslos dem Haare zuzurechnen.

#### Die äussere Wurzelscheide, Vagina externa.

Die äussere Wurzelscheide ist eine directe Fortsetzung der Epidermis. Sie umgiebt den Stachel sammt der innern Scheide und läuft nach unten, immer schmaler werdend, bis gegen den Stachelkolben hin. Oberhalb der Talgdrüsenmündung gleicht die äussere Wurzelscheide vollständig der Epidermis, so dass man an ihr auch alle Schichten der letztern, also auch eine deutliche Hornschicht unterscheiden kann; weiter nach unten zeigt sie aber eine bedeutend mächtigere Entwicklung, indem sie hier aus einem mehrschichtigen Zellenlager besteht, an dem ziemlich deutlich sich drei Schichten gegen einander absetzen. Zu innerst liegt eine Lage von langgestreckten, spindelförmigen Zellen, die sich besonders intensiv färben und einen deutlichen, stäbchenartigen Kern führen; darauf folgen 2—3 Lagen rundlicher, polygonaler Zellen, von geringerer Tinctionsfähigkeit, und schliesslich legt sich nach aussen hin noch eine einfache Lage von Cylinderzellen an, die sich wieder sehr lebhaft färben, mit ihrer Längsaxe quer zu der des Stachelschaftes stehen und als eine Fortsetzung des Stratum Malpighii



zu betrachten sind. Gegen den Grund des Stachelkolbens nimmt die Zahl der Zellschichten der äussern Wurzelscheide allmählich ab. In der Höhe der Papille ist dieselbe stets nur ein- bis zweischichtig, und in der Gegend des Papillenhalses fliesst sie ohne scharfe Grenze mit den Bildungszellen der innern Wurzelscheide sowie den anstossenden Lagen des Stachels zusammen.

Nach RENAUT (53) sollen zwischen den mittlern Zellenlagen zahlreiche Epithelzellen vorkommen, welche durch Fortsätze unter sich zusammenhängen und ein Netzwerk von sternförmigen Zellen bilden. Ich kann diese Angaben nach meinen Untersuchungen nicht bestätigen.

Dass die äussere Wurzelscheide eine directe Fortsetzung der Epidermis ist, hatte schon EICHORN (57) erkannt; später wurde dies von GURLT (58 u. 59) genauer nachgewiesen, indem er von der macerirten Haut eines Schafsfötus vorsichtig die Oberhaut entfernte und dabei constatirte, dass die äussern Wurzelscheiden mit ihren Haarkeimen der innern Fläche der Oberhaut verbunden blieben.

#### Der Stachelbalg, Folliculus.

Der Stachelbalg wird von den Elementen der Lederhaut gebildet. Er umschliesst die Stachelwurzel und bildet an seinem untern Ende die Papille, welcher der Stachel mit seiner Wurzel aufsitzt. Die Substanzmasse desselben setzt sich aus 3 Schichten zusammen, einer äussern Längsfaserschicht, einer mittlern Ringfaserlage und einer zu innerst gelegenen so genannten Glashaut.

Die Längsfaserschicht enthält ein ziemlich reichliches Netz von Capillaren. Sie besteht vorwiegend aus Bündeln längs verlaufender Bindegewebsfasern, zwischen welchen spindelförmige, kernhaltige Bindegewebszellen eingelagert sind, die sämmtlich mit ihrem längsten Durchmesser der Stachelaxe parallel laufen.

Die Ringfaserschicht ist die mächtigste, ungefähr noch einmal so dick wie die äussere Lage. Sie wurde zuerst von KÖLLIKER (60) unterschieden. Gebildet wird dieselbe zunächst wieder aus Bindegewebsfasern, die jedoch im Gegensatz zu denen der äussern Lage einen queren Verlauf zeigen, sodann aber auch aus zahlreichen Bündeln glatter Muskelfasern, die ebenfalls quer gelagert erscheinen und einen stäbchenförmigen Kern erkennen lassen.

Ueber das Vorkommen glatter Muskelfasern in der Ringfaserschicht weichen die Ansichten der einzelnen Beobachter aus einander. Während BONNET (61, 62) gleich mir die Existenz dieser Muskelfasern zugeibt, sprechen sich andere, so vor allem KÖLLIKER (60) und UNNA (55),

entschieden dagegen aus, so dass nach ihnen die Ringfaserschicht rein bindegewebiger Natur ist.

Die zu innerst gelegene so genannte Glashaut, die ebenfalls zuerst von KÖLLIKER beschrieben wurde, ist eine dünne, helle, durchsichtige Membran, die meist vollständig structurlos erscheint und nur in seltenen Fällen Andeutungen eines fibrillären Baues erkennen lässt.

Dieselbe beginnt am Hals der Papille und reicht nach oben bis in die Gegend der Talgdrüsen. Auf der Aussenfläche erscheint dieselbe vollständig glatt; innen aber ist sie mit leistenförmigen Vorsprüngen besetzt, die bald weiter, bald näher neben einander stehen, hier auch länger, dort kürzer sind, bei näherer Untersuchung sich aber als einfache Verdickungen der Glashaut ergeben.

CZERNY (63) hat ausserdem noch durch Silberbehandlung an der Innenfläche eine Felderzeichnung nachgewiesen und UNNA (55) dann noch eine feine Punktirung beschrieben.

MERTSCHING (64) fand einzelne Kerne in der Glashaut; auch soll nach ihm die Papille selbst noch von der Membran überzogen sein.

### Die Papille, Papilla.

Die Papille des Igelstachels hat eine kegelförmige Gestalt. Sie steht am Grunde des Stachels mit dem Balg in directem Zusammenhang und ist nach oben in mehr oder minder lange Fortsätze, die zwischen den einzelnen Längsleisten des Stachels gelagert sind, ausgezogen. An ihrem unteren Ende erscheint sie eingeschnürt, so dass man an ihr einen Hals und einen Körper nebst den Fortsätzen unterscheiden kann. Die Papille ist rein bindegewebiger Natur; während nun aber der Hals und der eigentliche Körper vorwiegend aus runden und ovalen Bindegewebszellen sich zusammensetzen und dazwischen nur spärliche Bindegewebsfasern aufweisen, bestehen dagegen die Fortsätze vorzugsweise aus den letztern Elementen und enthalten Bindegewebszellen nur hie und da ganz vereinzelt und dann auch noch in einem ziemlich geschrumpften, verkümmerten Zustand.

Je weiter in dem wachsenden Stachel die innern Theile sich ihrer Ausbildung nahen, je mehr also die Längsleisten der Rindensubstanz nach unten zu ihren hornigen Charakter annehmen sowie aus der ursprünglich weichen Marksubstanz jene vorher beschriebenen hornigen Lamellen sich herausbilden, desto mehr geht eine Resorption der obern Theile der Papille vor sich. Die Fortsätze derselben werden kürzer, der Körper schrumpft, und schliesslich, wenn der Stachel aufgehört

hat zu wachsen und seinen Kolben gebildet hat, ist die Papille gänzlich verloren gegangen.

Bei einigen ältern Forschern finden wir die Ansicht vertreten, dass die Papille an dem Aufbau und an der Zusammensetzung des Markes einen Antheil nehme. So soll z. B. nach EYLANDT (65) die Marksubstanz in den Haaren des Menschen nur die vertrocknete Papille darstellen; ebenso hält REICHERT (66) die Marksubstanz hauptsächlich für die abgestorbene Haarpulpa. Ferner sagt REISSNER (22): „Die Marksubstanz besteht aus den so genannten Markzellen und aus der vertrockneten Haarpapille.“ Dieser Ansicht huldigt selbst in neuerer Zeit noch NATHUSIUS (67 u. 68), der das Haarmark als Bindesubstanz, als eine Modification der ausgewachsenen, verlängerten und gewucherten Papille ansieht. Es ist offenbar, dass derartige Angaben auf Irrthümern beruhen. Es muss als festgestellt angesehen werden, dass das Haar im engern Sinne, also Mark, Rinde, Oberhäutchen, sammt den beiden Wurzelscheiden rein epithelialer Natur ist, nur aus Epidermiszellen besteht. Dass die Papille beim Aufbau der Mark- und Rindensubstanz speciell beim Igelstachel eine gewisse Bedeutung hat, kann nicht bezweifelt werden, eine Bedeutung jedoch nur in so fern, als durch das Eindringen der einzelnen Papillenfortsätze in den Epithelzellen des Stachelkeimes eine Differenzirung entsteht, als deren Resultat jene vorher beschriebene Lagerung der Rinden- und Marksubstanz auftritt.

Im Anschluss an die bisherige Betrachtung über den histologischen Bau des Igelstachels möchte ich nun noch in Kürze eine Beschreibung der Hautdrüsen des Igels folgen lassen.

Aehnlich wie bei den meisten Säugethieren, so finden sich auch in der Haut des Igels zweierlei Drüsen vor. Die einen sind nach dem Typus der acinösen Drüsen gebaut. Sie stehen stets in engster Verbindung mit dem Stachelbalg, sind gewissermaassen als Ausstülpungen des letztern zu betrachten und münden in denselben aus, so dass man sie passend mit dem Namen „Haarbalgdrüsen“ belegt hat. Die andern dagegen tragen den Charakter der tubulösen Drüsen. An ihnen unterscheidet man den in zahlreichen Windungen verlaufenden, stark verknäuelten eigentlichen Drüsenschlauch und einen Ausführungsgang, der im Gegensatz zu dem vorigen immer frei auf der Oberfläche der Haut ausmündet. In Folge der stark gewundenen, knäuligen Gestalt führen diese Drüsen den passenden Namen „Knäueldrüsen“.

## Die Stachelbalgdrüsen.

Die Stachelbalgdrüsen erscheinen als seitliche Anhänge des Stachelbalges und liegen in den obern Schichten der Cutis, entsprechend etwa dem obern Drittheil des Balges, um den Stachel herum. Ihr Zweck ist, die Stacheln resp. Haare mit ihrem fettigen Secret zu benetzen, sie dadurch gegen äussere atmosphärische Einflüsse zu schützen und damit ihre Haltbarkeit zu erhöhen. Sie kommen beim Igel in 6- bis 8facher Anzahl vor und zeigen eine traubige oder lappige Bildung. Die einzelnen Acini haben eine sehr variable Gestalt. Meist erscheinen sie rundlich bis ovoid, dann aber auch birnförmig und kurz cylindrisch. Die Läppchen der Drüsen fliessen in je einen gemeinsamen Ausführungsgang zusammen, niemals aber sind diese Ductus der einzelnen Drüsen, die den Stachelbalg umgeben, zu einem einzigen Hauptausführungsgang vereinigt, sondern stets mündet ein jeder Ausführungsgang für sich in den Balg ein.

Die Ausführungsgänge haben einen ziemlich gestreckten, nach oben gerichteten Verlauf und zeigen an ihrer Mündung, die ungefähr an der Grenze des mittlern und obern Drittheiles des Balges sich befindet, eine leichte Erweiterung.

Bezüglich des feinern histologischen Baues ist Folgendes zu bemerken. Jedes Drüsenläppchen wird äusserlich von einer zarten bindegewebigen Hülle überzogen. Unmittelbar unter dieser Hülle befindet sich zunächst eine Zellschicht, die aus kurz cylindrischen, mit einem verhältnissmässig grossen Kern versehenen Zellen besteht und gegen die darunter liegenden, das Innere der Drüsenläppchen ausfüllenden Zellen scharf sich absetzt (Fig. 6). Diese letztern sind bedeutend grösser, rundlich oder polyedrisch gestaltet. Sie besitzen meist einen deutlich sichtbaren Kern, und ihr Protoplasma ist vollständig mit einer körnigen Masse gefüllt, die nichts anderes als überaus kleine Fettröpfchen darstellt. Verfolgt man diese innersten Zellen nach dem Ausführungsgang zu, dann sieht man die Tröpfchen immer grösser werden, indem die kleinern unter einander verschmelzen, bis nahe am Ausführungsgang die ganze Zelle von einem einzigen oder mehreren grössern Fetttropfen erfüllt ist, so dass dieselbe dann hell und durchsichtig erscheint. Ein eigentliches Lumen ist in den Drüsenläppchen nicht vorhanden, da die Zellen und ihr Secret das ganze Läppchen erfüllen. Man wird demnach das secernirende Epithel der Stachelbalgdrüsen als ein vielschichtiges bezeichnen müssen.

## Die Knäueldrüsen.

Die Knäueldrüsen sind nach dem Typus der einfach tubulösen Drüsen gebaut und bestehen aus einem röhrenförmigen, blind endigenden Canal. An jeder Drüse kann man, wie schon vorher erwähnt, den eigentlich secernirenden, stark verknäuelten Schlauch, einen Anfangs geraden, später leicht geschlängelten Ausführungsgang und eine die Epidermis durchbohrende Mündung unterscheiden. Die Knäueldrüsen liegen bald etwas höher, bald etwas tiefer im Corium, stets aber tiefer als die Haarbalgdrüsen und sind von Fett und lockerm Bindegewebe umgeben.

Der Ausführungsgang ist stets enger als der secernirende Schlauch. Er steigt in leichten Windungen nach aufwärts und mündet, die Epidermis durchbrechend, mit einer trichterförmigen Oeffnung an der Hautoberfläche. Der Uebergang des Drüsenschlauches in den engeren Ausführungsgang ist kein plötzlicher; es verjüngt sich ersterer vielmehr ganz allmählich zu letzterem.

Dass der Ausführungsgang sich zwischen den Drüsenläppchen der Haarbalgdrüsen hindurchwindet, wie es CHODAKOWSKY (71) an den Hautdrüsen unserer Haussäugethiere und des Maulwurfs beschreibt, habe ich beim Igel niemals beobachten können. Ebenso wenig habe ich constatiren können, dass der Ausführungsgang einer Knäueldrüse in den Balg ausmündet, wie GRAFF (72) und HÖRSCHELMANN (70) es für unsere Hausthiere angeben.

Bezüglich des histologischen Baues des Drüsenschlauches bemerke ich, dass die Wand aus folgenden drei Schichten: der Bindegewebshülle, einer Muskellage und einer Epithelschicht, sich zusammensetzt. Die Bindegewebshülle besteht aus einer dünnen Lage von fasrigem Bindegewebe, mit vereinzelt, länglichen Bindegewebszellen. Nach innen wird dieselbe von einer dünnen, homogenen, bald mehr, bald minder deutlich hervortretenden Lamelle, der so genannten *Membrana propria* begrenzt. Die Muskelschicht zeigt eine einfache Lage von glatten Muskelzellen, die einen länglichen, stäbchenförmigen Kern erkennen lassen und der darunter liegenden Epithelschicht unmittelbar (ohne dazwischen gelegene *Membrana propria*) aufsitzen. Die Muskelfasern laufen parallel oder leicht schräg zur Längsaxe des Schlauches. Die Epithelschicht besteht aus einer einfachen Lage hoher Cylinderzellen, deren Protoplasma einen ungemein feinkörnigen Inhalt zeigt und an deren rundlichem, ziemlich genau in der Mitte gelagertem Kern man mehrere Nucleoli, sowie eine deutliche Kernmembran erkennen kann.

An ihrer freien, dem Lumen zugekehrten Fläche besitzen die Zellen eine feine, zarte, aber scharfe Begrenzung, die so genannte Cuticularschicht, welche zuerst von HEYNOLD (73) und zwar an den Schweissdrüsen des Menschen nachgewiesen wurde. Die Weite des Lumens ist sehr schwankend. Auch der Ausführungsgang zeigt eine einfache Lage von Cylinderzellen, doch lässt er nicht mehr eine so deutliche Muskelschicht erkennen wie die secernirenden Schläuche.

Nach KÖLLIKER (6) soll die Epithelschicht des Ausführungsgangs beim Menschen eine doppelte sein, und zwar soll die nach aussen gelegene unmittelbar aus der Muskellage der Drüsenschläuche hervorgehen, doch widerspricht dieser Angabe GRAFF (72).

### Entwicklung der Igelstacheln.

Zur Verfügung standen mir Embryonen von 2, 3 und 5 cm Länge sowie ein neugeborener und ein etwa 8 Tage alter Igel. Die zu untersuchenden Hautstücke wurden sehr verschiedenen Gegenden der Körperoberfläche entnommen. Um feststellen zu können, ob sich vielleicht irgend welche Verschiedenheiten in der Entwicklung von Stachel, Borste und Haar zeigen, untersuchte ich vorwiegend auch Hautpartien aus den Grenzgebieten von Stachel- und Haarkleid, so z. B. die Uebergangsstelle zum Bauch, ferner die Hautpartien der Stirn- und Ohrgegend. Ich will aber schon an dieser Stelle bemerken, dass in den ersten Entwicklungsstadien keine merklichen Unterschiede zwischen Stachel, Borste und Haar zu constatiren waren. Erst später, wenn sich die einzelnen Haargebilde ihrer Vollendung nahen und ihrer typischen Form zustreben, lassen sich einige Verschiedenheiten nachweisen.

Zur Untersuchung der ersten Entwicklungsstadien des Stachels nahm ich Hautstücke vom Rücken eines 2 cm langen Embryos. Die erste Anlage des Stachels macht sich nun dadurch bemerkbar, dass sich eine Anzahl Zellen der tiefsten Zellenlage der Epidermis, also des Stratum Malpighii, gegen die darunter liegende Cutis vorwölben (Fig. 1 a). An der Epidermis selbst sind in diesem Stadium drei Schichten zu unterscheiden, von denen die tiefste, das so genannte Stratum cylindricum s. Malpighii, aus einer Lage niedriger Cylinderzellen besteht, die mit einer feinen Basalmembran dem Corium aufsitzen. Auf sie folgen zunächst 2—4 Reihen von Zellen, die eine polyedrische oder rundliche Gestalt zeigen, die Zellenlage des Stratum mucosum oder der Keimschicht (nach BONNET, 78 u. 79). Die oberflächlichste Schicht

endlich besteht aus 1 bis 2 Lagen von platten, länglichen Zellen, die einen noch deutlichen Kern erkennen lassen und das Stratum corneum oder die Deckschicht bilden (nach BONNET). Am Corium ist in dem ersten Entwicklungsstadium des Stachels noch keinerlei Veränderung nachzuweisen; sie zieht glatt unter der Stachelanlage hinweg.

Ich weiche mit meiner Darstellung der ersten Anlage des Stachels von den Angaben von DAVIES (1), der ebenfalls Igelembryonen untersuchte, ab. Genannter Forscher sieht die Ansammlung von Bindegewebszellen, also eine Coriumwucherung, durch deren Erhebung die darüber ziehende Epidermis eine leichte Vorwölbung erleidet, als erste Stachelanlage an, während er die oben beschriebene leichte Einsenkung des Stratum Malpighii erst als zweites Stadium anerkennt. Ich kann dieser Angabe nicht beistimmen. Wohl finden sich auf der Embryonalhaut des Igels solche Coriumpapillen, aber sie bleiben fast immer ohne Haar- und Stachelanlagen. Nur in seltenen Fällen entstehen solche auf der Höhe derartiger Erhebungen. In der Regel vollzieht sich die Stachelanlage in der glatten Haut ohne vorausgehende Papillenbildung. Es sind demnach die letztern Fälle als die Norm, die erstern dagegen nur als Ausnahme zu betrachten.

Es sei mir gestattet, hier auch die Angaben anderer Autoren zum Vergleich heranzuziehen, da gerade bezüglich der ersten Haaranlage eine vollkommene Einigung immer noch nicht erzielt worden ist. Es gilt dies schon in Betreff der Frage, ob Epithel oder unterliegendes Bindegewebe die erste Anlage bildet. Während die Einen die Wucherung der untersten Epidermisschichten als den Ausgangspunkt der Haarkeime betrachten, auch dabei wohl zugeben, dass dieselbe auf dem Gipfel einer Coriumpapille auftreten könne, sehen die Andern gerade das Auftreten der Coriumpapillen als erste Haaranlage an.

Der erstern Ansicht stimmt vor allem KÖLLIKER (80 u. 81) bei. Derselbe untersuchte menschliche Embryonen und fand die ersten Anlagen der Haare in der 12.—13. Woche an Stirn und Augenbrauengegend. Sie erschienen dem unbewaffneten Auge als kleine, dicht neben einander stehende, durch regelmässige Zwischenräume getrennte weissliche Pünktchen. Bei der mikroskopischen Untersuchung ergab sich, dass diese Pünktchen mit dem Stratum Malpighii in directem Zusammenhang standen, solide Fortsätze der Epidermis waren, die in schiefer Richtung in das darunter liegende Corium eindrangen.

REISSNER (22) stellte seine Untersuchungen über die erste Entwicklung der Haare vorzugsweise an Schaf- und Ziegenembryonen an, daneben aber auch an Embryonen vom Menschen. Auch er erkennt

mit blossem Auge in der Nähe des Auges und des Mundes kleine, weisse Pünktchen, die sich bei genauerer Untersuchung als flache Hervorragungen an der Oberfläche der Haut ergaben. So weit stimmt REISSNER mit den Angaben KÖLLIKER's überein, in der weitem Darstellung aber weicht er wesentlich von ihm ab. Er sagt nämlich: „Betrachtet man dünne (durch diese Hervorragungen gelegte) Schnitte unter dem Mikroskop, so lässt sich nachweisen, dass jene Hervorragungen an der Oberfläche sowohl von der dünnen Oberhaut als auch von der Lederhaut gebildet werden. In den Hervorragungen, so weit sie aus der Lederhaut bestehen, zeichnet sich in der Regel eine rundliche, nicht scharf begrenzte Stelle durch geringere Durchsichtigkeit von der übrigen Lederhaut aus.“

Auch REMAK (82) sieht wie KÖLLIKER die Einsenkung der Epidermis als die erste Haaranlage an, doch weicht er in einem andern Punkt von den Angaben KÖLLIKER's ab. Während letzterer die Haare, wie vorher erwähnt, aus soliden Fortsätzen des Stratum cylindricum entstehen lässt, sind nach REMAK die ersten Haaranlagen hohl und schlauchförmig. Die Wand des Schlauches wird aus einer dünnen, homogenen Membran und aus cylindrischen Zellen gebildet, welche wie ein Epithel der Membran aufsitzen. Der Innenraum wird nach oben durch das Stratum corneum verschlossen. Die dünne homogene Membran verwandelt sich in den Haarbalg, die cylindrischen Zellen des Schlauches dagegen in die Anlagen des Haars, der Wurzelscheiden und der Talgdrüsen.

Den Angaben REISSNER's schliesst sich im Wesentlichen GOETTE (84) an, der Kaninchen- und Schafsembryonen auf den verschiedenen Entwicklungsstufen bezüglich der ersten Haaranlage untersuchte. Es erscheinen nach ihm die ersten Zeichen der beginnenden Haarbildung am Auge und Maul ebenfalls als weisse Pünktchen, die schon dem blossen Auge makroskopisch erkennbar sind. Bei der mikroskopischen Untersuchung erkennt er, dass jene Pünktchen von kleinen Höckerchen herrühren, die aus runden oder kegelförmigen Erhebungen des Coriums und der gleichmässig darüber sich hinziehenden Oberhaut bestehen.

FEIERTAG (85) beschreibt begrenzte Verdickungen der Epidermis, die nur wenig in das Corium hineinragen, als ersten Haarkeim. Die ersten Zeichen der beginnenden Verdickung erblickt er in dem Längerwerden der Cylinderzellen des Stratum Malpighii und dem Auftreten von kleinen, rundlichen, jungen Zellen zwischen dem Stratum corneum und dem Stratum Malpighii. Die jungen Zellen sollen von dem letztern abstammen und durch ihre Ansammlung die Verdickung hervorrufen.



FEIERTAG ist übrigens der Erste, der auf die Frage, ob Epithel oder Bindegewebe die erste Anlage bildet, etwas näher eingeht. Er sagt darüber Folgendes: „Die ersten Fortsätze der Epidermis, d. h. die ersten Haarkeime entstehen bei sehr jungen Embryonen auf kleinen, höckerartigen Erhebungen der Cutis. Genau solche Epidermisfortsätze finde ich nicht allein auf der Höhe der oben beschriebenen Höckerchen, sondern auch dicht daneben an Stellen, an welchen auch nicht die geringste Spur der Andeutung eines Cutishöckers sichtbar ist. Da die Zahl der auf Cutishöckerchen sich bildenden Haarkeime im Vergleich zu den ohne Cutishöckerchen entstehenden sehr gering ist, so muss letzteres als Regel, ersteres als Ausnahme angesehen werden.“ Dabei betont FEIERTAG noch besonders, dass bei den zuerst auftretenden Haarkeimen ganz junger Embryonen die Fortsatzbildung der Epidermis auf einem Coriumhöcker auftrete, während die Haarkeime älterer Embryonen ohne vorhergehende Erhebung des Coriums entstehen.

GOETTE (84) und REISSNER (22) haben offenbar ihre Resultate, die sie durch die Untersuchung ganz junger Embryonen gewonnen haben, verallgemeinert, indem sie allen Haaren eine Erhebung des Coriums vorausgehen liessen, und sind in Folge dessen zu der falschen Behauptung gelangt, dass die Coriumhöckerchen den ersten Anstoss zur Bildung der Haarkeime geben.

Nach den vorstehend gemachten Angaben der einzelnen Autoren sehen wir also, dass die Ansichten bezüglich der ersten Haaranlage sehr verschieden sind. Die einen lassen das Epithel die Hauptrolle spielen, die andern sagen, die Coriumpapille ist das Primäre. Aus der Thatsache jedoch, dass der epitheliale Haarkeim ohne jede Papillenbildung auftreten kann, ja dies sogar in den meisten Fällen geschieht, erhellt, dass eine Coriumpapille nicht der wesentliche Bestandtheil einer Haaranlage ist. Wenn auch von manchen Autoren hervorgehoben wird, dass häufig eine Coriumpapille vor der Epithelwucherung auftritt, so ist dies immer noch kein Grund, gerade diese Coriumpapille als erste Haaranlage anzuerkennen. Solche Papillen treten vielfach am Säugthierkörper auf, ohne dass es später jemals zu Haaranlagen kommt, und ebenso treten Fortsätze der Epidermis, d. h. die ersten Haarkeime ohne vorhergehende Erhebung des Coriums auf. Die epitheliale Zellenwucherung ist demnach das Wesentliche und als erste Haaranlage, als Haarkeim, zu bezeichnen.

Gehen wir nun zu dem zweiten Entwicklungsstadium über, so finden wir, dass die Epidermisfortsätze schon beträchtlich

tiefer in das darunter liegende Corium eingedrungen sind (Fig. 1 b). Der Stachelkeim hat eine mehr cylindrische Form angenommen. Die centrale Zellenmasse dieses cylindrischen Zapfens setzt sich aus denselben Zellen zusammen wie das Stratum mucosum, während wir an der Peripherie eine Lage von cylinderförmigen Zellen als Fortsetzung des Stratum Malpighii finden. Letztere stehen mit ihrer Längsaxe senkrecht zu der des Stachelkeimes. Auch an dem den Stachelkeim umgebenden Corium sehen wir schon jetzt bestimmte Veränderungen auftreten. Unter dem Grunde des Epithelzapfens sind die Zellen eine Vermehrung eingegangen, und die Bindegewebsfasern stellen ein engeres Geflecht dar. Ebenso sind die Zellen an den Seiten des Epithelzapfens dichter zusammengedrückt. Ohne Zweifel geben diese Zellenanhäufungen unter sowie zu den Seiten des Stachelkeims das Material für die Papille resp. den Stachelbalg ab; sie sind also als die erste Anlage dieser beiden Gebilde anzusehen.

Ich möchte an dieser Stelle nochmals auf die oben angeführten Angaben REMAK's (82) eingehen. Genannter Forscher beschreibt, wie erwähnt, jene cylindrischen Epidermisfortsätze als hohl- und schlauchförmig. Offenbar liegt hier eine Täuschung vor; jene cylindrischen Fortsätze sind stets solid, wie schon KÖLLIKER und REISSNER ausdrücklich hervorgehoben haben. Als Beweis gegen die REMAK'sche Behauptung lassen sich auch die Befunde anführen, die man an Flächenschnitten der Haut gewinnt. An solchen erscheinen die Querschnitte der Epithelzapfen stets ohne Lumen.

In dem folgenden, dem dritten Stadium, sehen wir, dass der Epidermisfortsatz an Länge sowohl, als auch an Breite zugenommen hat (Fig. 1 c). Das untere Ende, der Grund des Keims, erscheint kolbig verdickt und convex abgerundet. Auch die Papillenanlage tritt durch eine grössere Ansammlung von Bindegewebszellen jetzt deutlicher hervor und zeigt entsprechend dem convex gerundeten Grund des Epithelzapfens einen concaven Eindruck. Gleichzeitig bemerken wir auch schon die ersten Anlagen der Talgdrüsen. Dieselben treten als kleine, seitliche Buckel des Stachelkeimes in mittlerer Höhe desselben auf und setzen sich aus denselben Elementen zusammen wie die Epidermisfortsätze, d. h. die Peripherie wird von den cylinderförmigen Zellen des Stratum Malpighii gebildet, während das Centrum aus runden, polygonalen Zellen des Stratum mucosum besteht.

Bezüglich der ersten Anlagen der Talgdrüsen stimmen meine Angaben mit denen von DAVIES (1) nicht überein. Nach ihm erscheinen dieselben erst dann, wenn schon der Stachelschaft von den Wurzelscheiden

unterschieden werden kann. Nach REISSNER (22) soll die Talgdrüsenentwicklung sogar erst nach Durchbruch der Haare geschehen. Beiderlei Angaben aber finden bei keinem andern Autor ihre Bestätigung; vielmehr stimmen die meisten Beobachter darin überein, dass die Talgdrüsenanlage beginnt, ehe überhaupt ein Haar sich differenziert hat.

Im nächsten Stadium haben die Stachelkeime wiederum an Umfang zugenommen (Fig. 2). Die kolbige Verdickung des Fundus ist bedeutender geworden, doch zeigt letzterer nicht mehr jene convexe Abrundung, sondern eine unten mehr abgeplattete Form. Dem entsprechend hat auch die Papillenanlage ihre Gestalt geändert, indem sie an ihrer dem Stachelkeim zugekehrten Fläche nicht mehr concav eingedrückt, sondern abgeflacht erscheint. Auch der zu den Seiten des Epithelfortsatzes gelegene Stachelbalg ist inzwischen schärfer hervorgetreten, weil seine Zellen dichter an einander gerückt sind und seine Bindegewebsfasern ein engeres Geflecht darstellen.

FEIERTAG (85) glaubt in diesem Stadium schon 3 Schichten an dem Haarbalg unterscheiden zu können, eine Membrana propria oder Grenzlamelle, eine ihr zunächst befindliche Quer- und eine darauf folgende Längsfaserschicht. Gleiche Angaben habe ich bei keinem andern Autor finden können, und auch meine Untersuchungen bieten keine Bestätigung. Ich fand nur, dass der Balg sich aus einer dichten Bindegewebslage zusammensetzt, deren Zellen sich von denen der Umgebung dadurch unterscheiden, dass sie nicht wie diese rundlich oder oval erscheinen, sondern eine ausgesprochen spindelförmige Gestalt angenommen haben und mit ihrer Längsaxe parallel zu der des Stachelkeims gelagert sind.

Gehen wir nun zu dem 5. Entwicklungsstadium (Fig. 3) über, so sehen wir, dass die Anlage der Papille durch fortwährende Zellervermehrung bedeutend an Umfang zugenommen hat und anfängt in den über ihr gelegenen Fundus des Stachelkeims hinein zu wuchern, so dass sie diesen wie den Boden einer Flasche eindrückt. Die Anlage der Papille hat hiermit ihre typische Form bekommen, so dass wir sie jetzt als eine wirkliche Haar- resp. Stachelpapille bezeichnen dürfen. Sie zeigt in diesem Stadium eine pyramidenförmige Gestalt mit abgestutzter Spitze. Die sie zusammensetzenden Elemente sind vorwiegend dicht an einander gedrängte, rundliche Bindegewebszellen. Dabei zeigt die unmittelbar unter dem Grunde des Stachelkeims gelegene Zellenlage eine etwas dunklere Färbung. Bindegewebsfasern sind nur ganz spärlich oder gar nicht vorhanden.

Vergleicht man die verschiedenen Angaben bezüglich des ersten

Auftretens der Papille, so findet man, dass die einzelnen Beobachter in diesem Punkt wenig übereinstimmen.

Nach KÖLLIKER's (80) altern sowohl, wie auch nach seinen neuesten Mittheilungen tritt die Papille ziemlich spät auf, und zwar erst dann, wenn schon der Haarschaft und die innere Haarscheide unterschieden werden können. KÖLLIKER hat hierbei (nach seinen Abbildungen zu urtheilen) die vollständig ausgebildete, zwiebelförmige Papille im Sinne, welche allerdings erst viel später zu Stande kommt.

REISSNER (22) und GOETTE (84) sprechen dagegen von einer sehr frühen Entwicklung der Haarpapille, indem sie die vorher bereits erwähnte Verdickung des Coriums, d. h. den Coriumhöcker, auf dem der Haarkeim entsteht, bereits als Papille ansehen und diese demnach von vorn herein bei der Haaranlage auftreten lassen.

BONNET (78) und FEIERTAG (85) lassen die erste Anlage der Papille sogleich unter der ersten Anlage des Haarkeims in Form einer beschränkten Zellenwucherung des Coriums in Erscheinung treten. Letzterer Autor verwarft sich jedoch dagegen, diese Zellenmasse schon als Papille zu bezeichnen, sondern will diesen Namen erst von der Zeit an gebraucht wissen, in der dieselbe durch weitere Wucherung das untere Ende des Haarkeims flaschenartig auszubuchten beginnt. Letzterer Vorgang wird von den citirten Autoren übereinstimmend in die Zeit der beginnenden Haarkegeldifferenzirung oder kurz vorher gelegt. Eine Ausnahme hiervon macht FEIERTAG, der die Papille bei verschiedenen Thieren nicht im gleichen Entwicklungsstadium des Haarkeims, sondern zu wesentlich verschiedenen Zeiten sichtbar werden lässt. So findet er beim Schaf und Kaninchen sehr grosse und weit entwickelte Haaranlagen ohne jegliche Spur einer Papille, bei Katzen dagegen sieht er die Papille schon sehr früh auftreten.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zur weitem Betrachtung des 5. Entwicklungsstadiums zurück. Was den Stachelkeim, den cylinderförmigen oder vielmehr schon flaschenförmigen Epithelzapfen betrifft, so sind auch hier jetzt nunmehr wesentliche Veränderungen nachweisbar. Es hat sich nämlich in diesem Epithelzapfen eine kegelförmige mittlere Partie von Zellen von den übrigen abgeschieden. Diese centrale Zellenpartie, die UNNA (55) passend mit dem Namen des primitiven Haarkegels bezeichnet, repräsentirt die erste Anlage des Stachels im engern Sinne (d. h. den Stachelschaft mit Oberhäutchen) sowie der innern Wurzelscheide, während aus den den Kegel umgebenden Zellenlagen die äussere Wurzelscheide hervorgeht. Die Zellen dieses primitiven Stachelkegels, dessen Basis den Grund des kolbigen

Epithelzapfens einnimmt, während seine Spitze nach oben, der Epidermis zu, gerichtet ist, unterscheiden sich von den den Kegel umgebenden übrigen Zellen theils durch die Form, theils auch durch die Farbe. Sie sind zunächst etwas dunkler gefärbt als die umgebenden Zellen, besonders an der Basis des Kegels, während sie nach der Spitze allmählich ablassen, so dass hier die Farbenunterschiede zwischen den central gelegenen Zellen, die dem primitiven Stachelkegel angehören, und den diesen umgebenden, peripheren Zellen nicht mehr so deutlich hervortreten. Die Form der Zellen hat sich in so fern geändert, als die des Kegels sich verlängert haben und mit ihrer Längsaxe derjenigen des Epithelzapfens sich gleichstellen, während die peripherischen Zellen zwar ebenfalls an Länge zugenommen haben, sich mit ihrem längsten Durchmesser jedoch quer zur Längsaxe des Epithelzapfens lagern. Besonders erscheinen am Grunde des primitiven Stachelkegels die Zellen ganz bedeutend verlängert und mit ihrer Längsaxe parallel zu der des Keims gerichtet. Im Innern des Kegels zeigen die Zellen eine mehr ovale Gestalt, während die Oberfläche desselben aus ganz langen, abgeplatteten Zellen sich zusammensetzt.

An dieser Stelle möchte ich noch einer eigenthümlichen Angabe GOETTE'S (84) Erwähnung thun. Genannter Autor behauptet nämlich, dass als Vorläufer des eigentlichen Haars Fettkügelchen im obern Drittheil der Haaranlage und zwar in der Axe auftreten. Wegen der Fettkügelchen könne, so behauptet GOETTE (84) weiter, die gemeinsame Anlage für den Haarschaft und die innere Haarscheide nicht, wie es nach KÖLLIKER und REISSNER der Fall sein soll, bis an die Oberhaut reichen, weil das obere Drittheil der Anlage durch dieselben unwegsam gemacht werde. Eine derartige Fettbildung wird von keinem andern Beobachter beschrieben; ebenso wenig habe ich bei meinen Untersuchungen irgend welche Fettkügelchen angetroffen.

Das folgende Stadium ist von mir in Fig. 4 zur Darstellung gebracht. Wir sehen hier zunächst, dass die Papille aus ihrer pyramidenförmigen Gestalt in eine mehr rundliche übergegangen ist; ausserdem hat sie an ihrem untern Ende eine Einschnürung erlitten, so dass jetzt an ihr ein Papillenhals sowie ein Papillenkopf unterscheidbar ist. Der primitive Stachelkegel scheint um ein Beträchtliches verlängert; er reicht jetzt ungefähr bis zur Hälfte der ganzen Stachelanlage hinauf. Wir können auch schon deutlich den eigentlichen Stachel mit seinem Oberhäutchen von der ihn umgebenden innern Wurzelscheide unterscheiden. Letztere setzt sich aus drei Zellenlagen zusammen. Die Zellen der beiden zu innerst gelegenen

Schichten sind abgeplattet und etwas stärker gefärbt als die der äussern Schicht, die eine mehr ovale Form zeigen. Vor allem aber ist in den beiden nach innen gelegenen Zellenlagen jetzt das erste Auftreten von Eleidinkörnchen nachweisbar. Dieselben erscheinen in unmittelbarer Umgebung des Kerns als kleine Körnchen von intensiv dunkler Färbung. Die beiden mit diesen Eleidinkörnchen gefüllten Zellenlagen repräsentiren offenbar die HUXLEY'sche Schicht, während die nach aussen gelegene, etwas hellere Zellenlage der HENLE'schen Schicht entspricht.

DAVIES (1) hat auf diesem Entwicklungsstadium des Stachels ebenfalls schon die Eleidinkörnchen gesehen, dieselben aber nicht als solche zu deuten gewusst. Er sah dunkel gefärbte Flecke im Protoplasma der Zellen auftreten, deren Zahl und Grösse so rasch zunahm, dass die Umrisse dieser Zellen bald nicht mehr deutlich hervortraten und es den Anschein hatte, als wenn die centrale Axe des obern Theils der Einsenkung aus einer Masse dunkel gefärbter Körnchen und Kügelchen bestehe. DAVIES glaubte deshalb es mit degenerirten Zellen zu thun zu haben.

Nach innen von den Zellenlagen der HUXLEY'schen Schicht finden wir unmittelbar auf dem in der Entwicklung begriffenen Stachel, besonders in der Gegend der Spitze, noch eine zusammenhängende Reihe spindelförmiger Zellen, die sich durch ihre schwächere Färbung sowie durch das Fehlen der Eleidinkörnchen gegen die aufliegenden Zellen scharf absetzen. Aus diesen Zellen geht später das Oberhäutchen des Stachels hervor.

Die den eigentlichen Stachelkeim zusammensetzenden Zellen zeigen an der Spitze eine abgeplattete Form, werden weiter nach unten mehr oval und rundlich, bis sie schliesslich an der Basis, also über dem Kopf der Papille, eine cylindrische Gestalt annehmen. Auch ist eine von der Spitze nach der Basis des Stachels ganz allmählich zunehmende Färbung der Zellen nachweisbar. An den primitiven Stachelkegel mit seiner innern Wurzelscheide umgebenden Zellenlagen, die also die äussere Wurzelscheide repräsentiren, erkennen wir zu äusserst als Fortpflanzung des Stratum Malpighii eine Lage cylinderförmiger Zellen, die mit ihrer Längsaxe senkrecht zu der der Stachelanlage stehen. Dieselben nehmen nach unten zu bis ungefähr zur Hälfte der ganzen Stachelanlage fortwährend an Länge zu, so dass sie schliesslich fast palissadenförmig aussehen, bis sie dann wieder nach dem Fundus der Stachelanlage zu immer mehr sich verkürzen. Der Raum zwischen der Cylinderzellenlage und dem primitiven Stachelkegel resp. der innern Wurzelscheide wird von rund-

lichen, polygonalen oder ovalen Zellen ausgefüllt, die mit dem Stratum mucosum der Epidermis in Zusammenhang stehen und der äussern Wurzelscheide zuzurechnen sind. Verfolgen wir die beiden Wurzelscheiden sowie das Oberhäutchen und den eigentlichen Stachelschaft weiter nach abwärts, so finden wir, dass die einzelnen Zellenlagen allmählich weniger deutlich sich unterscheiden, bis sie schliesslich am Fundus der Stachelanlage in eine indifferente, aus rundlichen Zellen bestehende Masse übergehen, die den Kopf und den Hals der Papille umlagert und das Keimlager für die einzelnen Theile des Stachels, den Schaft, das Oberhäutchen und die beiden Wurzelscheiden darstellt.

Erwähnenswerth ist schliesslich noch, dass auch die Richtung der aus den oben genannten Theilen bestehenden Stachelanlage inzwischen eine Veränderung erlitten hat. In den allerersten Stadien zur Oberfläche senkrecht, erleidet sie im weiteren Verlauf der Entwicklung eine leichte Neigung, bis sie in dem zuletzt beschriebenen Stadium, in dem die Sonderung in Stachel- und Wurzelscheiden deutlich ausgeprägt ist, am untern Ende beginnt sich retortenartig zu krümmen. Die Krümmungsstelle liegt oberhalb der Spitze des Stachelkegels.

An dem Stachelbalg waren in diesem Stadium keine wesentlichen Veränderungen nachweisbar.

Im Verlauf des folgenden Stadiums sehen wir zunächst, dass der in der Entwicklung begriffene Stachel um ein Beträchtliches in die Länge wächst, bis aus dem ursprünglich stumpfen Stachelkegel allmählich ein mehr gestreckter, vorn in eine feine Spitze auslaufender Kegel geworden ist. Die Zellen des Oberhäutchens und der obern Lagen des Stachelschafts zeigen jetzt eine lang gestreckte, spindelförmige Gestalt und haben Kerne, die auf ein Minimum zusammengeschrumpft erscheinen, so dass sie nur schwer, theilweise gar nicht mehr nachweisbar sind. Durch ihr glasiges, glänzendes Aussehen geben sie zu erkennen, dass der Verhornungsprocess in ihnen bereits begonnen hat. Auch die Papille hat ihre Gestalt geändert, indem sie aus der runden Form in eine mehr ovale, eiförmige übergegangen ist. Stachelbalg, sowie Wurzelscheiden dagegen zeigen keine wesentlichen Veränderungen.

Während des spätern Stadiums (Fig. 5) unterliegen alle Theile des Stachels einer bedeutenden Weiterentwicklung, auch in so fern, als der Verhornungsprocess dabei beträchtliche Fortschritte macht. Der Stachel selbst ist in eine ganz feine Spitze ausgezogen und bis nahe an die Epidermis emporgerückt. Er erscheint an seinem obern Theil mit dem spitzen Ende glänzend, durchsichtig. Die einzelnen Zellen sind nicht mehr unterscheidbar; sie sind zu einer soliden Horn-

masse geworden, an der nur eine feine Längsstreifung bemerkbar ist. Weiter abwärts treten die Umrisse der Zellen allmählich wieder deutlicher hervor; wir erkennen zuerst ganz lange, abgeplattete Zellen mit wenig sichtbarem Kern, dann solche, die allmählich eine spindelförmige und ovale Gestalt annehmen und am Fundus des Stachels, dem vorher beschriebenen Keimlager, schliesslich in Zellen von rundlicher Form übergehen, deren Kerne sich lebhaft färben und eine deutliche Kernmembran sowie mehrere Kernkörperchen erkennen lassen. Die gleiche Gestaltveränderung der Zellen lässt sich von dem Rand des Stachels nach dem Innern zu nachweisen. Während die Zellen der Peripherie ganz abgeplattet sind, nehmen sie nach dem Centrum zu allmählich eine ovale und runde Form an. Daraus ergibt sich, dass der Verhornungsprocess von der Spitze nach der Wurzel sowie von der Rinde nach dem Innern, dem Mark, zu fortschreitet. Auch bemerkt man jetzt zum ersten Mal das Auftreten von Pigmentzellen, und zwar im tiefsten Theil des Stachelkeims um die Papille herum.

Die Gestalt und Grösse dieser Pigmentzellen ist sehr variabel. Wir finden kleine, rundliche, ovale, spindel- und sternförmig verästelte Zellen, die in den Interstitien der Stachelkeimzellen liegen und mehr oder minder mit ihren Ausläufern unter einander in Verbindung stehen. FEIERTAG (85) giebt an, Pigment schon auf den frühern Stadien gesehen zu haben, und zwar zuerst in den peripheren Theilen des Haarkeims. Ich kann dies nicht bestätigen; ich habe Pigment in den jüngern Entwicklungszuständen niemals nachweisen können. Auch fand ich, dass das Pigment nicht an der Peripherie, sondern stets im Centrum des Stachelkeims zuerst auftrat. FEIERTAG stimmt aber mit mir in so fern überein, als er angiebt, das Pigment in Form von rundlichen und verästelten Pigmentzellen gesehen zu haben, im Gegensatz zu REISSNER (22), welcher nur runde, mit Pigmentkörnchen erfüllte Zellen angetroffen hat und behauptet, dass die von andern Autoren, so auch von SIMON (87) und REMAK (82), gesehenen sternförmigen Pigmentzellen bloss Kunstproducte darstellen. Er sei, so sagt er, zu der Ueberzeugung gelangt, dass sie erst bei der Darstellung des Präparats durch ausgeübte Zerrung und Berstung der Zellmembran entstanden. Nach meinen Untersuchungen muss ich mich jedoch den Angaben FEIERTAG's, SIMON's und REMAK's anschliessen und bestätigen, dass an der Existenz auch von verästelten Pigmentzellen nicht gezweifelt werden darf.

Gehen wir nun zur Betrachtung der übrigen Theile des Stachelkeims über, so finden wir zunächst an der innern Wurzelscheide, dass



die Differenzirung der HUXLEY'schen von der HENLE'schen Schicht viel deutlicher hervortritt. Die erstere besteht aus zwei bis drei Lagen von länglichen Zellen, deren Protoplasma mit Eleidinkörnchen angefüllt ist. Besonders reichlich treten diese im untern Theil der HUXLEY'schen Schicht auf. In der Mitte ihrer Länge verbreitert sich die HUXLEY'sche Schicht ein wenig, so dass man hier meist drei Zellenlagen deutlich unterscheiden kann, während in den obern Partien nach der Spitze zu sowie auch weiter unten, nach dem Keimlager hin, nur eine bis zwei Zellenschichten nachweisbar sind. Die HENLE'sche Schicht dagegen besteht in ihrem ganzen Verlauf nur aus einer einzigen Lage von länglichen Zellen; sie unterscheidet sich von der HUXLEY'schen Schicht vor allem dadurch, dass ihre Zellen bedeutend blasser sind und keine Eleidinkörnchen führen. Auch sind die Zellen der HUXLEY'schen Schicht im Allgemeinen etwas kürzer als die HENLE'schen Zellen; die Contouren der letztern sind schwer von einander unterscheidbar, doch können wir in ihnen noch einen lang gestreckten, stäbchenförmigen Kern erkennen.

Bezüglich der Textur der innern Wurzelscheide finde ich die Angaben der vorher citirten Autoren in einzelnen Punkten vielfach abweichend.

Nach KÖLLIKER (80) ist die innere Scheide streifig, ohne Lücken und aus Zellen zusammengesetzt, die vermuthlich einer Metamorphose der zwischen Haar und äusserer Haarscheide gelegenen Zellen ihren Ursprung verdanken. KÖLLIKER spricht also nicht von zwei Schichten der innern Haarscheide.

REISSNER (22) lässt die innere Haarscheide aus länglichen, abgeplatteten Zellen bestehen, die der Länge des Haars entsprechend gelagert sind und ihre Umrisse wenigstens an einzelnen Stellen deutlich wahrnehmen lassen.

GOETTE (84) sagt in Bezug auf die innere Haarscheide Folgendes: „Mit dem Erscheinen des Haarschafts erhält auch die innere Scheide eine feste Grenze und besteht alsdann aus einer dunklern, unklaren Lage, welche dem Haar zunächst liegt, und aus einer glashellen Schicht.“ Aus diesen Angaben ist ersichtlich, dass GOETTE zwei Schichten an der innern Haarscheide unterschieden hat, in Bezug auf ihre Textur jedoch zu keiner sichern Auffassung gekommen ist.

Recht widersprechende Angaben finde ich bei DAVIES (1). Derselbe will die Zellen der HENLE'schen Schicht im Allgemeinen — wenn auch nicht in allen Höhen — dunkler gefärbt gesehen haben als diejenigen der HUXLEY'schen Schicht. Dabei beschreibt er sie als selten granulirt, während andere Beobachter niemals von einer Granulation

sprechen und auch die Zellen stets heller erscheinen lassen als die der HUXLEY'schen Schicht.

REISSNER (22) dagegen giebt genauere Angaben über die innere Haarscheide. Nach ihm erkennt man eine äussere dünne, aus lang gestreckten, durchsichtigen, kernlosen Zellen bestehende Schicht und eine innere, die sich aus rundlichen, kernhaltigen Zellen zusammensetzt.

Auch die äussere Wurzelscheide erscheint in dem jetzigen Stadium wesentlich verändert. An Stelle der lang gestreckten, palissadenförmigen Zellen, die wir in den frühern Stadien beschrieben haben, unterscheiden wir darin jetzt mehrere über einander liegende Zellenlagen. So besonders im obern Theile, wo wir deren 4 bis 5 zählen. Nach unten verringert sich die Zahl allmählich auf 3, schliesslich bis auf 2. Dabei zeigen die am meisten nach aussen gelagerten Zellen eine kurz cylindrische Gestalt, die sich nach innen zu in eine mehr rundliche verwandelt. In der innersten Lage, die unmittelbar der HENLE'schen Schicht aufsitzt, nehmen die Zellen sogar eine platte Form an. Weiter unten verliert sich an den zu äusserst gelagerten Zellen allmählich die cylindrische Gestalt, um einer mehr rundlichen Platz zu machen.

Am Grunde der Stachelanlage nehmen die Zellen der vorher beschriebenen Lagen der äussern sowohl wie der innern Wurzelscheide alle die gleiche Form an, so dass wir die einzelnen Schichten nicht mehr von einander unterscheiden können. Indem sich dann auch noch die Matrixzellen des eigentlichen Stachelschafts nebst seinem Oberhäutchen denselben zugesellen, entsteht am Fundus eine indifferente, aus rundlichen Zellen bestehende Masse, welche, wie schon vorher erwähnt, das Keimlager der Stachelanlage repräsentirt.

In Betreff des Stachelbals ist zu erwähnen, dass wir an ihm jetzt zwei Schichten erkennen können, von denen die innere, der Wurzelscheide zunächst liegende, zugleich die dickere, quer, die äussere dagegen längs gestreift erscheint. Schliesslich bemerken wir zu innerst von der quer gestreiften Lage noch eine zarte, durchsichtige, structurlose Membran, die so genannte Membrana propria oder die Grenzlamelle, wie sie FEIERTAG nennt. Diese ist mit der spätern Glashaut des ausgebildeten Stachels als identisch zu betrachten.

Auch die Papille hat an den inzwischen abgelaufenen Veränderungen Antheil genommen. Sie hat ihre frühere eiförmige Gestalt in eine zwiebel förmige umgewandelt. Während sie am obern Ende früher abgerundet war, erscheint sie jetzt lang ausgezogen und mit Fortsätzen versehen, die in das Innere des Stachels hineinragen. Es

sieht aus, als wenn die Papille in das Mark des Stachels hineingewuchert wäre. Dieses Hineinwuchern der Papille steht in engem Zusammenhang mit der Entwicklung der innern Theile des Stachels. Hand in Hand mit dem Eindringen der einzelnen Fortsätze entsteht in den Epithelzellen des Stachelkeims eine gewisse Differenzirung, die in dem so eigenthümlichen spätern Verhalten der Rinden- und Marksubstanz ihren Ausdruck findet.

Da die Sonderung von Rinde und Mark, vor allem die allmähliche Entwicklung der früher besprochenen Längslamellen des Stachels besonders gut an Querschnitten sich studiren lässt, so erscheint es mir zweckmässig, dieselben an der Hand der beigefügten Zeichnungen einzeln zu verfolgen.

Betrachten wir zuerst Fig. 8, so erkennen wir in der Mitte des Querschnitts eine rundliche, aus ovalen oder polygonalen Zellen und spärlichen Bindegewebsfasern sich zusammensetzende Masse, die offenbar die quer durchschnitene Stachelpapille darstellt. Umgeben wird dieselbe von einem aus Epithelzellen bestehenden Kranz, dem eigentlichen Stachelkeim, dessen zellige Elemente im Innern unmittelbar um die Papille herum eine Cylinderform zeigen, nach aussen zu mehr rundlich, später oval und schliesslich an der Peripherie ganz abgeplattet erscheinen. Die nach dem Innern zu gelegenen cylinderförmigen Zellen zeigen eine etwas dunklere Färbung als diejenigen der übrigen Lagen. Der Innenrand des Stachelkeimkranzes zeigt 12—15 leichte Einkerbungen, die wir als die ersten Andeutungen der sich nun allmählich herausbildenden, longitudinal verlaufenden Rindenleisten des Stachels zu betrachten haben. Dem entsprechend finden wir auch an der Papille eine gleiche Anzahl stumpfer Vorsprünge, die in die Einbuchtungen des Epithelkranzes hineinragen. Besonders erwähnenswerth ist noch die Thatsache, dass die Papille sehr gefässreich ist. Nicht nur, dass wir im Innern derselben mehrere quer durchschnitene Gefässe finden, auch nach dem Papillenrande zu sehen wir ringsherum die Durchschnitte von solchen, und zwar stets je einen gegenüber den einzelnen Papillenvorsprüngen. An dem Stachelkeim selbst ist es jedoch noch nicht möglich, irgend welche Differenzirung von Mark und Rinden-substanz nachzuweisen.

Im weitern Verlauf werden nun die Fortsätze der Papille länger; sie wuchern in den umgebenden Stachelkeim stärker hinein, so dass dann auch die Einkerbungen an dem letztern immer tiefer werden. Die Papille erscheint somit auf dem Querschnitt wie ein Stern mit langen, in den umliegenden Epithelkranz hineinragenden Strahlen, wie dies auch in Fig. 9 zur Darstellung gebracht ist. An dem Stachel-

keim selbst zeigen die zu innerst gelegenen Zellen, welche die Papille nebst ihren Fortsätzen umgeben, auch jetzt noch cylindrische Gestalt, nach der Peripherie zu aber gehen sie allmählich wiederum in eine mehr runde, dann ovale, schliesslich abgeplattete Form über. Während wir nun aber auf dem vorigen Stadium auch noch am Rande jede Zelle von der andern unterscheiden konnten, auch überall noch ein deutlicher Kern nachweisbar war, erscheinen jetzt die Umrisse der Zellen nach dem äussern Rande zu weniger scharf begrenzt. Die Zellen blassen auch allmählich ab, ihre Kerne nehmen eine platte, immer mehr linear sich streckende Gestalt an, sie schrumpfen allmählich und verschwinden schliesslich gänzlich. Wir erkennen, dass der Verhornungsprocess von der Peripherie her seinen Anfang genommen hat, können aber auch jetzt noch nicht irgend welche Sonderung von Rinde und Mark constatiren.

In der weitem Entwicklung schreitet nun der Verhornungsprocess immer weiter fort; an der Peripherie bildet sich allmählich eine Lage von ganz solidem Horn, was wir daran erkennen, dass diese äusserste Schicht wenig oder gar nicht mehr sich färbt, vielmehr gelblich erscheint und eine zarte Punktirung zeigt. Die feinen Pünktchen stellen die Durchschnitte der Hornfibrillen dar, von denen früher bei der Besprechung der Rindensubstanz die Rede war. Inzwischen macht sich nun auch eine Differenzirung von Rinden- und Marksubstanz bemerkbar; es fangen nämlich die am meisten nach dem Innern zu gelegenen Cylinderzellen an, sich allmählich gegen die umgebenden, nach der Peripherie zu liegenden Zellenschichten mehr und mehr scharf abzusetzen (Fig. 10). Während nämlich die Zellen der äussern Lagen immer mehr sich abplatteten und ihre Kerne schrumpfen liessen, auch in ihrem Protoplasma jene eigenthümlichen feinen Pünktchen zeigten, die nichts weiter sind als die quer durchschnittenen Hornfibrillen, kurz deutlich erkennen liessen, dass sie das Material für die Rindensubstanz abgeben, behalten die nach dem Innern zu gelegenen Zellen ihre Cylinderform. Ihr Protoplasma bleibt gleichmässig gefärbt, und ihre Contouren sind scharf gezeichnet. Deutlich abgegrenzt gegen die Rindensubstanzzellen geben sie sich als junge Markzellen zu erkennen.

Die Rindensubstanz liegt nicht wie ein glatter Ring um die Marksubstanzzellen herum; wir bemerken daran vielmehr in gleichmässigen Abständen stumpfe Vorsprünge, die in die Markzellen hineinragen, und erkennen schon mit aller Bestimmtheit in ihnen die Anlagen der spätern Längsleisten, die, wie Eingangs beschrieben, dem Igelstachel jene so eigenthümliche, typische Form verleihen.

Im weitem Verlauf der Entwicklung sehen wir die jungen Zellen der Marksubstanz sich vermehren und einen immer grössern Raum im Innern des Stachels einnehmen, und zwar sowohl auf Kosten der Rindensubstanz, deren Zellen durch den fortschreitenden Verhornungsprocess immer mehr zusammenschrumpfen, als auch auf Kosten der Papille. Der Körper der letztern atrophirt allmählich in einem solchen Maasse, dass nur noch die letzten Reste ihrer Ausläufer übrig bleiben, die als spärliche Bindegewebsfasern mit einigen wenigen, zusammengeschrumpften Zellen hie und da noch zwischen den Marksubstanzzellen sich vorfinden, wie dies in Fig. 11 zur Darstellung gebracht ist. Auch diese gehen schliesslich verloren, so dass dann die Marksubstanzzellen gänzlich von dem Innern des Stachels Besitz ergreifen und dasselbe vollständig ausfüllen (Fig. 12). Gleichzeitig treten auch die Längsleisten der Rindensubstanz immer schärfer hervor und werden nach dem Innern zu spitzer.

Alle diese Veränderungen im Innern des Stachels gehen schrittweise von oben nach unten vor sich, und Hand in Hand damit auch die Resorption der obern Theile der Papille. Ist das Innere vollständig von Markzellen erfüllt, dann beginnt auch in diesen der Verhornungsprocess und gleichzeitig mit der fortschreitenden Verhornung das Eindringen von Luft zwischen die Markzellen und die dadurch bedingte Bildung der Querlamellen und Kammerung des Stachelmarks, Vorgänge, die am besten an dem Längsschnitt eines jungen, eben durchgebrochenen Stachels zur Anschauung kommen, wie dies schon vorher bei der Besprechung der Marksubstanz eingehend geschildert wurde. Nur so viel mag hier in Kürze wiederholt sein, dass gleichzeitig mit der fortschreitenden Verhornung der Zellen immer grössere Luftmassen zwischen dieselben eindringen, theils zwischen die einzelnen Zellen, theils zwischen Zellengruppen. Hier trifft man einen grössern Luftherd und dazwischen ganze Zellenhaufen ohne intercelluläre Luft, die noch fest in der ursprünglichen Weise zusammenhängen; dort sind die Verbände der einzelnen Zellen durch intercelluläre Luftentwicklung so stark gelockert, dass das Mark als ein feinmaschiges Gewebe erscheint. Die Zellen sind dabei zu durchsichtigen, homogen aussehenden, dünnen Hornplättchen geworden und unter einander zu soliden, lamellenartigen Querbalken verschmolzen, die sich an die einspringenden, longitudinal verlaufenden Leisten der Rindensubstanz anlegen und mit diesen eine feste Verbindung eingehen. Mit dem weitem Emporwachsen des Stachels dringen immer neue Luftmengen zwischen die einzelnen verhornten Zellenschichten, so dass an den Querlamellen

nach dem Rand zu immer zahlreichere Spaltungen auftreten. Dieser Process schreitet allmählich von der Spitze nach der Wurzel zu weiter, bis schliesslich jene dem Igelstachel so typische feine Architectur uns vorliegt, die den Längs- und Querschnitten dieses Organs ein so regelmässiges, zierliches Aussehen giebt.

Zum Schluss erübrigt noch, ein wenig näher auf die Entwicklung der Talgdrüsen einzugehen. Wir hatten gesehen, dass die ersten Anlagen derselben als kleine, warzenförmige Auswüchse in mittlerer Höhe des Stachelkeims auftreten und sich aus denselben Elementen wie die Epidermisfortsätze aufbauen. Diese Auswüchse nehmen nun, entsprechend der weitem Entwicklung der Stachelkeime, an Grösse zu, sie werden kuglig, später birn- und flaschenförmig und erscheinen dann stets schief zum Grunde des Stachelkeims geneigt. Mit der Formveränderung dieser Fortsätze treten zugleich in ihrem Innern Veränderungen auf, Veränderungen in so fern, als ihre Zellen, welche alle ursprünglich denen der äusseren Wurzelscheide vollkommen entsprechen, nach und nach in zwei Gruppen sich dadurch differenziren, dass die central gelegenen Zellen allmählich sich vergrössern und in ihrem Innern Fettröpfchen bilden, nach und nach auch gelblich bis glänzend durchsichtig werden, während die peripherischen Zellen unverändert bleiben. Die Verfettung beginnt am Grunde der birnförmigen Auswüchse und schreitet in der Richtung nach dem Canal des Stachelbals fort, bis sie diesen schliesslich erreicht.

MARKS (88) schildert den Verfettungsprocess gerade umgekehrt, indem er denselben von oben nach unten zu vorschreiten lässt, so dass die am Grunde liegenden Zellen zuletzt verfetten.

Die definitive Gestaltung der Talgdrüsen geht in folgender Weise vor sich. Die Anfangs schlauchförmigen Drüsen, die nur aus einem Ausführungsgang und einem Drüsenbläschen bestehen, wandeln sich dadurch, dass sie Sprossen treiben, die sich wieder zu Drüsenbläschen ausziehen, zuerst in einfache Träubchen um. Diese Sprossen gehen überall von den peripheren, nicht fetthaltigen Zellen des ersten Drüsenbläschens aus und machen jede für sich dieselben Metamorphosen durch, wie sie für die primitiven Drüsen beschrieben wurden. Anfangs nämlich aus ganz gleichmässigen Zellen gebildet und warzenförmig, ziehen sie sich allmählich aus; sie nehmen dabei eine birn- oder flaschenförmige Gestalt an, füllen ihre centralen Zellen mit Fett und setzen sich endlich, nachdem auch in ihrem Hals fetthaltige Zellen sich entwickelt haben, mit der Inhaltmasse des Drüsenbläschens, dem sie ansitzen, in directen Zusammenhang.

### Bildung von Stacheln und Haaren nach der Geburt.

Man hat zwischen einer doppelten postembryonalen Bildungsweise zu unterscheiden, und zwar zwischen einer so genannten primären Neubildung, d. h. einer solchen, bei der die neuen Stacheln und Haare in derselben Weise, wie beim Embryo, nämlich durch eine Einsenkung der epidermoidalen Hülle entstehen, und einer secundären Neubildung, bei welcher die Entwicklung des neuen Haares im Balg des alten sich vollzieht, wobei in der Regel das alte Haar verloren geht, und die Neubildung dann mit einem Haarwechsel sich combinirt.

Bezüglich der erstern Bildungsweise existirt freilich noch keine volle Sicherheit, indem einzelne Beobachter entschieden für eine solche eintreten, während andere sie bestreiten und den Nachwuchs nur durch die Bildung der neuen Haare im Balg der alten entstehen lassen.

Die erstere Ansicht vertritt vor allem GOETTE (84). Derselbe fasst die Resultate seiner Untersuchungen betreffs der primären Haarbildung dahin zusammen, dass die Entwicklung der Haare dabei vor sich gehe wie beim Embryo, doch habe er die ersten Stadien, die Bildung der Höcker und der Fortsätze, nicht beobachtet. Als Grund für diesen Mangel giebt GOETTE an, dass die der eigentlichen Haaranlage vorausgehenden Höcker, welche schon an ältern Embryonen kaum erkennbar sind, an der ausgebildeten dicken und festen Oberhaut gar nicht zur Entwicklung kommen. Die vollständigste Reihe von jungen sich bildenden Haaren lieferte ihm die Haut eines nur einige Wochen alten Schweines.

WERTHEIM (89) glaubt durch seine Untersuchungen zu dem Schluss berechtigt zu sein, dass junge Haare selbständig in normaler, typischer Weise vorsepiessen.

FREY (90) hält die Entstehung neuer Haaranlagen nach der Geburt unter normalen Verhältnissen für wahrscheinlich.

WALDEYER (9) glaubt bezüglich dieser Frage, dass sich neue Haarbälge und neue Papillen sowohl von den alten Haarbälgen aus als auch, wenigstens für eine gewisse Zeit nach der Geburt vollkommen neu, als erste Anlage, ebenso wie zur fötalen Zeit bilden können.

HENLE'S (91) Angabe lautet dahin, dass es zweifelhaft sei, ob nach der Geburt neue Haare in neuen Bälgen entstehen.

FEIERTAG (85) untersuchte die Haut vom Menschen, der Haus- säugethiere, Maus und Ratte mit Rücksicht auf die primäre Haarbildung. Sein Resultat fiel negativ aus; er vermochte nirgends eine primäre Haarbildung zu sehen. Trotzdem will er sich nicht gegen

die Möglichkeit einer solchen aussprechen. Er bemerkt aber, dass bei erwachsenen, zum Theil völlig ausgewachsenen Thieren eine primäre Haarbildung nicht zu erwarten sei, zumal ja die Erneuerung des alten Haares, wenn eine solche überhaupt stattfindet, durch Haarwechsel, d. h. durch Neubildung im Balg des alten, geschehe. FEIERTAG spricht die Vermuthung aus, dass die primäre Haarbildung durch Einsenkung von der Epidermis aus, wie beim Embryo, nur so lange vor sich gehe, als die Haut noch wächst, d. h. unmittelbar nach der Geburt oder in der Jugend.

Dieser Annahme widerspricht jedoch KÖLLIKER (92), welcher die Haarbildung nach embryonalem Typus auch bei erwachsenen Geschöpfen beobachtete, und zwar an dem Bast des Geweihes von Hirschen und Rehen, an einer Stelle, auf die auch schon LANGER (93) aufmerksam gemacht hat.

EBNER (49) dagegen bestreitet wieder eine primäre Neubildung, ebenso auch UNNA (45), welcher annimmt, dass alle postembryonalen Haarbildungen von den embryonal gebildeten Anlagen ausgehen, derart, dass von diesen aus seitwärts Sprossen in die Cutis hinein getrieben werden, die sich später von einander sondern.

Nach meinen Untersuchungen möchte ich mich der Ansicht der erstern Forscher anschliessen und mich für die primäre Neubildung aussprechen. Ich konnte an meinen Präparaten, die der Haut eines wenige Tage alten Igels entnommen waren, deutlich neue, nachgebildete, primäre Keime zwischen den ältern Anlagen nachweisen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch die Vorgänge, die bei der secundären Neubildung sowie beim Haarwechsel zu Stande kommen, einer kurzen Betrachtung unterziehen. Leider stand mir das nöthige Material, an dem ich beim Igel die Verhältnisse des Stachelwechsels hätte genauer studiren können, nicht zur Verfügung; ich muss mich demnach lediglich auf literarische Angaben beschränken.

Trotz der vielen und eingehenden Untersuchungen, die über diese Vorgänge bisher angestellt wurden, hat sich über sie noch immer keine vollkommene Einigkeit der Ansichten erzielen lassen. Man streitet darüber, ob die Papille des ausfallenden Haares erhalten bleibt, das neue Haar sich also wieder auf dieser alten Papille anlegt, oder ob die Papille bei dem Ausfallen des Haares schwindet und das neue Haar dann auf einer neuen Papille entsteht.

Die secundäre Neubildung der Haare wird dadurch eingeleitet, dass das Wachsthum des alten Haares aufhört. Es rückt von seiner Papille ab und steigt allmählich im Haarbalg aufwärts. Dabei zieht



sich hinter ihm der Haarbalg zusammen, während die untersten Elemente der Haarwurzel in Hornplättchen der Rindensubstanz sich umgestalten und einen eigenthümlichen, an seiner Oberfläche oft stark zerfaserten Kolben bilden, welcher nach HENLE (97) Haarkolben genannt wird. Das alte Haar macht nun an derjenigen Stelle des Haarbalges, an welcher sich die *Musculi arrectores* ansetzen und die stets durch eine kleine Erweiterung (des Balges) gekennzeichnet ist, einen längern Halt. Unterhalb des Kolbens ist der Balg mit seinem bindegewebigen Theil gut entwickelt; in seinem Innern enthält derselbe noch einen schmälern Strang von Epidermiszellen. Die mechanischen Momente, die bei dem Aufrücken der Haare, deren Wachstum stille steht, zur Geltung kommen, sind vor allem der Druck der umgebenden Theile, dem, sobald das Wachstum der Haare aufgehört hat, kein grösserer Gegendruck vom Innern des Haarbalges mehr entgegensteht. Ein zweites Moment ist vielleicht in einem Zug der *Musculi arrectores* gegeben, und schliesslich sind auch die so sehr zahlreichen, von STRLING (96) nachgewiesenen elastischen Fasern, die den Haarbalg umgeben, sowie auch die contractile Muskellage in der Ringfaserhaut der Haarbälge gewiss nicht ohne Bedeutung. KÖLLIKER und v. EBNER stellen das Vorkommen von Muskelfasern in der Ringfaserschicht allerdings in Abrede, aber schon BONNET hat diese Schicht mit Bestimmtheit für musculös erklärt, und ich kann dies nach meinen Untersuchungen nur bestätigen.

Längere oder kürzere Zeit, nachdem die alten Haare aufgehört haben zu wachsen und in Kolbenhaare übergegangen sind, beginnt dann die Bildung der Ersatzhaare. Der Grund, der das Aufhören des normalen Wachstums der Haare bedingt und die Neubildung von Ersatzhaaren herbeiführt, ist unbekannt. Es lässt sich nur so viel sagen, dass der Haarwechsel ein periodischer ist und mit dem Wechsel der Jahreszeiten zusammenfällt. Der Ersatz wird nun durch die Bildung eines epidermoidalen Zapfens eingeleitet, der von den im Grunde des alten Haarbalgs gelegenen Zellen ausgeht, welche KÖLLIKER als Zellen der äussern Wurzelscheide bezeichnen will, während HEITZMANN (98) dieselben von der innern Wurzelscheide ableitet. UNNA und WALDEYER dagegen sind der Ansicht, dass mit dem Abheben des alten Haares die besondern Charaktere der unten im Haarbalg befindlichen Zellen verloren gehen, man es also hier mit indifferenten Epithelzellen zu thun habe. Der strittige Punkt ist nun der, ob sich diese epidermoidalen Fortsätze, also die Keime der Ersatzhaare, auf den alten Papillen weiter entwickeln, oder ob mit dem neuen Haar auch eine neue Papille entsteht.

KÖLLIKER (92) spricht sich darüber folgendermaassen aus : „Der Ersatz der Haare leitet sich ein durch Wucherungs- und Wachsthumsercheinungen in dem unter dem Kolbenhaar befindlichen Theil der Haarbälge. Indem diese anschwellen und nach allen Richtungen hin sich vergrössern, und zugleich die verkleinerte Papille des primären Haares wieder zunimmt, gestalten sich dieselben zu Fortsätzen, und in diesen entsteht dann genau in derselben Weise wie bei der ersten Bildung der Haare auf der alten Papille ein neues, ein Ersatzhaar, welches das Kolbenhaar noch weiter emporreibt und schliesslich zum Ausfallen bringt.“

Derselben Ansicht huldigen v. EBNER (49) und GARCIA (99), und auch SCHWALBE (100 u. 101) behauptet, dass die Papille den Haarwechsel überdauere.

KEIBEL (102) hält es für das Wahrscheinlichste, dass die Zellen der alten Papille nicht zu Grunde gehen, die Papille selbst aber mehr oder minder verstreichen kann. In allen Fällen dürfte die Papille des Ersatzhaares auf dem Zellencomplex der alten Papille sich anlegen. Dabei mag manchmal diese Zellengruppe ihre Papillenform beibehalten (Mensch nach GARCIA), in andern Fällen aber mehr oder weniger verstreichen, so dass schliesslich nur ein Papillensockel (SCHWALBE) übrig bleibt. Von einer wirklichen Neubildung kann man dann wohl kaum noch reden, handelt es sich doch auch in solchen Fällen wesentlich nur um eine Formveränderung.

Gegen die Ansicht der bisher citirten Autoren spricht sich STIEDA (103—105) aus, indem er entschieden behauptet, dass die Bildung eines neuen Haares stets mit der Bildung einer neuen Papille verbunden sei. STIEDA hebt besonders hervor, dass in solchen Fällen, wo ein Haarkolben sich vorfinde, im Haarbalg keine Papille zu finden sei, dass die alte Papille nicht fortexistire und der Haarknopf sich niemals von der Papille ablöse, sondern letztere vielmehr innerhalb des Haarknopfes atrophire. STIEDA bestätigt hiermit die Ansichten von STEINLIN (106) und MOLL (107), welche Autoren ebenfalls von einer Atrophie der alten Papille und der Bildung einer neuen Papille für das Ersatzhaar sprechen.

FEIERTAG (85) schliesst sich unbedingt den Ergebnissen STIEDA's an; er ist zu der Ansicht gelangt, dass beim periodischen und nicht periodischen Haarwechsel das neue Haar im Balg des alten sich bildet, und zwar auf einer neuen Papille, nachdem die alte zu Grunde gegangen ist.

Auch REDTEL (108) hat eine Bestätigung der Angaben STIEDA's

gegeben; er spricht sich entschieden dafür aus, dass jedem neuen Haar auch eine neu gebildete Papille zukommt.

Ebenso sagt MAURER (109, 110): „Man sieht stets vor der Ablösung der Haare eine Atrophie der Papille eintreten und kann immer nachweisen, wie ein jedes neue Haar auch eine neue Papille bildet.“

Eine besondere Ansicht vertrat bis vor Kurzem UNNA (45). Derselbe bezeichnet die Kolbenhaare als „Beethaare“ und die Verbreiterung des Haarbalges, welche den Kolben dieser Haare enthält, als „Haarbeet“ und nahm an, dass das Haar in diesem Stadium keineswegs aufgehört habe zu wachsen, jedoch auf eine andere Weise als bisher. Vorher, so meint derselbe, sass es auf der Papille und wuchs auf Kosten der dieselbe zunächst umkleidenden Zellenlager, die unter Bildung von Keratohyalin in die drei Schichten des Haares sich umwandeln. Nachdem es von der Papille abgehoben ist und im Haarbalg aufwärts rückt, hört die Production neuer Haarzellen vom ursprünglichen Keimlager aus auf, da die Gefässe der sich verkleinernden Papille keinen Einfluss mehr haben. Trotzdem aber soll noch ein weiteres Wachstum des Haares stattfinden, und zwar in der Weise, dass die Zellen der äussern Wurzelscheide, die mit denen des Haarkolbens bei seinem Aufwärtsrücken in Berührung kommen, sich dem aufwärts rückenden Haare von unten und von allen Seiten her anschliessen, spindlige Form annehmen und unter Verhornung in Rindensubstanzelemente sich umwandeln. Dies geschehe besonders in der oben erwähnten verbreiterten Stelle des Haarbalges. UNNA bezeichnete deshalb jene Stelle mit ihren epithelialen, der äussern Wurzelscheide angehörigen Elementen als das Haarbeet, das Haar selbst von jetzt an aber als Beethaar, zum Unterschied von jenem Zustand, in welchem dasselbe als Papillenhaar der Papille noch aufsitzt. Für UNNA hatte also jedes Haar zwei verschiedene Stadien seiner Existenz und seines Wachstums, das Stadium des Papillenhaares und das des Beethaares. Im ersten Stadium wächst es vom Keimlager der Papille her, im zweiten von den epithelialen Zellen des Haarbeetes aus. In diesem Stadium wird aber nur Rindensubstanz gebildet, kein Mark und keine Oberhautschüppchen, weshalb dann auch das unterste Ende eines Beethaares weder Mark noch Cuticula besitzt. Die besenartige Auf-faserung der Wurzel eines Kolbenhaares erklärte UNNA durch die Annahme, dass sich an die Wurzel des aufsteigenden Haares immer noch neue verhornende Zellen anlegten. Neuerdings hat UNNA seine Ansicht bezüglich der Beethaare aufgegeben und behauptet jetzt nur noch, dass die Kolbenhaare oft lange nach dem Ablösen sich erhalten.

Ganz eigenthümliche Angaben über die Neubildung von Haaren finden sich bei GOETTE (84). Derselbe lässt die Bildung neuer Haare beim Menschen und Säugethier auf viererlei Weise zu Stande kommen:

1) Nach der Geburt wie beim Embryo, durch so genannte Primärbildung.

2) Sollen von einer beliebigen Haaranlage aus Haare ohne Papillen sich bilden („Schalthaare“).

3) Sollen sich neben den schon gebildeten Schalthaaren in derselben Haaranlage andere Haare entwickeln („Secundärhaare“).

4) Sollen neue Haare auf den alten Papillen entstehen, nachdem das alte Haar ausgestossen ist.

Die Schalthaare haben nach GOETTE keine eigne Haaranlage; sie entwickeln sich vielmehr stets im obern Theil einer primären Haaranlage ohne jede Papille. Das obere Ende des Schalthaares besitzt keine Scheide, während das untere fortwachsende Ende im Keimbett liegt und die Gestalt eines Kolbens annimmt. In derselben Haaranlage, in deren oberem Theil ein Schalthaar sich entwickelt, lässt GOETTE am Grunde auch Haare nach demselben Typus wie beim Embryo hervorgehen. Beim weitem Wachsthum erreicht das Secundärhaar den Kolben des Schalthaares, gleitet dann an demselben empor und liegt schliesslich mit ihm in derselben Scheide.

Der GOETTE'schen Darstellung von der Schalthaarbildung ist von keiner Seite Bedeutung beigegeben worden. Die von GOETTE genannten Schalthaare sind weiter nichts als die abgestorbenen und nach oben gerückten Kolbenhaare.

In allen Fällen muss als Regel gelten, dass jedes Haar bei seiner Bildung stets einer bindegewebigen Papille aufsitzt. Nach GOETTE aber bildet sich in demselben Haarbalg zuerst ein Schalthaar ohne Papille und dann auf einer neuen Papille ein neues Haar.

Unzweifelhaft ist es auch, dass die Kolbenhaare nicht wachsen, wie UNNA früher ohne hinreichende Beweise behauptet hatte. Durch die leicht zu bestätigenden Versuche von RANVIER und REINCKE (112) weiss man, dass da, wo in einem Balge ein Papillenhaar und ein Kolbenhaar enthalten ist, nur das Papillenhaar nach dem Schneiden nachwächst.

Ferner ist sicher, dass ein Haar, welches die Papille verlassen hat und in das Stadium des Kolbenhaares getreten ist, nicht schnell zum Ausfallen kommt, sondern noch lunge Zeit in seinem

Balg verweilt. Es ist dies ziffermässig durch die Untersuchungen MÄHLY's festgestellt worden. MÄHLY (111) fand unter 150 Cilien eines obern Augenlides 30 Papillenhaare, 15 Uebergangsformen und 105 Kolbenhaare. Er berechnete demnach die Dauer des Papillenhaarstadiums zu 30, die des Kolbenhaarstadiums zu 105 Tagen.

### Literaturverzeichniss.

- 1) DAVIES, Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehung zu andern Integumentgebilden. Die Entwicklung des Stachels, in: *Morph. Jahrb.*, V. 15, 1889.
- 2) BRÖCKER, De textura et formatione spinarum et partium similium, 1848, p. 18.
- 3) HEUSINGER, System der Histologie, 1822.
- 4) — Beitrag zur Kenntniss der Feder- und Haarbildung, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1823.
- 5) WALDEYER, Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn, in: *Beiträge zur Anatomie und Embryologie*, Festschrift f. HENLE, 1882.
- 6) KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 1889.
- 7) HENLE, Ueber die Structur und Bildung der menschlichen Haare, in: *FRORIEP*, Neue Notizen, V. 8, 1840.
- 8) BIDDER, Einige Bemerkungen über Entstehung, Bau und Leben der menschlichen Haare, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1840.
- 9) WALDEYER, Atlas der menschlichen und thierischen Haare und der ähnlichen Fasergebilde, 1884.
- 10) UNNA, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Haut, in: *ZIEMSEN*, Handb. d. speciellen Pathol. u. Therapie, 1883.
- 11) MÄHLY, Beiträge zur Anatomie, Physiologie und Pathologie der Cilien mit Berücksichtigung der Haare überhaupt. *Inaug.-Diss.*, 1879.
- 12) RIEHL, Ueber die Bildung des Haarfarbstoffes, in: *Vierteljahrsschr. Dermatol. u. Syph.*, 1884.
- 13) THORMANN, De hominis mammaliumque nonnullorum pilis. *Inaug.-Diss.*, Greifswald 1866.
- 14) PINKUS, Der Einfluss des Haarpigments und des Markkanals auf die Färbung des Haares, in: *Arch. Dermatol. u. Syph.*, 1872.
- 15) WELKER, Ueber die Entwicklung und den Bau der Haut und der Haare bei *Bradypus*, in: *Abh. Naturf. Ges. Halle*, 1864.
- 16) WITHOFF, *Anatome pili humani*, 1753.
- 17) LEDERMÜLLER, *Anatomische Gemüths- und Augenergötzung*, 1761.

- 18) ERDL, Beschreibung des Baues der Igelstacheln, in: SCHREBER, Säugethierbuch, 1841.
- 19) — Vergleichende Darstellung des innern Baues der Haare, in: Abh. Akad. München, V. 3, 1841.
- 20) LÖWE, Bemerkungen zur Anatomie der Tasthaare, in: Arch. mikr. Anat., 1878.
- 21) GEGENBAUR, Untersuchungen über die Tasthaare einiger Säugethiere, in: Z. wiss. Zool., 1851.
- 22) REISSNER, Beiträge zur Kenntniss der Haare des Menschen und der Säugethiere, 1854.
- 23) SCHWANN, Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen, 1839.
- 24) GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Haare, 1850.
- 25) SCHULZE, in: Med. Ctrbl., 1864.
- 26) — in: Arch. path. Anat., V. 30.
- 27) BIZZOZERO, Stachelzellen, in: Rend. Ist. Lombardo, 1870.
- 28) LWOFF, Beiträge zur Histologie des Haares, der Borste, des Stachels und der Feder, in: Bull. Soc. Natur. Moscou, 1884.
- 29) MEYER, H., Untersuchungen über die Bildung des menschlichen Haares, in: FRORIEP, Neue Notizen, No. 334, V. 16, No. 4, Octbr. 1840.
- 30) RANVIER, Sur une substance nouvelle de l'épiderme et sur le processus de kératinisation du revêtement épidermique, 1879.
- 31) — De l'éléidin et de la répartition de cette substance dans la peau, la muqueuse buccale etc., in: Arch. Physiol. norm. et pathol., 1884.
- 32) ZABLUDOWSKY, Der Verhornungsprocess während des Embryonallebens, in: SCHENCK, Mitth. Embryol. Inst. Wien, 1880.
- 33) LAWOWSKY, Ueber die Regeneration der Hautepidermis und die Erscheinungen beim Verhornungsprocess. Ref. in: HOFMANN u. SCHWALBE, Jahresbericht Anat., 1880.
- 34) MERTSCHING, Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment, in: Arch. path. Anat., V. 116, 1889.
- 35) SELHORST, Ueber das Keratohyalin und den Fettgehalt der Haut, Inaug.-Diss., Berlin 1890.
- 36) POSNER, Untersuchungen über Schleimhautverhornung, in: Arch. path. Anat., V. 118, 1889.
- 37) D'URSO, citirt nach ERNST.
- 38) ERNST, Ueber die Beziehungen des Keratohyalins zum Hyalin, in: Arch. pathol. Anat., V. 130, 1892.
- 39) KROMAYER, Zur pathol. Anatomie der Psoriasis, in: Arch. Dermatol. u. Syph., 1890.
- 40) RABL, Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde, mit besonderer Rücksicht auf die Verhornung, in: Arch. mikr. Anat., V. 48.
- 41) ROSENSTADT, Ueber das Epitrichium des Hühnchens, *ibid.* V. 49, 3.

- 42) ROSENSTADT, Zellgranula, Keratohyalin granula und Pigmentgranula, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., V. 10, 1893.
- 43) AUFHAMMER, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, V. 1, 1869.
- 44) LANGERHANS, Ueber Tastkörperchen und Rete Malpighii, in: Arch. mikr. Anat., V. 9, 1873.
- 45) UNNA, Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde, *ibid.* V. 12, 1876.
- 46) STEINLIN, Vergleichende Anatomie der Haare, in: Z. rat. Med., 1850.
- 47) MALPIGHI, M., Opera posthuma. Observationes de pennis et plumis, 1698, p. 125 u. 126, tab. 16, fig. 7 u. 8.
- 48) HESSLING, Vom Haar und seinen Scheiden, in: FRORIEP, Neue Notizen, No. 113, 1848.
- 49) v. EBNER, Mikroskopische Studien über Wachsthum und Wechsel der Haare, in: SB. Akad. Wien, V. 74, 1876.
- 50) STICKER, Ueber die Entwicklung und den Bau des Wollhaares beim Schaf. Inaug.-Diss., Berlin 1887.
- 51) RANVIER, Traité technique d'histologie, p. 891 ff., 1882.
- 52) WERTHEIM, Der Bau des Haarbalges, in: SB. Akad. Wien, V. 50, 1864.
- 53) RENAUT, Sur les gaines internes et externes des poils, stratum vésiculeux, formation réticulée, lame kératogène, in: CR. Acad. Paris, 1880.
- 54) BIESIADECKI, Haut, Haare, Nägel, in: STRICKER, Handb. d. Lehre v. den Geweben, 1871.
- 55) UNNA, Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde, in: Arch. mikr. Anat., V. 12, 1876.
- 56) EBLE, Die Lehre von den Haaren in der organischen Natur, in: Beiträge zur Anat., Zool. u. Physiol., 1831.
- 57) EICHHORN, Untersuchungen über die Absonderungen durch die Haut, in: Arch. Anat. Physiol., 1826.
- 58) GURLT, Untersuchungen über die hornigen Gebilde der Menschen und der Haussäugethiere, in: Mag. ges. Thierheilkunde, 1836.
- 59) —, Vergleichende Untersuchungen über die Haut des Menschen und der Haussäugethiere, besonders in Beziehung auf die Absonderungsorgane des Hauttalges und des Schweisses, *ibid.* 1855.
- 60) KÖLLIKER, Ueber den Bau der Haarbälge und der Haare, in: Mitth. Zürich. naturw. Ges., 1847.
- 61) BONNET, Studien über die Innervation der Haarbälge der Hausthiere, in: Morph. Jahrb., V. 4, 1878.
- 62) —, Haarspiralen und Haarspindeln, *ibid.* V. 11, 1886.
- 63) CZERNY, in: Ctrbl. med. Wiss., 1869, No. 26.
- 64) MERTSCHING, in: Arch. mikr. Anat., V. 31.
- 65) EYLANDT, De musculis organicis in cute humana obviis. Dorpat 1850.
- 66) REICHERT, Ueber Structur, Textur, Bildung u. Wachsthum d. Haare, in: Z. f. klin. Med., V. 6, 1855.

- 67) v. NATHUSIUS, Das Wollhaar des Schafes in histologischer und technischer Beziehung mit vergleichender Berücksichtigung anderer Haare und der Haut, 1866.
- 68) — Ueber die Marksubstanz verschiedener Horngebilde, die Entwicklung des Knorpels im Rehgehörn und das sich daraus für das Schema der Zelle Ergebende, in: Arch. Anat. Physiol., 1869.
- 69) HARMS, Beiträge zur Histologie der Hautdrüsen der Haussäugethiere, 1869.
- 70) HÖRSCHELMANN, Anatomische Untersuchungen über die Schweissdrüsen des Menschen. Inaug.-Diss. Dorpat 1875.
- 71) CHODAKOWSKY, Anatomische Untersuchungen über den Bau der Hautdrüsen einiger Säugethiere. Inaug.-Diss. Dorpat 1874.
- 72) GRAFF, Vergleichende anatomische Untersuchungen über den Bau der Hautdrüsen der Haussäugethiere und des Menschen, 1879.
- 73) HEYNOLD, Die Knäueldrüsen des Menschen, in: Arch. path. Anat., V. 61, 1874.
- 74) KÖLLIKER, Ueber das Vorkommen der freien Talgdrüsen am rothen Lippensaum des Menschen, in: Z. wiss. Zool., 1862.
- 75) REICHERT, Bericht über die Fortschritte der mikroskop. Anatomie, in: Arch. Anat. Physiol., 1841.
- 76) SCHULIN, Beiträge zur Histologie der Haare, in: Z. Anat. Entw., V. 2, 1877.
- 77) LEYDIG, Ueber die äussere Bedeckung der Säugethiere, in: Arch. Anat. Physiol., 1859.
- 78) BONNET, Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere, 1891.
- 79) — Haut und Anhänge, in: ELLENBERGER, Histologie der Haussäugethiere, 1887, p. 381.
- 80) KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Thiere.
- 81) — Zur Entwicklungsgeschichte der äussern Haut, in: Z. wiss. Zool., 1850.
- 82) REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. 1855, p. 98 ff.
- 83) MAURER, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1895.
- 84) GOETTE, Zur Morphologie der Haare, in: Arch. mikr. Anat., V. 4, 1868.
- 85) FEIERTAG, Ueber die Bildung der Haare. Inaug.-Diss. Dorpat 1875.
- 86) KOHLRAUSCH, Ueber innere Wurzelseide und Epithelium des Haares, in: Arch. Anat. Physiol., 1846.
- 87) SIMON, Zur Entwicklungsgeschichte der Haare, *ibid.* 1841.
- 88) MARKS, Untersuchungen über die Entwicklung der Haut, insbesondere der Haar- und Drüsenanlagen bei den Haussäugethieren. Inaug.-Diss. Berlin 1895.
- 89) WERTHEIM, in: SB. Akad. Wien., 1864, p. 302.
- 90) FREY, Handbuch der Histologie und Histochemie der Menschen 4. Aufl. 1874, p. 408.



- 91) HENLE, Handbuch der systemat. Anatomie des Menschen, 2. Aufl., V. 2, 1873, p. 27.
  - 92) KÖLLIKER, Ueber den Haarwechsel und den Bau der Haare, in: Z. wiss. Zool., 1850.
  - 93) LANGER, Ueber den Haarwechsel bei Menschen und Thieren, in: Denkschr. Akad. Wien, 1848.
  - 94) ESOFF, Ueber den Haarwechsel, in: Arch. pathol. Anat., V. 69, 1877.
  - 95) MAURER, Zur Phylogenie des Säugethierhaares, in: Morph. Jahrb., V. 20, 1893.
  - 96) STIRLING, citirt nach v. EBNER.
  - 97) HENLE, Ueber die Structur und die Bildung der menschlichen Haare, in: FRORIEP, Neue Notizen, V. 8, 1840.
  - 98) DONDERS, Untersuchungen über die Entwicklung und den Wechsel der Cilien, in: Arch. Ophthalmol., V. 4, 1858.
  - 99) GARCIA, Beiträge zur Kenntniss des Haarwechsels bei menschlichen Embryonen, in: Morph. Arb., V. 1, 1891.
  - 100) SCHWALBE, Ueber den Haarwechsel winterweisser Thiere. Ein Beitrag zur Lehre vom Haarwechsel und zur Frage der Herkunft des Hautpigments, *ibid.*, V. 2, 1892.
  - 101) — In der Discussion über STIEDA's Vortrag: Ueber den Haarwechsel beim Menschen, in: Verh. Anat. Ges., 1893.
  - 102) KEBEL, Ontogenie u. Phylogenie von Haar u. Feder, in: Ergebn. Anat. MERKEL u. BONNET, 1895.
  - 103) STIEDA, Ueber Haarwechsel, in: Arch. Anat. Physiol., 1867.
  - 104) — Ueber den Haarwechsel, in: Biol. Ctrbl., V. 7, 1887.
  - 105) — Ueber den Haarwechsel beim Menschen, in: Verh. Anat. Ges., 1893.
  - 106) STEINLIN, Vergleichende Anatomie der Haare, in: Z. rat. Med., 1850.
  - 107) MOLL, Ueber den Haarwechsel, in: Arch. holländ. Beiträge zur Natur- u. Heilkunde, V. 2, 1860.
  - 108) REDTEL, in: Z. wiss. Zool., V. 23, 1873.
  - 109) MAURER, Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen. Ein Beitrag zur Phylogenese der Säugethiere, in: Morph. Jahrb., V. 18, 1892.
  - 110) — Ueber die Haare der Säugethiere, besonders über ihre Anordnung, *ibid.* V. 21, 1894.
  - 111) MÄHLY, Beiträge zur Anatomie, Physiologie u. Pathologie der Cilien mit Berücksichtigung der Haare überhaupt. Inaug.-Diss. 1879.
  - 112) REINCKE, in: Arch. mikr. Anat., V. 30.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 7.

Fig. 1 a, b, c. Schnitt durch ein Stück Igelhaut eines 2 cm langen Embryos. Die drei ersten Entwicklungsstadien des Stachels. *E* Epithel, *B* Bindegewebe, *St. B* Stachelbalganlage, *P* Papillenanlage.

Fig. 2. Viertes Entwicklungsstadium. Längsschnitt. *E* Epithel, *D* Talgdrüsenanlage, *B* Bindegewebe, *St. B* Stachelbalganlage, *P* Papillenanlage.

Fig. 3. Fünftes Entwicklungsstadium. Längsschnitt. *St. B* Stachelbalg, *P. St. K* primitiver Stachelkegel, *P* Papille.

Fig. 4. Sechstes Entwicklungsstadium. *St. B* Stachelbalg, *Au. W. Sch* äussere Wurzelscheide, *He. Sch* HENLE'sche Schicht, *Hu. Sch* HUXLEY'sche Schicht, *St. O* Stacheloberhäutchen, *P* Papille.

### Tafel 8.

Fig. 5. Siebtes Entwicklungsstadium. *Hu. Sch* HUXLEY'sche Schicht, *He. Sch* HENLE'sche Schicht, *Au. W. Sch* äussere Wurzelscheide, *R. F* Ringfaserschicht des Stachelbalgs, *L. F* Längsfaserschicht des Stachelbalgs, *P* Papille.

Fig. 6. Achtes Entwicklungsstadium. Schnitt durch einen durchgebrochenen Stachel eines neugeborenen Igels. *St. O* Stacheloberhäutchen, *W. O* Wurzelscheidenoberhäutchen, *Hu. Sch* HUXLEY'sche Schicht, *He. Sch* HENLE'sche Schicht, *Auss. W* äussere Wurzelscheide, *G. H* Glashaut, *R. F* Ringfaserschicht des Stachelbalgs, *L. F* Längsfaserschicht des Stachelbalgs.

Fig. 7. Zellen aus dem Mark des Igelstachels. *K* Zellkern, *E* Eleidinkörner, *H. Z* Hornzelle.

Fig. 8. Querschnitt durch einen Stachelkeim. *St. K* Stachelkeim, *P* Papille, *B* Blutgefäss.

### Tafel 9.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Stachelkeim. *St. K* Stachelkeim, *P* Papille.

Fig. 10. Querschnitt durch einen Stachel. Spätes Entwicklungsstadium. *R. St* Rindensubstanz, *M. St* Marksubstanz, *P* Papille.

Fig. 11. Querschnitt durch einen Stachel. *R* Rindensubstanz, *M* Marksubstanz, *P. R* Papillenreste.

Fig. 12. Querschnitt durch einen Stachel. *R* Rindensubstanz, *M* Marksubstanz.

# Der Geschlechtsapparat einiger Tánien aus der Gruppe *Davainea* Bl.

Von

Dr. F. Holzberg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

---

Hierzu Tafel 10 u. 11.

Als im Jahre 1891 LEUCKART bei Gelegenheit der ersten Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft von der innern Organisation der *Taenia madagascariensis* DAV. die erste umfassende Darstellung gab, benutzte er zur Demonstration des weiblichen Geschlechtsapparats dieses Bandwurms unter andern eine Tafel, die ich in der Fig. 1, Taf. 10, in verkleinertem Maasstabe wiedergegeben habe.

LEUCKART hatte den Organen und deren Beziehungen eine vorläufige Deutung gegeben und später mir das gesammte Material dieses seltenen und bis dahin nur bruchstückweise bekannten Thiers zur eingehenden Untersuchung zur Verfügung gestellt.

Hierfür sowie für das rege Interesse, welches mein hochverehrter Lehrer mir und dem Werden meiner Arbeit immer wieder entgegengebracht hat, möchte ich ihm an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aussprechen; ein Gleiches auch dem Herrn Prof. Dr. Looss, der mir ebenfalls stets rath- und hilfreich zur Seite gestanden hat.

Meine besondere Aufmerksamkeit wandte ich dem Geschlechtsapparat zu, dessen weiblicher Theil dem Untersucher manche Schwierigkeiten bietet.

LEUCKART sagt über diesen (1891)<sup>1)</sup>: „Die Samenblase [Taf. 10, Fig. 1 Rs], in welche die enge Vagina sich fortsetzt, lässt sich bis

1) s. Literaturverzeichniss am Schluss dieser Arbeit.

in die Mitte des Gliedes verfolgen, wo sie direct mit dem Eileiter in Verbindung tritt. Sonst besteht der weibliche Apparat, dessen Analyse nichts weniger als leicht ist, aus Ovarium [*Ov*], Dotterstock [*Dst*], Uterus [*Ut*] und Schalendrüse [*Sdr*]. Die letztere ist in den Verlauf des Dotterganges [*Dtg*] eingelagert, der seinerseits mit dem Eileiter *Ovd* bald nach dem Hervorkommen aus dem Eierstock sich verbindet. Der Uterus besteht aus einer Anzahl von Röhren, die zunächst jederseits in einen kugligen Ballen aufgerollt sind. Wo beide Ballen zusammenstossen, da liegt das Ende der Samenblase, und hier tritt denn auch der Oviduct mit derselben in Verbindung.“

Bald darauf veröffentlichte C. DE FILIPPI in einer vorläufigen Note (1892) die Resultate seiner Untersuchungen über *Taenia bothrioplitis* PIANA (= *Taen. tetragona* MOL.), welcher Arbeit ich um so grössere Beachtung schenkte, als mich LEUCKART auf die vielfach nahen Beziehungen der *Taen. madagascariensis* zu den Hühnertänien hingewiesen hatte <sup>1)</sup>.

Auch VINCENZO DIAMARE behandelte nicht lange nachher denselben Gegenstand (1893), und beide Forscher kommen in so fern zu dem gleichen, höchst auffallenden Resultat, als sie dem Organ, welches LEUCKART bei der *Taen. madagascariensis* als Uterus angesprochen hatte, die Function eines Uterus-Ovariums zuschreiben, indem es — wenn es seine Eier producirende Thätigkeit eingestellt hat — sich wiederum mit den befruchteten Eiern füllen und direct zum Uterus werden soll.

Die den beiden Arbeiten beigegebenen Figuren liessen die nahe Verwandtschaft der *T. tetragona* und *T. madagascariensis* noch sicherer vermuthen und mussten mich um so mehr geneigt machen, mich der Meinung der beiden italienischen Autoren anzuschliessen, als LEUCKART, der die Aehnlichkeit im Bau der beiderlei Geschlechtsorgane zuerst erkannte, mir gegenüber ausdrücklich betonte, dass er den Uterus der *T. madagascariensis* niemals ohne Eier gesehen habe.

Der Dotterstock der *T. tetragona* entspräche dann dem in der Fig. 1 auf Taf. 10 als Ovarium (*Ov*) <sup>2)</sup> bezeichneten Organe der *T. madagascariensis*, eine Deutung, die auch von LEUCKART, der die

1) Bekanntlich hat BLANCHARD später die systematischen Beziehungen dieser Bandwürmer genauer verfolgt und daraufhin aus den betreffenden Arten (mit Einschluss der *Taen. madagasc.*) das Genus *Davainea* gebildet.

2) In der Figur habe ich die entsprechenden Bezeichnungen in Klammern beigelegt.

Unrichtigkeit seiner frühern Auffassung schon längst erkannt hatte, vollständig getheilt wird. Die Schalendrüse (Taf. 10, Fig. 1 *Sdr*) correspondirt mit der von FILIPPI und DIAMARE als solche beschriebenen und abgebildeten. Der Uterus (*Ut*) würde als Uterus-Ovarium (*Ut-Ov*) aufzufassen sein; was aber wäre dann das von LEUCKART als Dotterstock (*Dst*) bezeichnete und auch von mir bei der *T. madagascariensis* als thatsächlich vorhanden constatirte Gebilde, das weder von FILIPPI noch von DIAMARE erwähnt wird?

Das einzige Exemplar der *T. madagascariensis* kam bereits geschnitten und gefärbt in meine Hand. Da das betreffende Gebilde aber im Vergleich mit den übrigen weiblichen Organen erst relativ spät sich entwickelt und gerade dort, wo ich es in seinen reifern Stadien hätte verfolgen müssen, anatomisch weniger übersichtliche Längsschnittserien einsetzen, entschloss ich mich, die betreffenden Verhältnisse bei den verwandten Hühnertänien eingehender zu untersuchen.

Unter Berücksichtigung besonders des Canalsystems, welches DIAMARE als Verkehrswege der Geschlechtsdrüsen mit einander constatirt haben will, und der Skizze (Fig. 2, Taf. 10), die er seiner Arbeit beifügt, musste es mir wünschenswerth erscheinen, gerade diese Art vergleichsweise heranzuziehen. Doch lange bemühte ich mich vergeblich, in den Besitz derselben zu gelangen. Wohl fand ich bei den von mir geöffneten Hühnervögeln andere interessante Formen, wie die *Taenia villosa* BLOCH, die *Ophryocotyle* FRIIS und stellenweis häufig die *Taenia cesticillus* MOL.; aber kein einziges Exemplar der gesuchten *tetragona* kam mir zu Gesicht.

Auf eine directe Bitte stellte mir schliesslich der italienische Colleague eine genügende Menge seines eigenen Materials bereitwilligst zur Verfügung, wofür ich demselben auf diesem Wege noch einmal meinen Dank senden möchte.

***Taenia tetragona* MOL.**  
(KRABBE 1869, MOLIN 1861.)

In Bezug auf die Grössen- und Formverhältnisse dieses Thieres verweise ich auf die zahlreichen Angaben früherer Autoren, zumal mir selbst keine ganzen Exemplare, sondern nur eine Reihe jüngerer und reiferer Strecken zur Verfügung stehen. Die Länge der Proglottiden nimmt bis zu einer bestimmten Stelle successive in demselben Verhältniss ab, wie die Breite zunimmt, um darauf wieder im Längsdurchmesser zu wachsen. Hier ist es auch, wo die Geschlechtsorgane, die weiblichen sowohl wie die männlichen, ihre höchste Ent-

wicklung erreicht haben. FILIPPI hat bis zu dieser Stelle etwa 150 Proglottiden gezählt.

Auch bei der *T. tetragona* ist der Geschlechtsapparat vorwiegend auf die Markschiicht beschränkt, und in diesen immer niedriger, wenn auch breiter werdenden Parenchymkästen müssen Dotterstock, Schalendrüse, Uterus, Ovarium und eine grössere Anzahl Hoden Platz finden. Der durch diese Menge der Organe beschränkte Raum, mehr aber noch deren relativ meist ansehnliche Grösse machen es erklärlich, dass die einzelnen Drüsen nahe an einander gelagert sind und dass das Canalsystem, welches zwischen denselben verläuft, Anfangs ein unentwirrbares Netzwerk zu sein scheint. Bei oft nur geringen Krümmungen werden die Gänge auf Querschnitten<sup>1)</sup> an mehreren Stellen zugleich getroffen, so dass es zuweilen nöthig ist, den Zeichenapparat zu benutzen oder gar eine Platten-Modellir-Methode anzuwenden, um sich über die Zusammengehörigkeit der Theilstücke volle Gewissheit zu verschaffen.

Diesen mühseligen Untersuchungsbedingungen ist es denn auch wohl zuzuschreiben, dass wir in den Abbildungen der meisten hierher gehörigen Arbeiten wohl die Drüsen und die leicht erkennbare Vagina mit dem Vas deferens gezeichnet finden, das übrige Canalsystem aber weit unvollständiger übersehen und dass im Text häufig die Combination an die Stelle reeller Befunde tritt.

Der weibliche Geschlechtsapparat nimmt vorwiegend das Centrum der Proglottis ein (Taf. 10, Fig. 3), während der etwas früher reifende männliche zum grössten Theil rund herum gelagert ist. Die beiden Geschlechtsöffnungen liegen auf demselben Seitenrand der Glieder, nicht ganz in der Mitte, vielmehr dem obern Rand genähert, die männliche immer dicht über der Vagina (Taf. 10, Fig. 3).

Im Einzelnen zeigt die schematisch gehaltene Figur, die nur der vorläufigen Fixirung der topographischen Verhältnisse dienen soll, noch an den Penis (*C*) sich anschliessend einen gewundenen Ductus ejaculatorius (*Det. ej*) und unter demselben die bis zur Mitte des Gliedes skizzirte Vagina (*Vg*). Wo letztere aufhört, da liegt das umstrittene Organ, welches ich auch noch vorläufig Uterus-Ovarium (*Ut-Ov*) nennen will, und unter demselben der der ventralen Wand

---

1) Frontal- und Sagittalschnitte können bei topographischen und histologischen Fragen brauchbar und werthvoll sein, aber die Verfolgung der Canäle ist mir immer nur auf lückenlosen Querschnittserien gelungen.

genäherte Dotterstock (*Dst*), während die auf der dorsalen Seite des letztern liegende Schalendrüse hier nicht sichtbar ist. Den beschränkten übrig bleibenden Raum der Markschieht nehmen die zahlreichen Hodenbläschen (*H*) ein, die sich, wo Platz ist, rund um die weiblichen Organe gruppieren. Von dem Wassergefäßsystem sind nur die ventralen Stämme mit ihrer an der Basis einer jeden Proglottis verlaufenden, weiten Quercommissur eingezeichnet, während die zwei andern, weit engeren Längsstämme auf der dorsalen Seite des Gliedes in die Höhe steigen.

An dem männlichen Geschlechtsapparat unterscheiden wir Cirrusbeutel, Ductus ejaculatorius, Vasa deferentia<sup>1)</sup>, Vasa efferentia und Hoden. Eine Vesicula seminalis ist nicht vorhanden.

Der Cirrusbeutel (Taf. 10, Fig. 3 *C*) ist wie gewöhnlich ein flaschenförmiger Muskelsack (von 70  $\mu$  Länge und 40  $\mu$  Breite), dessen Halstheil im Genitalsinus mündet. Von dort aus erstreckt sich der cuticulare hakenlose Cirrus Anfangs gerade nach innen, um sich nach einer Windung im Bauch des Beutels direct in den Ductus ejaculatorius fortzusetzen, welcher im hintersten Theil die Muskelwand durchbricht.

Die letztere besteht vorwiegend aus verfilzten Längsfasern (d. h. solchen, die in der Richtung des längern Durchmessers des Beutels verlaufen), während die Ringfasern in einfacher, dünner Lage Aussen- und Innenwand bekleiden. Den ganzen Beutel sehen wir von einer einschichtigen Bindegewebshülle überzogen, die von der äussern Körperwand herkommt und wohl der Fixation des massigen Organs dient.

Der Ductus ejaculatorius hat kurz vor dem Eintritt in den Cirrusbeutel eine Weite von 10  $\mu$ , die er ohne wesentliche Aenderung bis in die Mitte der Proglottis beibehält. Wenn FILIPPI über den Bau dieses Canals sagt: „Vas deferens (= *Dct. ej*) sowohl wie die Vagina sind musculöser Natur“, so kann ich dem nicht beipflichten. Wohl haben wir an der Vagina, wie ich weiter unten ausführlicher darlegen werde, einen musculösen Theil und einen andern, zartwandigen zu unterscheiden; in Bezug auf den Ductus ejaculatorius ist es mir aber immer nur möglich gewesen, das zu erkennen, was LEUCKART (1879—1886) angiebt, als er ganz allgemein über die Anatomie der Band-

1) Unter Vasa deferentia verstehe ich im Folgenden alle jene Canäle, welche zwischen dem unverzweigten Ductus ejaculatorius und den unvereinigten Vasa efferentia verkehren.

würmer spricht: „Der derbere cuticulare Cirrus, der von einem Muskelsack, dem Cirrusbeutel, umgeben ist, setzt sich direct fort in das zartwandige, cuticulare Vas deferens, welches ohne eigene Musculatur frei im Parenchym des Leibes schwebt.“ — Auch ich habe in der Wand des Vas deferens (*Duct. ej*) immer nur eine äusserst zarte Glashaut gesehen, an welche sich zwar jene zarte Ringmuskelschicht des Cirrusbeutels ansetzt, im weitem Verlauf aber keine Muskelemente in der Wandung nachweisen können, weder Ringmuskeln, wie sie DIAMARE dem ganzen Canalsystem zuschreibt, noch Längsfasern.

Bei seinem Verlauf im obern Theil des Gliedes (Taf. 10, Fig. 3) beschreibt der Ductus ejaculatorius zahlreiche Schlingen und wendet sich, etwas ansteigend, der Mitte zu. Wie ein Fluss in unregelmässiger Folge Nebenflüsse erhält und nach der Quelle zu immer schwächer wird, ähnlich löst sich der Ductus ejaculatorius von der Mitte der Proglottis aus nach und nach in Seitenzweige, Vasa deferentia, auf, die ihrerseits wiederum aus einer Anzahl Vasa efferentia zusammenfliessen.

Die Bestimmung der Zahl der meist ovalen oder nierenförmig eingedrückten Hodenbläschen ist nicht leicht, und ich kann auch dieselbe mit Bestimmtheit nur als Grenzwert zwischen 18 und 20 angeben.

Wenn ich oben der Kürze wegen sagte, dass die Hoden rund um den weiblichen Apparat herum gelagert seien, so bedarf das an dieser Stelle in so fern einer Einschränkung, als die weiblichen Organe auf der dorsalen und ventralen Seite der Grenze der Marksicht fest angelagert sind, so dass für Hodenbläschen hier kein Platz übrig bleibt.

Dabei ist die Lage der letztern nicht ohne Einfluss auf ihre Grösse, so dass wir oft ein kleines Bläschen wohl entwickelt da finden, wo der Raum für grössere Dimensionen nicht ausreicht.

Wenn daher ALEXANDER MORELL (1895), auf den Angaben FILIPPI's (27—43  $\mu$ ) fussend, die Hoden der *T. tetragona* für die kleinsten bei den von ihm betrachteten Vogeltänien erklärt und ihnen als die grössten die der *T. serpentulus* mit 132  $\mu$  gegenüberstellt, so habe ich dem zweierlei entgegenzuhalten. Einmal ist man gezwungen, bei der deutlich ovalen (oft auch biscuitförmigen) Gestalt der Hoden einen langen und einen kurzen Durchmesser zu unterscheiden; sodann aber scheinen auch die männlichen Organe, welche FILIPPI untersuchte, sich noch nicht im Stadium der völligen Reife befunden zu haben, denn meine Messungen sind kaum mit den seinigen in Einklang zu



bringen. Ohne nach den grössten und kleinsten zu suchen, wählte ich 3 beliebige Hoden aus und fand dafür die folgenden Grössen:

langer Durchmesser	kurzer Durchmesser
90 $\mu$	55 $\mu$
76 "	45 "
65 "	32 "

Dieser fast doppelt so grosse Befunde weist den Hoden der *tetragona* einen ganz andern Platz in der Reihenfolge A. MORELL's an.

Bei der Darstellung des weiblichen Geschlechtsapparats glaube ich mich leichter verständlich machen zu können, wenn ich nicht, wie es dem Vorigen entsprechen würde, mit der Vagina, sondern mit den Drüsen und deren Verbindungswegen beginne.

Der Dotterstock (*Dst* Fig. 4, Taf. 10) ist ein sehr ansehnliches Organ, im untern Theil der Proglottis gelegen und dort der Ventralseite der Markschiebt angelagert. DIAMARE giebt die Lage desselben als lothrecht, unter dem Mittelpunkt das Collettore ovarico (d. i. die Mitte des Uterus-Ovariums) an, was in so fern richtig ist, als bei dem geringen sagittalen Durchmesser der Markschiebt diese Lothrechte allerdings wohl meist eine Stelle des voluminösen Organs treffen wird.

FILIPPI sagt von dem Dotterstock kurz: „La ghiandola dell' albume ha forma di sacco.“ Hiermit ist aber DIAMARE nicht einverstanden, indem er meint: „Il vitellogeno, che egli chiama indifferentemente col nome anche di glandula dell' albume, è bilobo, benchè egli lo creda sferico.“

Ich kann in dieser Auslassung DIAMARE's kaum einen Fortschritt erblicken, denn ohne die Bezeichnung der Drüse als sackförmig für gerade treffend zu halten, möchte ich sie doch noch viel weniger für zweilappig erklären.

In der Fig. 5, Taf. 10, habe ich ihre gewöhnliche Form bildlich dargestellt, auf einem Stadium, wo sie bereits in voller Action begriffen ist. Soll ich meinerseits ihre Gestalt mit bekannten Formen vergleichen, so glaube ich sie am besten bohnenförmig oder nierenförmig zu nennen, mit einem auf der Nabelseite aus breiter Wurzel entspringenden Dottergang (*Dtg* Fig. 5, Taf. 10). Gemessen in der Lage und Richtung der Pfeile, beträgt der längere Durchmesser im Mittel 140  $\mu$  und der kürzere 50  $\mu$ .

Wie oben erwähnt, beziehen sich diese Angaben auf die gewöhnliche Form. Es kommen aber auch Proglottiden zur Beobachtung — es sind dies solche, in denen die Drüse gerade ihre höchste Thätigkeit entfaltet, ein Zustand, der aber wahrscheinlich nur kurze Zeit

währt, denn solche Bilder sind seltner — in denen die Wurzel des Dottergangs keulenförmig anschwillt (Fig. 6, Taf. 10) und prall mit Dotterelementen gefüllt ist.

Verfolgen wir den Dotterstock auf Querschnitten, die in der Richtung von vorn nach hinten durch die Proglottis gelegt sind, so sehen wir ihn allerdings zunächst in zwei oder (auf dem letzterwähnten Stadium der Fig. 6) sogar in drei gesonderten, scheibenförmigen Stücken. Wir haben aber keinen Grund, ihn deshalb für zwei- oder dreilappig zu erklären, denn diese Kreise fließen schon auf einem der nächsten Schnitte in einander, und die dann folgende einheitliche Masse überwiegt um ein Vielfaches die der Theilstücke. Uebrigens lässt auch das Bild des Dotterstocks, welches DIAMARE in seiner Skizze (Fig. 2, Taf. 10) giebt, kaum eine lappige Form erkennen.

Die Wandung des Organs ist eine äusserst zarte Grenzmembran, die es erklärlich macht, dass die Grundform nicht immer geradlinig umschrieben ist, sondern nicht selten muschelförmige Aussackungen aufweist. Diese bewahren aber immer den Charakter von Protuberanzen und sind im natürlichen Contractionszustande niemals so tief abgeschnürt, dass man Ursache hätte, sie als Lappen anzusprechen.

Zur Zeit der geschlechtlichen Reife ist der ganze Dotterstock mit deutlichen, 8—9  $\mu$  grossen Dotterzellen (Fig. 15, Taf. 11) angefüllt, die, eng an einander gelagert, je eine einzelne 5—6  $\mu$  grosse, blasse Dotterkugel enthalten. Auf diesem Stadium haben wir es bereits mit mehr oder minder in Rückbildung begriffenen Zellen zu thun und sehen die Reste des Kerns und des färbbaren Zellplasmas entweder der zarten Zellwand oder — und das ist weit häufiger der Fall — der Dotterkugel selber angelagert (cf. Fig. 15, Taf. 11).

Auf gleicher Höhe mit dem Dotterstock und dorsal von demselben, aber die Grenze der Marksicht nur ausnahmsweise erreichend, liegt die mehr oder minder kuglige, im Doppelradius durchschnittlich 60  $\mu$  (50—75  $\mu$ ) messende Schalendrüse (*Sdr* Fig. 6, Taf. 11).

Dieselbe besteht aus einer grossen Anzahl verschieden langer, kolbenförmiger Drüsenzellen (Fig. 16, Taf. 11), die concentrisch einen gemeinsamen Secretraum umschliessen und so über einander gelagert sind, dass sich die äussern mit dem ableitenden Halstheile zwischen die Lücken der darunter liegenden einkeilen. Auf diese Weise erhält das Organ ein inniges und festes Gefüge, obwohl es, von keiner äussern Hülle umschlossen, frei im Parenchym liegt.

In die Schalendrüse mündet der schon oben erwähnte Dottergang (*Dtg* Fig. 4, 5 und 6, Taf. 10), ein Anfangs etwa 12  $\mu$  weiter, ziem-

lich starkwandiger Canal, der sich nach der Schalendrüse zu ein wenig verjüngt, während er mit etwas verbreiteter Wurzel am Dotterstock entspringt. Vom Beginn der Schalendrüse bis zum Dotterstock ist er 65—70  $\mu$  lang, und da er fast geradlinig verläuft, ist dies auch der Abstand der beiden Drüsen von einander, worauf schon DIAMARE hingewiesen hat, während FILIPPI die Schalendrüse dem Dotterstock angelagert sein lässt.

Dotterstock, Schalendrüse und der zwischen ihnen verlaufende Dottergang sind sehr leicht analysirbar; sie sind aber auch im Verein mit der ebenso schwer zu verkennenden Scheide die einzigen Theile des weiblichen Apparats, die bei der *T. tetragona* und verwandten Formen bislang richtig gedeutet worden sind. FILIPPI's Angaben über das Canalsystem der *tetragona* sind Phantasieproducte und schon von DIAMARE als unmöglich zurückgewiesen, so dass ich im Folgenden meist nur auf den letztern Autor zurückgreifen werde, dessen Angaben den thatsächlichen Verhältnissen näher stehen.

DIAMARE sagt unter anderm, wie folgt:

„La fig. 2 fa vedere in basso l'ultima sezione del vitellogeno e più sopra il complesso delle glandule del guscio, dinanzi alle quali il vitellodutto s'è arrestato ed invece si nota un canale che attraversa il complesso, canale che possiamo distinguere in due porzioni, a partir dalle glandule stesse, in una ascendente [Taf. 10, Fig. 2 *Ovd. asc*] ed un'altra discendente [*Ovd. disc*] che tenta spostarsi verso un lato precisamente opposto a quello cui tenta l'altro.“

Es ist in der That richtig, dass diese beiden Canäle, die DIAMARE als Glieder eines einheitlichen Strangs auffasst, von der Schalendrüse auslaufen; nicht aber kann ich zugeben, dass dieselben, wie er sagt, eine einander genau entgegengesetzte Richtung einschlagen, was allerdings für die Continuität des Canals sprechen würden, wenn es zuträfe. Ich habe vielmehr immer gefunden, dass diese beiden Canäle in ihrer anfänglichen Richtung nahezu, wenn nicht vollständig, einen rechten Winkel beschreiben.

Jener Theil, welchen DIAMARE „Ovidutto discendente“ (Taf. 10, Fig. 2 *Ovd. disc*) genannt hat und der in meinem Schema (Taf. 10, Fig. 4) die Bezeichnung *Ovd.* trägt, hat bei seinem Austritt aus der Drüse eine Weite von 6—7  $\mu$ . Er verläuft von dem Secretraum aus, innerhalb der Schalendrüse und auch eine kurze Strecke ausserhalb derselben, dicht über dem Dottergang und beschreibt dort einen Halbkreis in der horizontalen Ebene (= Ebene des Querschnitts). Hierbei kann es vorkommen, dass beide Canäle ausnahmsweise ein-

mal ein kurzes Stück mit einander verwachsen, etwa so, wie es DIAMARE in seiner Skizze dargestellt hat (Taf. 10, Fig. 2), ich hebe aber hervor, dass dies für gewöhnlich nicht der Fall ist.

Dieser Ovidutto discendente DIAMARE's, der, wie wir später sehen werden, der wirkliche und einzige Oviduct der *tetragona* ist, umgreift jedoch nicht den Dottergang von unten, wie es DIAMARE (Taf. 10, Fig. 2) dargestellt hat, sondern verläuft oberhalb desselben (Taf. 10, Fig. 4). Er ist ein vielfach gewundener Gang, der aus der Horizontal-ebene nach oben — also dem Vorderende der Proglottis zu — umbiegt und auf diesem Weg am meisten zu einem scheinbaren Wirrwarr von Canälen beiträgt. Deren Analyse wird jedoch dadurch erleichtert, dass sie alle in einem Punkt zusammenfliessen.

Von dieser Stelle aus, die in meiner Skizze (Taf. 10, Fig. 4) die Bezeichnung *Bfr. H* (d. i. „Befruchtungs-Hof“ — eine Bezeichnung, die ich vorschlage, da in der einschlägigen deutschen Literatur diese Stelle wohl beschrieben und abgebildet, nicht aber benannt ist —) trägt, und bis zu dieser Stelle hin lässt sich der Oviduct mehr oder minder schwierig, aber mit voller Sicherheit verfolgen. Man beobachtet dabei, dass seine Weite continuirlich zunimmt von  $6\ \mu$  an der Schalendrüse bis zu  $10\ \mu$  und mehr nahe dem Befruchtungshof. Auch DIAMARE hat den Knotenpunkt gesehen und ihn als „Eier-Receptaculum“ (Taf. 10, Fig. 2 *rd. uov*) angesprochen. Er betrachtet denselben als ein Gebilde, welches sich auch bei andern Cestoden (*Dipylidium*, DIAMARE 1893) in vergrössertem Maasstabe finden soll. Auch lässt er den Ovidutto discendente, welcher mit dem Oviduct meiner Darstellung identisch ist, dorthinein münden (Taf. 10, Fig. 2). Wenn er aber diesen Canal von der Schalendrüse aus bis zum Befruchtungshof (oder Eier-Receptaculum, wie er es nennt) wirklich verfolgt hat und nicht etwa eine dort gesehene Canalmündung durch blosse Combination mit dem Oviduct in Verbindung gebracht hat, dann ist es mir schwer verständlich, wie er die weitem Verhältnisse missdeuten konnte, die nach genauer Fixirung und Isolirung des Oviducts viel leichter zu übersehen sind.

Nach der Darstellung DIAMARE's und nach der beigegebenen Skizze (Taf. 10, Fig. 2) weist das Eier-Receptaculum (*rd. uov*) (= Befruchtungshof) 4 Oeffnungen auf, von denen jedoch in Wirklichkeit nur 3 vorhanden sind (cf. Taf. 10, Fig. 4).

Durch die erste tritt der eben besprochene Oviduct in den Befruchtungshof ein (*Ovd* in meiner Skizze und *Ovd. disc* in der DIA-

MARE's). Durch die zweite geht ventralwärts ein breiter, dickwandiger Canal (in meiner Skizze gleichfalls mit *Ovd* bezeichnet) ab, den DIAMARE in den Oviducto ascendente (Taf. 10, Fig. 2 *Ovd. asc*) seiner Darstellung übergehen lässt. Diese Vereinigung beruht aber mit Bestimmtheit auf Irrthum oder Combination, und die Unrichtigkeit derselben ist um so leichter nachzuweisen, als einerseits die in Vereinigung gebrachten Theile sich in ihrem ganzen Verlauf garnicht nahe rücken. Andererseits ist der auslaufende Canal selber in Folge seiner auffallenden Weite sehr leicht zu verfolgen, zumal er keine Schlingen beschreibt und nach wenigen Schnitten in das „Uterus-Ovarium“ DIAMARE's mündet, welches in meiner Fig. 4 die Bezeichnung *Ov* trägt. In die Skizze DIAMARE's habe ich den richtigen Verlauf des Canals roth eingezeichnet.

Derselbe hat eine ziemlich gleich bleibende Weite von  $12 \mu$  und beschreibt im Ganzen etwa die Form eines grossen lateinischen S. Vom Befruchtungshof aus wendet er sich zunächst direct ventralwärts, biegt dann scharf nach oben um und verläuft ein Stück in entgegengesetzter Richtung, um darauf nach einer abermaligen kurzen Aufwärtskrümmung mit breitem Trichter zu münden.

Dem Bau nach besteht er aus einer homogenen Membran, die FILIPPI mit einem Epithel ausgekleidet sein lässt, während DIAMARE an Stelle des letztern nur Cilien gesehen haben will. Meinerseits glaube ich, dass hier beide Behauptungen zutreffen, dass nämlich die auskleidenden Zellen zum Epithel geordnet und mit Cilien versehen sind. Taf. 11, Fig. 17 habe ich einen Schnitt gezeichnet, der den Befruchtungshof (*Bfr. H*) und den auslaufenden zweiten Canal bis zu seiner ersten Aufwärtskrümmung traf. Unten ist noch der Querschnitt des ersten, oben besprochenen Ganges sichtbar, der den gleichen Bau aufweist.

Der dritte Gang würde in dieser Figur schräg von oben, also von der dem Beschauer zugekehrten Seite in den Befruchtungshof münden. Derselbe ist auch von DIAMARE richtig gesehen und beschrieben worden (Taf. 10, Fig. 2 *Rs*), und seine Skizze deutet auch ganz richtig an, wie er sich zunächst der Wand des Collettore ovarico (*clt*), jenes Verbindungsstückes des Uterus-Ovariums, anschmiegt.

In der Höhe des obern Randes dieses Collettore biegt er rechtwinklig um (Taf. 10, Fig. 4 *Befr. G*), also schärfer, als es DIAMARE gezeichnet hat, und wendet sich auf dem kürzesten Wege und schnurgerade dem Seitenrande der Proglottis zu.

Es ist die Vagina (*Cs*) DIAMARE's und vieler anderer Autoren, die aber in meiner Skizze die Bezeichnung *Bfr. G*, d. i. Befruchtungsgang, trägt; denn nach dem Vorgange LEUCKART's unterscheide auch ich zwischen der eigentlichen Vagina, die zur Aufnahme des Penis dient, und dem ganz anders aussehenden, zartwandigen Befruchtungscanal, der sich gelegentlich an irgend einer Stelle zu einem Receptaculum seminis erweitern kann.

Ein solches schreibt DIAMARE auch der *T. tetragona* zu (Taf. 10, Fig. 2 *Rs*), es konnte aber von mir nicht nachconstatirt werden. Ich sah den Befruchtungscanal (Fig. 4 *Bfr. G*) stets in der ansehnlichen, aber ziemlich gleich bleibenden Weite von  $12\ \mu$  und nirgends eine nennenswerthe, viel weniger noch constante Volumenänderung, die Anspruch auf die Bezeichnung Receptaculum seminis machen kann. Ich will jedoch deshalb die Existenz eines solchen hier nicht absolut in Abrede stellen und komme bei der *Taenia madagascariensis* noch einmal auf die bezüglichlichen Verhältnisse zurück.

In histiologischer Beziehung lässt sich an dem Befruchtungscanal (Taf. 11, Fig. 18 *Bfr. G*) nichts als die zarte Grenzmembran, in Sonderheit keine Musculatur erkennen, so dass man annehmen muss, dass die Spermatozoen grössten Theils vermöge ihrer eignen Thätigkeit, vielleicht auch durch Einwirkung der Körpercontractionen, zum Befruchtungshof gelangen.

Im Gegensatz hierzu zeigt der Anfangstheil des weiblichen Leitungsapparats einen so complicirten histiologischen Aufbau, dass LEUCKART ihn mit Recht als die eigentliche Vagina unterschieden hat.

Diese Vagina (Taf. 11, Fig. 18) ist eine  $70\text{--}80\ \mu$  lange, gerade, muskulöse Röhre, deren eines Ende im Genitalsinus mündet, während das andere ein kurzes Stück handschuhfingerförmig in den Befruchtungscanal eingestülpt ist, so dass beide Theile meistens auch auf diese Weise gegen einander abgesetzt sind.

Die Muskelwand besteht zu innerst aus einer wohl entwickelten Lage von verfilzten Längsfasern (Taf. 11, Fig. 18 *Lf*); aussen darum aber und in einiger Entfernung liegt ein auffallendes System von Muskelringen (*Mr*), deren fester und massiver Bau auf grosse Contractionsfähigkeit schliessen lässt. Ein solcher Ringmuskelapparat wurde schon von ZSCHOKKE (1888) bei *Idiogenes otidis*, von MORELL (1895) bei *Taen. urogalli* und nach letzterm Autor auch von KRAEMER bei *Cyathocephalus truncatus* (PALLAS) beschrieben. MORELL hat denselben ganz treffend als Vaginalbeutel bezeichnet und auf die Aehn-

lichkeit mit dem Cirrusbeutel hingewiesen<sup>1)</sup>. Mein Befund correspondirt nur in so fern nicht mit dem seinigen, als die Skizze MORELL'S den Vaginalbeutel tiefer im Innern der Proglottis beginnen lässt, während derselbe bei der *T. tetragona* deutlich bis zum Genitalsinus reicht. — Die Innenwand der Vagina trägt einen dichten Besatz gleich gerichteter, scheinbar starrer Spitzen (Taf. 11, Fig. 18 *Sp*). Zwischen der Basis dieser Spitzen und der Längsmuskelschicht verläuft eine structurlose Membran, die am *Porus genitalis* in die äussere *Cuticula* des Körpers übergeht, während sie am andern Ende die directe Fortsetzung des zartwandigen Befruchtungscanal bildet.

Die Betrachtung dieses letztern hat mich von dem Befruchtungshof fortgeführt, auf den ich jetzt noch einmal zurückkommen muss, da DIAMARE ihm noch eine vierte Oeffnung zuschreibt. Durch diese soll der Befruchtungshof in directer Communication mit dem Uterus-Ovarium stehen (cf. Taf. 10, Fig. 2); eine Verbindung, die DIAMARE auf einem Schnitt deutlich gesehen haben will, die er aber nicht facsimile gezeichnet hat, um — wie er sagt — die Zahl der Bilder nicht unnöthig zu vermehren.

Aber selbst wenn DIAMARE dieselbe noch einmal speciell gezeichnet hätte, so würde sie doch nicht gefunden werden, aus dem einfachen Grunde, weil sie nicht vorhanden ist. Der oben beschriebene S förmige Gang (s. meine Skizze, *Ovd*) ist der einzige Verkehrsweg, welchen es zwischen dem Befruchtungshof und jenem viel genannten Organ giebt, welches nach FILIPPI und DIAMARE als ein so wunderbares Gemisch von Ovarium und Uterus functioniren soll.

Dasselbe ist seiner Form nach sowohl von FILIPPI wie von DIAMARE ziemlich richtig beschrieben worden, aber doch nicht so, dass ich eine der beiden Darstellungen völlig acceptiren könnte. DIAMARE widmet ihm folgende Worte: „L'ovario occupa il centro dell' articolo e risulta di due metà, riunite nel mezzo da un' anastomosi trasversa. Ciascuna metà risulta di un numero variabile di clave, le quali sboccano nell' anastomosi che, molto propriamente, il DE FILIPPI chiama collettore ovarico.“

Da ich sehr bald noch einmal auf das Ovarium zurückkommen muss, füge ich dieser Darstellung, die nichts thatsächlich Falsches enthält, sondern nur einer Beschränkung bedarf, vorläufig nichts hinzu.

---

1) cf. Fig. 26 auf Taf. 11 (zu *Taen. madagascariensis* gehörig), wo die Ringmuskellage (*Mr*) noch deutlicher den Charakter eines Hohl-muskels zeigt.

Ich verweise hier eventuell nur auf die Skizze DIAMARE's und die Fig. 19 auf Taf. 11, wo ich einen Querschnitt gezeichnet habe, der die beiden Hälften des Ovariums (*Ov*) und den Sammelgang getroffen hat.

Oben habe ich bereits einmal eine Stelle DIAMARE's citirt, in welcher er die beiden von der Schalendrüse auslaufenden Canäle bespricht. Den einen dieser beiden, den DIAMARE als Ovidutto discendente auffasst (Taf. 10, Fig. 2) und der in meiner Skizze gemeinsam mit dem S förmigen Gang die Bezeichnung *Ovd* trägt, habe ich eingehend in seinem Verlauf zum Befruchtungshof besprochen. Von dem andern, dem Ovidutto ascendente DIAMARE's, sagte ich schon, dass er möglicher Weise die directe Fortsetzung des erstern sein könne, dass er aber keines Falls in genau entgegengesetzter Richtung, sondern rechtwinklig zu dem erstern verläuft. Das bedarf aber an dieser Stelle eines Zusatzes.

Sobald der Canal die Masse der Schalendrüse verlassen hat, biegt er um (*Otp* meiner Skizze), schmiegt sich dem Drüsenkörper an und beschreibt — wie ein Polarkreis um den Globus — einen völligen Umlauf um den obern Theil der Schalendrüse. Bei Querschnitten, die gerade diesen Theil getroffen haben und nicht ganz tadellos sind, überzeugt man sich oft erst nach genauerm Zusehen, dass man es nicht mehr mit der Masse der Schalendrüse, sondern mit Canalsubstanz zu thun hat. Nach dieser einen Windung nimmt das Ootyp wieder rechtwinklig zur Querschnittebene seinen Weg, also parallel mit der Längsaxe der Proglottis und zwar nahe der dorsalen Grenze der Marksicht.

Auf diesem Wege von oben lässt er sich bei lückenlosen Serien zwar stets, oft aber nur mit mehr oder minder grosser Schwierigkeit verfolgen. Einmal ist dieser Gang ungewöhnlich elastisch und eng und misst bei seinem Austritt aus der Drüse nur 5  $\mu$ . Im weitern Verlauf contrahiren sich die Wände sogar meist bis zum völligen Schwinden des Lumens, und seine Stärke sinkt an vielen Stellen auf 3  $\mu$  herab. Sodann verläuft dicht daneben und in derselben Richtung ein Vas deferens (cf. Taf. 11, Fig. 19 *Vd* und *Otp*), welches von der im tiefsten Grunde der Proglottis gelegenen Hodengruppe herkommt. Nicht selten fügt es sich so, dass dieses letztere gerade auf den Schnitten deutlich hervortritt, auf welchen sich das Ootyp nur wenig vom Körperparenchym abhebt, so dass man Anfangs leicht irre ge-



führt wird<sup>1)</sup>. Man sieht aber gewöhnlich schon auf einem der nächsten Schnitte, dass man sich auf falscher Fährte befindet.

Total verirrt muss sich aber *DIAMARE* haben, wenn er von hier aus zu dem Sförmigen Gange *Ov* meiner Skizze gelangt und, wie schon oben erwähnt, aus dieser Vereinigung jenen Ovidutto ascendente construirt, der für den Mechanismus eines so wunderbaren Uterus-Ovariums in der That ganz brauchbar gewesen wäre.

In Wirklichkeit ist aber der Verlauf dieses Canals *Otp* meiner Skizze ein ganz anderer.

Wenn wir denselben von der Schalendrüse aus in der Richtung nach oben weiter verfolgen und bereits eine ganze Anzahl von Schnitten, die das Ovar trafen, unser Auge passirt haben, sehen wir, wie er sich plötzlich ventralwärts krümmt und auf einen Blindschlauch zustrebt, der auf der dorsalen Seite des Sammelgangs gelegen ist und sich Anfangs in nichts von den übrigen Blindschläuchen des Ovariums zu unterscheiden scheint. In diesen Blindschlauch sehen wir das Ootyp dann auch auf einem der nächsten Schnitte einmünden, wie ich es in der Fig. 19, Taf. 11, genau nach einem einzigen Querschnitt gezeichnet habe.

Nachdem ich diese Mündung das erste Mal gesehen, wurde es mir nicht schwer, sie bei jeder lückenlosen Serie wieder aufzufinden; aber das bedeutete ja zunächst nichts Anderes als eine Bestätigung des Uterus-Ovariums in veränderter Form, und eine Zeit lang glaubte ich denn auch an die Richtigkeit dieses Befundes. Seiner Lage und Einmündung nach konnte der von mir mit *Otp* bezeichnete Gang sehr wohl als Ovidutto ascendente functioniren, während der Sförmige Gang den Anfangstheil des Ovidutto discendente *DIAMARE*'s (des eigentlichen Oviducts) repräsentiren würde, der sich hinter dem Befruchtungshof fortsetzt und nach vielen Windungen in die Schalendrüse mündet.

Das in Bezug auf den letztern Canal gesagte hat sich nun im Laufe meiner weitem Untersuchungen in der That als richtig herausgestellt. Man kann daher den Befruchtungshof (Taf. 10, Fig. 4 *Bfr. H*) auch als kuglige Erweiterung des Oviducts (*Ovd*) auffassen, die dort liegt, wo der Befruchtungscanal (*Bfr. G*) in den Oviduct mündet.

Der andere Canal aber ist kein Ovidutto ascendente, sondern ein

---

1) Dieses Vas deferens (*Vd*) verläuft bei der *T. madagascariensis* (Taf. 11, Fig. 27) und *T. cesticillus* (Taf. 11, Fig. 30) sowie bei den andern von mir untersuchten Arten an der genau entsprechenden Stelle.

Ootyp (*Otp*) und mündet, wie ich zeigen werde, nicht gleichfalls in das Ovarium, sondern in einen wohl entwickelten Uterus.

Auf den Querschnitten (Taf. 11, Fig. 20) erscheinen uns die Eier enthaltenden Blindschläuche (*Ov*, *Ov*... *Ut*, *Ut*...) als rundliche oder ovale Hohlräume, deren Zusammenhang mit dem Sammelgang sich meist unschwer verfolgen lässt. Obschon mir dies manchmal nicht gelang, legte ich Anfangs darauf keinen Werth, zumal es mir an sehr wechselnden Stellen begegnete.

Die verschiedenen Formen, welche die Eier zeigten, schienen mir Anfangs in dem zweifelhaften Organ bunt durch einander zu liegen. Diese Mischung aber ist nur eine scheinbare, denn bald gelang es mir, festzustellen, dass ein Schlauch immer nur eine der beiden Hauptformen, entweder unbefruchtete oder befruchtete, enthielt.

Die unbefruchteten Eier, wie sie in allen mit *Ov* bezeichneten Schläuchen der Fig. 20, Taf. 11, enthalten sind, unterscheiden sich nicht nur durch den Schalenmangel, sondern auch der Form nach unschwer von den befruchteten. Sie liegen in den betreffenden Schläuchen dicht und so an einander, dass sie den ganzen Raum lückenlos ausfüllen (Taf. 11, Fig. 19 u. 20 *Ov*).

Ihre Form ist daher sehr verschieden, trotzdem aber von einer gewissen Regelmässigkeit und etwa so, wie ich in der Fig. 21, Taf. 11 ein einzelnes Ei gezeichnet habe, mit einem grössern Durchmesser von 20 und einem kürzern von 12  $\mu$ .

Dem Bau nach sind es hüllenlose, etwas granulirte Protoplasma-Klumpen, die ein 9  $\mu$ , also relativ sehr grosses Keimbläschen aufweisen. Das letztere ist so blass, dass es sich deutlich und scharf vom Protoplasma abhebt. Es enthält eine ganze Anzahl von Kernkörperchen, die in einem Netzwerk suspendirt sind und unter denen meist eins an Grösse prävalirt.

Ausserdem enthält das unbefruchtete Ei aber noch einen andern Einschluss in Form eines 5  $\mu$  grossen, dunklen Klumpens, der neben dem Keimbläschen liegt (Taf. 11, Fig. 21), bisweilen auch deren zwei. Dieselben sehen den Dotterkugeln nicht unähnlich, sind aber viel dunkler gefärbt als diese. Sie scheinen auch durchaus analoge Bildungen und wahrscheinlich gleichfalls eiweissartiger Natur zu sein, nur dass sie schon im Eierstock ihren Ursprung nehmen.

Die befruchteten Eier der andern Schläuche (Taf. 11, Fig. 20 *Ut*) schliessen im Gegensatz zu den vorigen keineswegs lückenlos an einander und haben weniger ihr Volumen als ihre Form geändert. Sie sind rund, wie es die zarte, aber deutlich erkennbare Schale bedingt

(Taf. 11, Fig. 22), und haben einen Durchmesser, der zwischen 15 und 17  $\mu$  schwankt, was den oben angegebenen Maassen der unbefruchteten Eier durchaus entspricht.

Es ist nicht leicht festzustellen, welches die Eier sind, die eben erst das Ootyp passirt, also noch keine Fortentwicklung erlitten haben; mir scheint aber die innere Structur dieser Eier in einem Punkte von der der Ovarialeier abzuweichen. Die Masse der Eiweisskugel, die wir bei den letztern constatirt haben, nimmt nämlich eine andere Form an und umgreift calottenförmig eine ganze Hälfte des Keimbläschens (Taf. 11, Fig. 22). Die wenigen mit Schalen versehenen Eier, in denen dies nicht der Fall ist, scheinen mir unbefruchtet geblieben zu sein und ihrer baldigen Auflösung entgegen zu gehen.

Auffallender Weise suchen wir stets vergeblich nach dem Product des Dotterstocks, das doch in diesen Eiern vorhanden sein muss. Sei es, dass die Dotterkugel sich ihrer blassen Färbung wegen nicht vom Protoplasma abhebt und daher nicht sichtbar ist, sei es, dass sie mit der andern, dunkeln, aus dem Ovarium stammenden Eiweisskugel verschmilzt, deren Masse ja auch gewachsen ist; — keineswegs aber dürfen wir uns durch Bilder täuschen lassen, wo ein Ei zufällig zwei unveränderte Eiweissballen enthält. Dies sind gleichfalls unbefruchtet gebliebene Eier und zwar solche, die — wie oben erwähnt — zwei Eiweisskugeln im Keimstock mitbekommen haben. Abgesehen davon, dass man solche Formen höchst selten antrifft, lässt schon die durchaus gleich dunkle Färbung beider eine Inanspruchnahme der einen als Dotterkugel nicht zu.

Aber ich hatte nicht nur gefunden, dass ein Schlauch immer nur eine der oben geschilderten Eiformen enthält, sondern beobachtete auch an Schnitten, die den Sammelgang des Ovariums getroffen hatten und daher eine grössere Anzahl ganz bestimmt gleichwerthiger Schläuche zu gleicher Zeit übersehen liessen, dass in ihnen allen nur Eier der erstern Form, also unbefruchtete vorhanden waren (Taf. 11, Fig. 19 *Ov*).

Nachdem ich dadurch aufmerksam geworden, gelang es mir erstens, festzustellen, dass ein jeder Schlauchquerschnitt (Taf. 11, Fig. 19 u. 20 *Ov*), der in dem Sammelgang wurzelt, immer und ausschliesslich nur solche unbefruchtete Eier enthält, wie ich denn andererseits und umgekehrt bei keinem der andern Schläuche, welche die befruchteten Eier enthalten (Taf. 11, Fig. 19 u. 20 *Ut*), irgend einen Zusammenhang mit den vorigen nachzuweisen vermochte. •

Den in mir rege gewordenen Verdacht, dass wir es hier mit zwei völlig gesonderten Systemen zu thun haben könnten, von denen das

eine als Ovarium, das andere als Uterus functionirt, fand ich bald völlig bestätigt.

Nicht allein ihrem Inhalt, sondern auch ihrer Form nach tragen die Uterusschläuche (Taf. 11, Fig. 19 u. 20 *Ut*) ein im wahren Sinne des Worts eigenthümliches Gepräge. Während die Theile des Ovariums durch die Bezeichnung „kolbig“ als erweiterte Blindschläuche genügend definirt sind, gleichen die Uterusschläuche mehr unregelmässig verzweigten, blasenförmigen Hohlräumen, und während jene alle einem Punkte, dem Sammelgang des Ovariums, zustreben, sind diese auf ganz andere Weise angeordnet.

Wie wir den einen Uterus-Querschnitt stets mehr oder minder breit mit einem andern verbunden finden, so ist auch das ganze Organ eine zusammenhängende Gruppe mit einander communicirender, blasenförmiger Räume; und wie wir diese Blasen auf der dorsalen und ventralen Seite des Ovariums sowie oberhalb desselben antreffen, so nimmt auch der Uterus eine dem entsprechende Lage ein.

Um Lage sowohl wie Form einigermaassen deutlich machen zu können, gebe ich in der Fig. 7, Taf. 10, das schematisirte Bild einer Uterushälfte, die man durch einen Längsschnitt erhalten würde, welcher zugleich das Ovarium am Sammelgang in zwei symmetrische Hälften zerlegt. Auf der dorsalen Seite des Sammelgangs (*Stg*) sehen wir das Ootyp (*Otp*) einmünden, eine Stelle von der bereits oben die Rede war (cf. Taf. 11, Fig. 19). Von dieser einen Anfangsblase aus greift der Uterus sattelförmig über den Rücken des Ovariums hinweg und hängt auf der andern, ventralen Seite wie ein Mantel herab. Hier, wo die ventrale Grenze der Marksicht auf der einen und das Ovarium auf der andern Seite ihm vorläufig nur wenig Raum gewähren, muss er nothwendiger Weise alle seine Blasen in transversaler Richtung aussenden (Taf. 11, Fig. 19 *Ut*<sub>1</sub>; Taf. 10, Fig. 7 *Ut*...). Auf der Rückenseite des Ovariums aber, wo ihm mehr Platz zur Verfügung steht, begegnen uns ausser den transversalen auch zahlreiche in longitudinaler Richtung (also dem Vorderende der Proglottis zugekehrte) ausgesandte Schläuche, wie es in der Fig. 7, Taf. 10, durch die beiden *Ut*\* angedeutet ist.

Diese über dem Ovarium befindliche Uteruspartie liegt der Einmündung des Ootyps am nächsten und ist daher Anfangs auch reichlicher mit Eiern gefüllt und stärker entwickelt als die übrigen Theile. Wenn wir die durch eine Proglottis gelegten Querschnitte in umgekehrter Richtung wie früher, also von vorn nach hinten verfolgen, so beobachten wir zunächst eine ganze Reihe von Bildern, die die zahl-

reichen Blasen dieses obern Uterus, aber keinen einzigen Ovarialschlauch getroffen haben. Die Fig. 20, Taf. 11, zeigt einen tiefer gelegenen Schnitt, wo wir Uterus- (*Ut*) und Ovarial- (*Ov*) Schläuche neben einander sehen. In der Fig. 19, Taf. 11, ist das Ovarium noch weiter unten in der Gegend des Sammelgangs getroffen, und auf der Ventralseite desselben sieht man jenen Uterustheil hinziehen (*Ut*<sub>1</sub>), der aus Mangel an Raum sich vorläufig nur in transversaler Richtung ausdehnen kann.

Auf der dorsalen Seite des Ovariums treffen wir auf diesem Stadium ausser der Anfangsblase nur vereinzelte oder gar keine Uterustheile an.

Wenn ich nun auch im Vorhergehenden aus einander gesetzt habe, wie die Uterus- und Ovarialschläuche sich sehr mannigfaltig, nämlich nach Inhalt, Zusammenhang, Form und Lage unterscheiden lassen, so kommen jedoch unter Umständen Bilder zur Beobachtung, die Anfangs dem zu widersprechen scheinen.

Gerade der in der Fig. 19, Taf. 11, gezeichnete Schnitt hat mich z. B. lange verhindert, die Verschiedenheit der Schläuche in Bezug auf ihren Inhalt, also die Grundlage getrennter Systeme, zu erkennen. Hier treten im Sammelgang des Ovariums plötzlich und scheinbar unvermittelt Eier auf, die mit Schale versehen, also deutlich befruchtet sind (*Ut*<sub>2</sub>), während die vorhergehenden typische Ovarialeier gewesen waren. Erst die Kenntniss eines weitern und sehr wesentlichen Unterschieds half mir die beiden Systeme scharf von einander unterscheiden und erklärte das Bild Fig. 19 auf sehr einfache Weise.

Dieser Unterschied beruht auf der Verschiedenartigkeit der Wandung, die nicht nur deutlich sichtbar ist, sondern sich auch schon aus der folgenden Betrachtung ergibt:

DIAMARE ist gemäss der Theorie des Uterus-Ovariums der Ansicht, dass die Ovarialeier, nachdem sie zum Zwecke der Befruchtung etc. das Canalsystem durchwandert haben, wieder in dieselben Ovarialschläuche gelangen, die jetzt als Uterus functioniren sollen.

Dem gegenüber war mir aber aufgefallen und habe ich schon oben hervorgehoben, dass die Ovarialschläuche stets prall mit Eiern gefüllt sind und dass die letztern stets lückenlos an einander schliessen. Das kann doch aber nur der Fall sein, wenn bei jedem frei werdenden Ei einerseits die zarte Schlauchwand sich gummiartig contrahirt (denn Falten sehen wir nicht), andererseits die zurück bleibenden Eier durch Formveränderung den leer gewordenen Raum stets wieder ausgleichen. Bei diesem Spiel reduciren sich die Schläuche auf eine sehr winzige

Form, die bei völliger Leere des Ovariums schliesslich einen Collapsus der Wände unter Faltenbildung zur Folge hat (etwa wie ein abgeblasener Kautschukballon).

Wenn diese selben Schläuche nun später die Uterusschläuche sein sollen, so müssten sie doch nothwendiger Weise wenigstens annähernd denselben Process in rückgängiger Richtung durchmachen; — also von den eintretenden (befruchteten) Eiern gedrängt, ihr stark reducirtes Volumen zu der frühern Weite ausdehnen.

Dem gegenüber sehen wir aber die befruchteten Eier keineswegs lückenlos an einander schliessen, sondern wir finden nicht selten ein einziges befruchtetes Ei in einer Uterusblase, die für zehn Platz bieten würde. Ob nun aber eins oder mehr Eier darin liegen, überall gewinnen wir den Eindruck, dass der Uterushohlraum schon vor dem Eintritt der Eier in voller Weite vorhanden ist. Oder sollten etwa die Ovarialschläuche nach Entsendung des letzten Eies wieder zu der frühern Weite aus einander fahren? Das ist doch ebenso wenig denkbar, wie in Wirklichkeit der Fall.

Das mir gütigst von DIAMARE übersandte Material reichte leider nicht über das Stadium der Geschlechtsreife hinaus, so dass ich bei dieser Form das Ovarium nicht bis zur völligen Leere verfolgen konnte. Bei der gerade dieserhalb herangezogenen, ganz analog gebauten *T. cesticillus* MOL. gelang mir dies aber (s. weiter unten), und der leere Eierstock dieses Thieres (Fig. 31 a und b, Taf. 11) sieht einem zusammengefalteten Kautschukballon in der That nicht unähnlich <sup>1)</sup>.

Nach diesem und dem Einblick, den ich in den Geschlechtsmechanismus gewonnen habe, scheint es mir gerade der Druck der Ovarialwände zu sein, welcher die reif gewordenen Eier zum Austritt veranlasst, während der sie aufnehmende Uterus — vorläufig wenigstens — lediglich als Sammelraum fungirt.

Wenn sich nun aus diesem Functionsunterschiede schon ein Rückschluss auf die Verschiedenartigkeit der Wandungen ziehen liess, so zeigt uns die Betrachtung des histiologischen Baues auf directem Wege und sehr deutlich die Ungleichwerthigkeit der betreffenden Schläuche.

In der Wand des Ovariums konnte ich nichts Anderes als eine sehr dünne, structurlose Membran erkennen, und von den Parenchymelementen abgesehen, mit denen sie nothwendiger Weise in Berührung tritt, konnte ich weder auf der Aussen- noch Innenseite Muskeln oder irgend welche andere Elemente zelliger Natur nachweisen.

1) Nach einer weiter unten citirten Auslassung FILIPPI's ist schon diesem der Schrumpfungsprocess des Eierstocks nicht völlig entgangen.

Wie schon die Figg. 19 u. 20, Taf. 11, erkennen lassen, fällt dem gegenüber die Wand des Uterus nicht allein durch ihre Stärke, sondern auch durch ihre deutlich elementare Structur auf. Besonders durch ihre Kerne markiren sich auf einem jeden Blasenquerschnitt eine Anzahl spindelförmiger Bindegewebszellen, die flächenförmig abgeplattet und einschichtig an einander gereiht das Gefüge der Wand darstellen.

Erst dieser Unterschied in der Wandstructur der beiden Systeme liess mich erkennen, dass jene Stelle *Ut*<sub>2</sub> der Fig. 19, Taf. 11, welche die befruchteten Eier enthält, überhaupt nicht mehr dem Sammelgang zugehört. Bei genauer Betrachtung sieht man innerhalb des letztern die Eier von jener Bindegewebsmembran umgeben, die die Zugehörigkeit zum Uterus ausser Frage stellt.

Das Bild kommt einfach dadurch zu Stande, dass wir es mit jener Stelle zu thun haben, wo der Uterus dem Rücken des Sammelgangs direct aufliegt. An der Undeutlichkeit ist aber besonders der Umstand Schuld, dass unter dem betreffenden Uterustheile auch noch die obere Wand des Sammelgangs mit im Schnitte liegt.

Hat FILIPPI von dem Canalsystem auch nur ein phantasievolles und dürftiges Bild gegeben, so sind ihm doch augenscheinlich die Differenzen im histiologischen Bau des Uterus-Ovariums nicht entgangen, und wenn sich DIAMARE auch in dieser Beziehung gegen ihn wendet, so ist es doch diesmal FILIPPI, welcher der Wahrheit näher kommt. Derselbe sagt folgendermaassen:

„Fatta anche astrazione della ricerca negativa dell' utero, noto come fatto importantissimo e come coefficiente di primo ordine da unirsi a quelli già enumerati la graduale obliterazione dell' ovaio e la neoformazione di tante celette funzionanti da camere incubatrici.“

Demnach fällt es FILIPPI keineswegs ein, die Uterus- und Ovarialschläuche völlig zu identificiren, wie es DIAMARE thut, verkehrt und unverständlich aber ist seine Behauptung der Neubildung vom Ovarium aus.

Auf diese Weise habe ich bei der *T. tetragona* ein Canalsystem festgestellt, dessen Bildung den Angaben FILIPPI'S und DIAMARE'S in den wesentlichsten Punkten widerspricht; aber ich glaube, dass schon allein die verständlichere Form des gesammten Mechanismus, der sich an der Hand meiner Skizze (Fig. 4, Taf. 10) leicht verfolgen lässt, die Richtigkeit meiner Darstellung zum mindesten wahrscheinlich macht.

Durch das Contractionsbestreben der Ovarialschläuche (*Ov*) ge-

drängt, gleiten die reifen Eier in den weiten Trichter des Oviducts (*Ovd*) und werden in dem letztern durch Cilien zunächst bis zum Befruchtungshofe (*Bfr. H*) transportirt. Hier treten durch den Befruchtungscanal (*Bfr. G*) auch Spermatozoen hinzu, und die Befruchtung geht vor sich. Die Eier gelangen darauf durch den untern Theil des Oviducts (*Ovd*) zur Schalendrüse (*Sdr*), wo sie je eine Dotterkugel sich einverleiben, mit einer Schale umkleidet werden und dann durch das Ootyp (*Otp*) in den Uterus (*Ut*) wandern.

Alle Angaben über das so wunderbare Uterus-Ovarium, welches nach so eingehender Bestätigung von Seiten DIAMARE'S von sämtlichen Helminthologen gläubig aufgenommen werden musste, fallen demnach in ein Nichts zusammen. Welche sonderbaren Ansichten aber über die Geschlechtsverhältnisse der Vogeltänien verbreitet sind, darüber giebt eine Stelle Aufschluss, wo ALEXANDER MORELL (1895) seine Ansichten über den Geschlechtsmechanismus der Vogeltänien unter I, II und III kurz zusammenfasst.

Auf I und II werde ich später zu sprechen kommen, No. III aber betrifft speciell unser *T. tetragona* und lautet wörtlich:

„Merkwürdig gestaltet sich der Befruchtungsvorgang bei *Davainea tetragona*. Es treten nämlich die Keimzellen in das Vaginalrohr, um hier mit den Spermatozoen in Berührung zu kommen. Hierauf wandern sie nach Aufnahme des in die Vagina ergossenen Dottermaterials durch die Schalendrüse in den zum Uterus gestempelten Keimstock zurück.“

Nachdem ich ganz gegen meine Erwartung einen wohl entwickelten Uterus bei der *Taenia tetragona* hatte constatiren können, wandte ich mich wieder der *T. madagascariensis* zu, um die beiderseitigen Verhältnisse zu vergleichen.

### *Taenia madagascariensis* DAV.

(LEUCKART 1891, BLANCHARD 1891.)

In den wenigen Worten, die LEUCKART (1891) diesem seltenen Wurm widmete, hat er denselben so eingehend beschrieben, dass ich häufig auf diese Angaben zurückgreifen und mich kürzer fassen kann.

Wie bei der *T. tetragona* liegen die Pori genitales einseitig und haben sich noch mehr wie dort dem Vorderrand des Gliedes genähert.

Der männliche Geschlechtsapparat setzt sich in gleicher Weise aus Cirrusbeutel, Ductus ejaculatorius, Vasa deferentia, Vasa efferentia



und Hoden zusammen; im Einzelnen lassen sich aber manche, oft recht wesentliche Abweichungen verzeichnen.

So zeigt schon der Cirrusbeutel der *T. madagascariensis* auf den ersten Blick ein anderes Gepräge.

Einmal ist er überhaupt weit grösser und misst wenigstens 100  $\mu$  in der Länge, sodann lässt der verlängerte Halstheil ihn mehr flaschenförmig erscheinen (Taf. 11, Fig. 23), während der der *T. tetragona* eine deutliche Birnform zeigte.

Die Muskelwand besteht wie dort im Wesentlichen aus stark verfilzten Längsfasern, die aber am Hals höher über einander geschichtet sind als am Bauch des Beutels (cf. Taf. 11, Fig. 23). Die Ringmuskelschicht, welche Innen- und Aussenwand des Sackes bekleidet, ist auch hier nur einschichtig und schwach entwickelt; an Stelle der Bindegewebshülle aber, die dort den schweren Beutel festhielt, sehen wir bei dieser Form einzelne Zellen an die Wand treten.

Zum Unterschied finden wir hier auch noch einen weitem kräftigen Muskelapparat am Halse des Cirrusbeutels entwickelt, der halbkugelförmig der Kloake aufsitzt und sich aus Längs- und Ringfasern zusammensetzt. Die Längsfasern (Taf. 11, Fig. 23 *Lf*) zeigen eine schichtweise Anordnung und sind in concentrischen Kreisen um den Genitalporus fixirt, während sie sich in entsprechend zunehmenden Entfernungen an der Halswand des Cirrus inseriren. Zwischen je zwei solcher Schichten liegen die Ringfasern (*Rf*) in einfacher Lage. Je nachdem die einen oder die andern Muskelarten, die Protractoren oder Retractoren, in Function treten, wird der Halstheil des Cirrusbeutels ausgestülpt oder zurückgezogen.

Der Ductus ejaculatorius wurde von LEUCKART wie folgt geschildert: „Der Cirrus setzt sich in einen äusserst langen Ductus ejaculatorius fort, der mit zahlreichen weiten Schlingen das Glied durchsetzt und in ganzer Länge, mit Ausschluss des Anfangstheils, eine dicke Lage von Drüsenzellen trägt, eine Prostata, wie solche bisher bei den Cestoden noch nirgends beobachtet wurde.“

Ich habe dieser Beschreibung nur die Fig. 24, Taf. 11, hinzuzufügen, wo ich ein Stück des Ductus mit den daran liegenden Prostatazellen gezeichnet habe.

Im Uebrigen zeigt der männliche Leitungsapparat so weit gehende Uebereinstimmungen mit dem der *T. tetragona*, dass ich sogar für einige zarte Vasa deferentia den genau entsprechenden Verlauf nachzuweisen im Stande war.

Auch die Hoden zeigen in Grösse, Form und Bau keine Abwei-

chungen, nur ihre Zahl ist eine weit höhere; dieselbe wurde schätzungsweise von LEUCKART auf etwa 50 angegeben.

Ebenso viele, wenn nicht noch mehr Analogien bietet auch der weibliche Geschlechtsapparat.

Der Dotterstock <sup>1)</sup> (Taf. 10, Fig. 8 *Dst*) hat die gleiche Lage, den gleichen Bau und annähernd auch die gleichen Grössen- und Formenverhältnisse wie bei der andern Tanie. Wir finden ihn also unten in der Proglottis und der ventralen Grenze der Markschiebt angelagert. Die Wandung ist eine äusserst zarte Membran, und die bohnenförmige Gestalt tritt meist schön in die Erscheinung.

Das Innere ist mit 6—7  $\mu$  grossen Dotterzellen vollgepfropft (Taf. 11, Fig. 25), die je eine 4—5  $\mu$  grosse Dotterkugel enthalten; beide sind also ein wenig kleiner als bei der vorhergehenden Art. Die Dotterkugeln sind auch von weit dunklerer Färbung, und die Reste des Plasmas finden wir den zarten Zellenwänden stellenweis so angelagert, dass dieselben ein granulirtes Aussehen gewinnen.

Der Dottergang (Taf. 10, Fig. 8 *Dtg*) entspringt zwar auch hier aus verbreiterter Wurzel, dieselbe nimmt aber niemals solche Dimensionen an, wie man es unter Umständen bei der *T. tetragona* beobachten konnte. Allmählich sich verjüngend erreicht der Dottergang ziemlich geraden Weges die 8  $\mu$  entfernte Schalendrüse (Taf. 10, Fig. 8 *Sdr*).

Hier nehmen wieder Ootyp und Oviduct ihren Ursprung, und diesmal derart, dass DIAMARE hier eher Recht haben könnte, wenn er ihnen einen genau entgegengesetzten Anfangsverlauf zuschriebe.

Bei der *T. madagascariensis* ist der Oviduct (*Ovd*) viel leichter zu verfolgen und bisweilen auf 3 Schnitten im ganzen Verlauf bis zum Ovarium (*Ov*) zu übersehen. Da es aber bei allen diesen Tänien unmöglich ist, in einem Schema die Canäle richtig einzuzeichnen, wenn es überhaupt übersehbar bleiben soll, habe ich ausserdem noch 3 solche Schnitte (Taf. 10, Fig. 9 a, b, c) abgebildet, die leicht ein richtiges Bild gewähren, wenn man sie in der Weise combinirt, wie es die punktirten Linien andeuten.

Wie bei der *T. tetragona*, so baut sich auch hier der ganze

---

1) Ich substituire hier für die von LEUCKART gebrauchten, zum Theil, wie gesagt, irrigen Bezeichnungen der Theile die richtigen, wie solche sich aus meinen Untersuchungen ergaben (grossentheils auch früher — mündlichen Mittheilungen zufolge — schon von LEUCKART selbst erkannt sind).

Canal aus einer structurlosen Wand und einem Epithel auf, welches mit starken Cilien besetzt ist.

Dem vom Befruchtungshof (Taf. 10, Fig. 8 *Befr. H*) auslaufenden Befruchtungscanal (*Bfr. G*) fehlt wiederum die eigene Musculatur; er erweitert sich aber auf einem gewissen Stadium, wie schon LEUCKART sagte, „zu einem Receptaculum seminis [*Rs*] von ungewöhnlicher Länge und Weite“. Ja es bleibt alsdann von dem Befruchtungscanal eigentlich nichts mehr übrig, denn die Erweiterung erstreckt sich vom einen Ende bis zum andern.

Ich glaube aber nicht, dass ich Ursache habe, dieses Receptaculum seminis in Gegensatz zu bringen zu dem negativen Befund eines solchen bei der *T. tetragona*, denn die ganze Volumenänderung des Befruchtungsganges schien mir immer vorwiegend durch die Massenhaftigkeit der Spermatozoen hervorgerufen zu werden. Das Receptaculum machte auf mich immer mehr den Eindruck des Resultats einer passiven Erweiterung als den eines präformirten Organs. Dafür spricht noch besonders der Umstand, dass auf den vorhergehenden Serien keine Spur davon zu entdecken ist (Taf. 11, Fig. 27), obwohl ich gerade ihnen vorwiegend meine Bilder entnahm.

Wenn ich nun auch bei meinem Material von der *T. tetragona* ein solches Receptaculum nicht vorfand, so lässt sich doch der Form, in welcher es von DIAMARE skizzirt ist (Taf. 10, Fig. 2 *Rs*), eine Aehnlichkeit mit dem von mir bei der *T. madagascariensis* gegebenen Bilde (Taf. 10, Fig. 8 *Rs*) nicht absprechen.

Sollte DIAMARE ein solches Receptaculum, wie er es zeichnet, wirklich gesehen haben, so würde das die Analogien beider Geschlechtsapparate wiederum vermehren, indem der negative Befund bei meinem Material ein Beweis dafür wäre, dass es bei der *T. tetragona* ebenso unvermittelt auftritt wie bei der *T. madagascariensis*.

Die directe, aber verengerte Fortsetzung des Befruchtungscanals (Taf. 11, Fig. 26 *Bfr. G*) in die Vagina ist auf der Innenseite wiederum dicht mit starren Spitzen besetzt, während die auf der Aussenseite liegende Längsmuskelschicht (*Lf*) bei der *T. madagascariensis* weniger stark entwickelt ist. Noch weiter aussen treffen wir auch hier einen starken Vaginalbeutel an, der noch deutlicher als bei der *T. tetragona* den Charakter eines Hohlmuskels annimmt (cf. Taf. 11, Fig. 18 und 26 *Mr*).

Das Ovarium (*Ov* Taf. 10, Fig. 8, und Taf. 11, Fig. 27), wohin wir wiederum von der Schalendrüse (*Sdr*) aus durch den Oviduct (*Ovd*) gelangen, zeigt ein ganz anderes Aussehen als bei der *T. tetragona*.

Während wir dort gleich gerichtete, kolbig erweiterte Blindschläuche in einem Sammelgang sich vereinigen sehen, besteht das Gebilde hier aus zwei grossen, kugelförmigen Eierballen, die durch eine breite Brücke verbunden sind.

So verändert der Gesamteindruck dadurch auch auf den ersten Blick zu sein scheint, so stellte doch LEUCKART bereits fest, dass es sich auch hier um Röhrensysteme handelt, die zu zwei kugligen Ballen aufgerollt sind (cf. Taf. 10, Fig. 8). Auf Schnitten sieht man diese Ballen von zahlreichen Ovarialwänden durchfurcht, die die Eier gruppenweis umschliessen (Taf. 11, Fig. 27). Diese Gruppen sind nichts anderes als Anschnitte von Röhren oder, wenn man will, von Blindschläuchen, welche letztere aber nicht gleich gerichtet verlaufen, wie es bei der vorhergehenden Form der Fall war, sondern sich zu grossen Ballen aufknäueln (cf. Taf. 10, Fig. 4 und 8). Die Brücke zwischen den beiden Ovarialhälften functionirt auch hier als Sammelgang, den alle Eier auf dem Wege zum Oviduct passiren müssen.

Das Ootyp (Taf. 10, Fig. 8 *Otp*), das wir oben verlassen haben, schlägt — wie schon erwähnt — zunächst eine dorsale Richtung ein, steigt dann aber, genau wie bei der *T. tetragona*, an der dorsalen Grenze der Marksicht empor und ist auch hier wegen eines dicht daneben verlaufenden Vas deferens nicht ganz leicht zu verfolgen (cf. Taf. 11, Fig. 27 *Otp* u. *Vd*). Oben greift es über den Sammelgang des Ovariums weg und geht auf der ventralen Seite desselben in einen soliden Körper über, der in der Fig. 8, Taf. 10 (Taf. 11, Fig. 27 u. 28) die Bezeichnung *Ut* und in der Skizze LEUCKART's (Taf. 10, Fig. 1) die des Dotterstocks (*Dst*) trägt.

Ich erinnere hier an die Einleitung, wo ich hervorhob, dass dieser von LEUCKART und mir gesehene Körper von FILIPPI und DIAMARE bei der *T. tetragona* nicht erwähnt sei und dass gerade sein Verhalten bei *T. madagascariensis* mich zur Heranziehung der *T. tetragona* veranlasste. Bei der letzteren sehen wir das Ootyp in einen wohl entwickelten Uterus münden, und ich konnte mich erst nach langem Suchen überzeugen, dass dieser massive Körper gleichfalls nichts anderes als ein Uterus und zwar ein sehr junger ist, welcher noch keine Eier enthält.

Einmal konnte ich an den Präparaten des Collegen SCHERÜBEL, der die Anatomie und Histologie der *Taenia lanceolata* BLOCH. (aus der Gans) bearbeitete, feststellen, dass sich auch dort das Ootyp auf früherem Stadium mit einem zunächst massiven Uterus verbindet, andererseits sehen wir ja bekanntlich auch alle übrigen Geschlechts-

organe Anfangs als solide Haufen parenchymatöser Kerne in die Erscheinung treten (LEUCKART, 1879—86, SOMMER, 1874, WAGENER, 1855).

Gerade so fand ich auch hier auf ganz jungem Stadium das Ootyp und den zweifelhaften Körper nur durch dicht gedrängte Kerne vertreten (Taf. 11, Fig. 27 und 28 *Ut*), die in spätern Schnitten zunächst im Bereich des genannten Canals als deutliche Zellen erschienen und auch in dem fraglichen Organ hin und wieder als solche sich erkennen liessen.

Eine kleine, lückenhafte Serie, die sich aus diesem Grunde zur Feststellung des Canalsystems nur wenig eignete und daher denn auch wenig von mir benutzt war, sollte über dieses Stadium hinaus noch weitem Aufschluss geben.

In den Schnitten dieser Serie sah ich zunächst im Innern des Körpers Hohlräume auftreten, um die sich die Zellen gruppirten und dieselben scharf umschrieben (Taf. 11, Fig. 28 b). Bald darauf präsentirten sich die Hohlräume als bisweilen grosse Uterusblasen, die schon Eier in randständiger Schicht enthielten, aber häufig noch einen Haufen unformirter Uteruselemente einschlossen (Taf. 11, Fig. 28 c). Schliesslich konnte ich (bevor die anatomisch weniger brauchbaren Längsschnittserien einsetzten) sogar noch ein Stadium beobachten, wo der massive Körper verschwunden und an seine Stelle ein System von Uterusblasen getreten war, die sich auch hier durch den zelligen Bau der Wandung (cf. Taf. 11, Fig. 28 e) leicht und sicher von Ovarialgebilden unterscheiden liessen. Hierzu kommen noch Form und Lage der Blasen, die ganz den Verhältnissen der andern Tänie (Taf. 10, Fig. 7 *Ut* und Taf. 11, Fig. 19) entsprechen, sowie der Umstand, dass auch bei der *T. madagascariensis* die befruchteten Eier in den Uterusblasen (vorläufig wenigstens) viel freien Platz lassen, was bei den Ovarialeiern nicht der Fall ist

Wenn ich hier wiederum nicht im Stande war, eine Dotterkugel in den befruchteten Eiern nachzuweisen, so ist diese Analogie doch darum nicht genügend bewiesen, weil die überhaupt noch nicht sehr zahlreichen Uteruseier wenig gut gefärbt waren.

Andrerseits scheint es bei der *T. madagascariensis* im Ganzen schwer zu sein, die frisch befruchteten Eier als solche von den unbefruchteten zu unterscheiden.

Die Schale der erstern ist äusserst zart, und der aus dem Ovarium stammende Eiweissklumpen geht keine Formveränderungen ein wie bei der *T. tetragona*.

Auch die unbefruchteten Eier (Fig. 29, Taf. 11) weichen in mancher

Beziehung von denen der andern Art (cf. Fig. 21, Taf. 11 ab. Sie sind im Gegensatz zu denen der *T. tetragona* kugelrund und erreichen nur einen Durchmesser von 12—14  $\mu$ .

Das Plasma der Eier ist hier wie dort granulirt, der Eiweisskörper von gleicher Grösse und das Keimbläschen von blasser Farbe; aber das letztere lässt deutlich einen einzigen sehr dunkeln Keimfleck erkennen, während wir dort eine ganze Anzahl derselben in verschiedener Grösse vorfinden.

So ist es mir denn auch bei der *T. madagascariensis* gelungen, einen Uterus nachzuweisen, der aber viel länger auf einem embryonalen Stadium verharrt als die übrigen Geschlechtsorgane und erst mit der Befruchtung anfängt seine massive Form in ein zusammenhängendes System von Blindschläuchen umzuwandeln, die — wie bei *T. tetragona* — überall, wo Eier angesammelt werden sollen, blasenförmig erweitert sind.

Im Uebrigen aber zeigen die beiderseitigen Geschlechtsverhältnisse einen so hohen Grad der Uebereinstimmung, dass die Befunde der einen Form einen muthmaasslichen Rückschluss auf die Verhältnisse der andern stets gerechtfertigt erscheinen lassen.

Bei beiden Formen (Fig. 4 u. 8, Taf. 10) sind Ovarium (*Ov*) und Schalendrüse (*Sdr*) durch einen Oviduct (*Ovd*) verbunden, in welchen bei einer Erweiterung — dem Befruchtungshofe (*Bfr. H*) — der Befruchtungscanal (*Bfr. G*) mündet. Beide Mal sehen wir in die Schalendrüse einen Dottergang (*Dtg*) einmünden und von dort das Ootyp (*Otp*) in die Höhe steigen, das direct in den Uterus (*Ut*) führt.

Vergleichen wir weiter aber meine beiden Skizzen mit der von LEUCKART gegebenen (Fig. 1, Taf. 10), so finden wir hier wiederum eine so fast völlige Uebereinstimmung in Bezug auf den Verlauf der Canäle, dass auf alle Fälle LEUCKART das Verdienst zukommt, der erste gewesen zu sein (1891), welcher das Canalsystem der *T. madagascariensis* und damit auch das der Vogeltänien richtig gesehen hat.

Wie sehr aber mein Befund von denen FILIPPI's und DIAMARE's abweicht und wie sehr ich Ursache hatte, überzeugt zu sein, das Richtige gefunden zu haben, das lehrte mich erst ein Vergleich, zwischen den beiden von mir gegebenen Schematen (Fig. 4 u. 8, Taf. 10) und dem allbekannten Bilde, in welchem LEUCKART den Geschlechtsapparat der *Taenia saginata* festgelegt hat (Fig. 13, Taf. 10).

In allen drei Fällen sehen wir die Ovarialeier (*Ov*) durch den Oviduct (*Ovd*) zur Schalendrüse (*Sdr*) gelangen und bei allen den Befruchtungscanal (*Bfr. G*) auf etwa halbem Wege in den Oviduct ein-

münden. In der Schalendrüse wird das durch den Dottergang (*Dtg*) herbeigeführte Dottermaterial den Eiern beigegeben, hier werden dieselben mit einer Schale umkleidet und dann durch ein mehr oder minder langes Ootyp (*Otp*) in den Uterus (*Ut*) befördert.

Aber selbst die Form des Uterus, wie sie die Fig. 7, Taf. 10, für die *T. tetragona* (und auch annähernd für die *T. madagascariensis*) angiebt, lässt sich in vieler Beziehung mit den bekannten Uterusverhältnissen der grossen Tánien in Vergleich bringen. Wie beispielsweise der Uterus der *T. saginata* (*Ut* Fig. 13, Taf. 10) später zahlreiche Blindschläuche austreibt und eine Form annimmt, wie sie die Fig. 14, Taf. 10, zeigt — so lassen sich auch die Uterustheile der Fig. 7, Taf. 10, als solche Blindschläuche auffassen, nur mit dem Unterschied, dass dieselben blasenförmige Erweiterungen zeigen und dass das allen Blindschläuchen gemeinsame Mittelstück gleichfalls solche blasenförmige Auftreibungen aufweist.

Ich glaube in meiner Darstellung — um mit den Worten FILIPPI's zu reden — die bedeutungsvolle Thatsache constatirt zu haben, dass das wunderbare Uterus-Ovarium in das Reich der Fabel gehört und dass der ganze Geschlechtsapparat der betreffenden Arten auf eine gewöhnliche Form sich reducirt, wie solche nicht nur bei der *T. saginata* gefunden wird, sondern für die ganze Gruppe der Tánien typisch ist.

Die vorhandenen Unterschiede sind nicht principieller Natur, sondern bedingt durch die Formverhältnisse der Proglottiden: dadurch, dass wir es in dem einen Fall mit kurzgliedrigen, in dem andern mit langgliedrigen Arten zu thun haben. Man denke sich die Proglottis der *T. saginata* so weit verkürzt, wie es der Strich *a—b* in Fig. 13, Taf. 10, andeutet, trotzdem aber alle Geschlechtsorgane in dem reducirten Raum untergebracht. Alsdann wird es ganz natürlich erscheinen, dass der Uterus sich umbiegt und auf der ventralen Seite des Ovariums sich ausbreitet, so weit er nicht über demselben Platz hat.

Beide Tánien, die ich besprochen habe, werden von vielen Autoren der von BLANCHARD aufgestellten Gattung *Davainea* zugezählt. Darum möge auch hier die Vorstellung Platz finden, die sich A. MORELL von dem Geschlechtsmechanismus dieser Gruppe macht. Dies ist die No. II seiner Ansichten über den Befruchtungsvorgang bei den betreffenden Tánien, auf die ich schon bei der No. I am Schluss der *T. tetragona* hinwies. Sie lautet wörtlich: „Bei dem Subgenus *Davainea* bleiben die Keimzellen an ihrer Bildungsstätte liegen und bekommen das Sperma sowie das Dottermaterial zugeführt, während

die Wand des Keimstocks die Function der Schalendrüse übernimmt. Der Keimstock ist zum Uterus geworden.“

Bei den hier besprochenen Formen ist dergleichen ganz gewiss nicht der Fall. Dass sich aber auch alle andern Davainen nicht so verhalten, dafür sprechen die an weitem Arten dieser Gattung gemachten Befunde.

*Taenia cesticillus* MOL. (non Duj.).

(KRABBE, 1869, BLANCHARD, 1891, WAGENER, 1855.)

Ich hatte diese Tanie häufig in den Haushühnern meiner Heimath (Braunschweig) gefunden und zog das vorzüglich erhaltene Material vor allen Dingen heran, um einmal festzustellen, was aus dem Ovarium wird, wenn es seine sämtlichen Eier an den Uterus abgegeben hat; sodann aber auch, um die Frage zu entscheiden, wie die Vertheilung der Uteruseier in den Proglottiden vor sich geht. Wir finden nämlich in reifen Gliedern die ganze Marksicht von coconartigen Hüllen eingenommen, die bei der *T. madagascariensis* je 1 oder 2, bei der *T. tetragona* 5—6 Embryonen enthalten.

Es war das zugleich ein Prüfstein für meine bisherigen Befunde und ergab, wie die Skizze Fig. 10, Taf. 10, zeigt, den Beweis der vollen Richtigkeit derselben. Verglichen mit den früher behandelten Schematen (Fig. 4 u. 8, Taf. 10), zeigt in dieser Abbildung — von dem Ovarium abgesehen, welches ich unten besprechen werde — nur das Receptaculum seminis (*Rs*) eine abweichende Form, aber gerade diejenige, welche wir sonst bei Cestoden zu sehen gewohnt sind.

Auf die Details dieser interessanten Tanie einzugehen, bei der die Organisation in so einfacher und relativ sehr deutlicher Entfaltung auftritt, würde mich zu weit führen, und ich muss meine Darstellung auf die Verhältnisse des Ovariums und des Uterus beschränken.

In der Fig. 30, Taf. 11, habe ich einen Schnitt durch das Ovarium (*Ov*) gezeichnet. Wir sehen die Eier wiederum aus einem granulirten Protoplasma bestehen, welches ein blasses Keimbläschen und einen Eiweissballen einschliesst.

Die Form der Eier ist nicht rund, auch liegen dieselben nicht lückenlos an einander, wie wir es sonst antrafen, sondern in ziemlich gleich weiten Abständen. Dies hat seinen Grund in einem äusserst zarten Bindegewebsnetze, welches sich im Innern des Ovariums ausspannt und jedem Ei seinen Platz anweist.

Ein Umstand springt dabei aber ganz besonders in die Augen, das ist der einfache Bau des Ovariums.



Während wir sonst an diesem Organ ein ganzes System symmetrisch angeordneter Röhren fanden, die in einem gemeinsamen Sammelgang zusammenflossen, treffen wir hier einen einzigen, gebogenen und an den beiden Endtheilen erweiterten Schlauch an, dessen Mittelstück höchstens aus Gründen der Analogie als Sammelgang beansprucht werden kann. Nur bei höher gelegenen Schnitten, also im obern Theil des Ovariums, begegnet man einigen kreisförmig umschriebenen Ausstülpungen, aber auch diese rühren nur von seichten Einkerbungen her, wie sie in der Skizze Fig. 10, Taf. 10, angedeutet sind.

Ich konnte das Ovarium durch eine ganze Reihe von Serien verfolgen. Dabei sah ich es in den spätern Proglottiden immer kleiner werden, immer weniger enthalten und schliesslich, nach Austritt der Eier, als leeren, schrumpfligen Sack zurückbleiben, der der völligen Obliteration entgegen geht.

Die Figg. 31a u. b zeigen dieses Stadium, die letztere bei stärkerer (1200 facher) Vergrößerung. In dem einen Zipfel sind 2 Eier hängen geblieben, deren blasse Farbe und unklare Structur auf einen nahen Zerfall hinzudeuten scheinen. Die Bindegewebszüge im Innern sind die Reste jenes Netzes, in welchem die Eier suspendirt waren.

Gleichzeitig mit dem Eierstock erfolgt aber auch die Auflösung der übrigen Geschlechtsorgane und Canäle (cf. *Rs* Fig. 30 u. 31a, Taf. 11), so dass auf dem Stadium der Fig. 31 — von dem Uterus abgesehen — nur noch Spuren des ganzen Geschlechtsapparats vorhanden sind.

Dieser Uterus der *T. cesticillus* weist auf jenem Stadium, wo der ganze Geschlechtsapparat noch in Function begriffen ist, ganz analoge Verhältnisse auf, wie sie bei der *T. tetragona* und *madagascariensis* besprochen und in der Fig. 7, Taf. 10, angedeutet sind.

Auch bei der *T. cesticillus* steht den blasenförmig erweiterten Uterusblindschläuchen Anfangs nur ein beschränkter Raum zur Verfügung. Dies ändert sich aber von dem Augenblick an, wo der gesammte übrige Geschlechtsapparat seine höchste Ausbildungsstufe überschritten hat und der Rückbildungsprocess der einzelnen Organe einsetzt.

Zunächst ist es das Ovarium, auf dessen Kosten der Uterus dem Glied Raum abgewinnt. Schon früher habe ich erwähnt, dass er sich ganz allmählich in demselben Maasse von Eiern füllt, wie diese im Ovarium weniger werden, und es ist erklärlich, dass jene Uterusblasen, welche zwischen der ventralen Grenze der Marksicht und dem Ovarium eingeklemmt lagen (cf. *Ut*<sup>1</sup> Fig. 19, Taf. 11), nach der völligen Entleerung und Obliteration des letztern sich in dorsaler

Richtung verschoben haben und allmählich mehr in das Centrum das Proglottis und an die Stelle des Ovariums gerückt sind (Fig. 32, Taf. 11).

Diese Umlagerung der Uterustheile geht ebenso successive wie die Resorption des Ovariums vor sich, und die frühern Untersucher, denen die nicht sehr in die Augen springenden Unterschiede der Uterus- und Ovarialtheile entgangen sind, liessen sich besonders auch durch die so langsame Unterschiebung des einen Organsystems an die Stelle des andern täuschen.

Aber zu gleicher Zeit mit dem Ovarium erfolgt auch die Auflösung der sämtlichen übrigen Organe und Canäle, und bald steht dem Uterus der ganze, relativ grosse Raum zur Verfügung, in dem er vorher neben einer grossen Anzahl anderer Organe Platz suchen musste.

Diese Ausbreitung und Umlagerung in dem grossen Raume hat aber ihrerseits wiederum eine Gestaltänderung im Gefolge, dieselbe, welche die spätere Gruppierung der Embryonen anbahnt:

Durch den wechselnden Druck, der aus der wechselnden Contractionsrichtung der Proglottiden resultirt, werden die Eier annähernd gleichmässig in den einzelnen Blasen vertheilt; wenn bald darauf der Zusammenhang der einzelnen Blasen an den Communicationsstellen immer enger wird, dann ganz obliterirt, und schliesslich an Stelle des einheitlichen Organs alle Blasen isolirt im Parenchym sich vorfinden, so scheint mir diese Loslösung gleichfalls in der fluctuirenden Gestaltsänderung des Körpers seine Ursache zu haben. Durch die Körpercontractionen werden die Blasen eine nach der andern aus dem Zusammenhang gequetscht, und die Uteruswandungen scheinen der Trennung keinen grossen Widerstand entgegen zu setzen. Die Fig. 32, Taf. 11, zeigt einen Schnitt durch ein solches Stadium.

Dieser Zustand ist aber noch nicht der definitive, denn während wir hier noch eine grössere Anzahl Eier in den einzelnen Räumen antreffen, finden wir schliesslich — wie Eingangs erwähnt — die Embryonen einzeln oder zu zweien in coconartigen Hüllen, die gleichmässig vertheilt im Parenchym liegen.

Dieselbe Fig. 32 lässt aber auch erkennen, auf welche Weise diese Auflösung der grossen primären Uterusblasen in viele einzelne kleine Theilstücke eingeleitet wird, und man sieht dort auch, wie dieser Zerfall weniger durch einen Wachstumsprocess als durch die sagittalen Muskelfaserzüge hervorgerufen zu werden scheint, deren Contractionen immer tiefer greifende Einschnitte verursachen.

Ich habe überhaupt den Eindruck gewonnen, als stehe der ganze Auflösungsprocess des Uterus unter der Direction des Muskelapparats der einzelnen Proglottiden und bei der *T. cesticillus* besonders unter der der sagittalen Faserzüge; sehen wir bei ihr doch alle Theilungen in der Richtung und unter der Assistenz dieser Muskelstränge erfolgen (cf. Taf. 11, Fig. 32).

Haben solche Theilstücke ein grösseres Volumen, was der Fall ist, wenn sie mehrere Eier (= Embryonen) enthalten, so gehen sie meist nochmals eine Spaltung ein. Diese letztere erreicht jedoch nicht immer ihren völligen Abschluss, und es können unter Umständen 2—3 Incubationskammern mit einander in Verbindung bleiben (Fig. 33 bei *a*). Für gewöhnlich finden wir sie freilich völlig isolirt und darin je ein Ei.

Wenn nun diese Eikammern — wie es die Fig. 33 zeigt — ihre Längsaxen in die dorso-ventrale Richtung einstellen, so ist das kein Zufall, sondern wiederum das Werk der Sagittalfasern, denen sie auf diese Weise am wenigsten hinderlich im Wege stehen.

Es ist auch einleuchtend, dass die einzelnen Kammern durch die wechselnden Contractionen so lange hin und her verschoben werden, bis sie sich annähernd gleichmässig in der Proglottis vertheilt haben. Dies ist ihr definitiver Platz, so lange die Proglottis existirt, und hier vollenden die Eier ihre Umwandlung in die 6 hakigen Embryonen.

Bei der *T. tetragona* und noch mehr bei der *T. madagascariensis* geht daselbst auch die Metamorphose der Kammerwände in jene dicken, coconartigen Hüllen vor sich, die diesen Formen ein so charakteristisches Gepräge geben.

Die *T. cesticillus* weist diese Hüllen nur in sehr reducirtem Maasse auf; sie ist dadurch aber um so mehr geeignet, die bislang dunkle Genese derselben zu erhellen.

Ich will über diesen Punkt nur kurz andeuten, was ich erkannt zu haben glaube.

Bei genügender Vergrösserung sieht man (etwa auf dem Stadium der Fig. 32), wie neben der primären Wand der Eikammern — die ja ein losgelöstes Stück des Uterus ist — eine zweite, ganz ähnliche von den Elementen des Körperparenchyms aussen darum gebildet wird. Je deutlicher sich diese neue Hülle formirt, um so mehr wird die primäre Wand rückgebildet. Auf dem Stadium der Fig. 33 haben wir es bereits mit der neuen Hülle zu thun, während die andere ihre elementare Structur fast völlig eingebüsst hat. Schliesslich stirbt sie

ganz ab, wird aber als etwas geschrumpfte, sehr blasse Membran noch in den Eikammern der reifsten Proglottiden angetroffen.

Wenn ich bei der *T. tetragona* und *madagascariensis* nicht im Stande war, die Auflösung des Uterus schrittweise bis zu seinem Endziel zu verfolgen<sup>1)</sup>, so zeigten mir doch die oft recht typischen Einzelstadien, dass hier ganz analoge Verhältnisse obwalten.

Auch bei ihnen sehen wir die Uterusblasen nach Zahl und Volumen in demselben Verhältniss anwachsen, wie die Ovarialschläuche abnehmen. Ebenso scheint die Loslösung der Eikammern hier gleichfalls die Folge der Muskelthätigkeit zu sein, wenn diese auch vielleicht nicht so ausschliesslich durch die Sagittalfasern bedingt ist wie bei der *T. cesticillus*.

---

Um mich noch bestimmter von der Uebereinstimmung der Geschlechtsverhältnisse bei den verwandten Hühnertänien zu überzeugen, zog ich noch zwei weitere Formen heran. Und die Resultate dieser Untersuchung dürften mich wohl berechtigen, einer andern Vorstellung von dem Befruchtungsvorgang der Vogeltänien Raum zu geben als A. MORELL, welcher behauptet:

„In der Mehrzahl der Fälle wird die Vagina zum Befruchtungscanal umgestaltet, indem sie einerseits das Sperma, andererseits die Secrete der weiblichen Genitaldrüsen in sich aufnimmt. Die befruchteten Eier treten dann in den Uterus resp. in das Parenchym, um sich dort unregelmässig anzusammeln.“

Die eine dieser beiden Formen ist die *T. infundibuliformis* GOEZE (CRETY, 1890), die mir in bereitwilligster Weise von Herrn Dr. v. LINSTOW zur Verfügung gestellt wurde. Die andere ist ein Hühnerbandwurm, der von FEDTSCHENKO auf seiner Turkestanreise gesammelt und nach KRABBE der *Megaloperdix* entnommen wurde (MORELL, 1895, KRABBE, 1869, 1882, BLANCHARD, 1891).

Trotz des sehr grossen Materials von diesem letztern war leider nirgends ein Scolex vorhanden, aber dem Wirth nach hatte man alle Ursache, den Wurm als die *Taen. urogalli* MOD. in Anspruch zu nehmen. So glaubte auch ich diese Form vor mir zu haben, bis ich

---

1) Mein Material reichte bei der *T. tetragona* nicht über das Stadium der geschlechtlichen Reife hinaus; bei der *T. madagascariensis* setzten hier, wie erwähnt, die wenig übersichtlichen Längsschnittserien ein.

die wirkliche *T. urogalli* bekam, die sich schon makroskopisch sehr wesentlich von der fraglichen Art unterscheidet.

Jeden Falls aber ist auch die letztere Form, die ich zu bestimmen ausser Stande war, ein Hühnerbandwurm, der ebenso wie die *T. infundibuliformis* meine Darstellung vom Bau der Genitalien bestätigte.

Die Fig. 12, Taf. 10, zeigt den Geschlechtsapparat der Letztern und die Fig. 11 den der unbestimmten Art. Beide Schemata correspondiren aber so sehr mit den frühern Befunden, dass sie kaum einer besondern Erklärung bedürfen.

Von den 5 von mir untersuchten Tänien sind von BLANCHARD 4 (wenn nicht auch die fünfte) der Gattung *Davainea* einverleibt.

Ich habe Anfangs geschwankt, ob ich diesen Namen verwenden sollte. LEUCKART hatte schon vor Jahren auf das Charakteristische der Hühnertänien hingewiesen, ohne ihnen einen speciellen Namen zu geben. Auch die Zugehörigkeit der *T. madagascariensis* zu dieser Gruppe hatte LEUCKART gesehen und dieselbe bei Gelegenheit der ersten Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft öffentlich ausgesprochen. Der Bericht hierüber gelangte aber erst später und zufällig an dem gleichen Tage mit der Broschüre BLANCHARD's zur Veröffentlichung, so dass letzterer Autor der Meinung sein konnte, dass er es gewesen, der diese Gruppe zum ersten Mal als solche erkannt habe. Er fasst dieselbe sammt der *T. madagascariensis* in die eben erwähnte Gattung *Davainea* zusammen.

Ich bin aber im Laufe meiner Untersuchungen zu der Ueberzeugung gelangt, dass die eventuelle Begrenzung dieser Gattung auf Grundlage anderer anatomischer Thatsachen als nach den zweifelhaften Unterscheidungsmerkmalen BLANCHARD's zu erfolgen hätte.

Charakteristisch soll nach Letzterm für diese Gattung hauptsächlich sein:

- 1) ein doppelter Hakenkranz;  
— *T. tetragona* hat jedoch nur einen einfachen Hakenkranz.
- 2) bewaffnete Saugnäpfe;  
— Bei *T. struthionis* sind dieselben unbewaffnet (LINSTOW, 1893).
- 3) Zusammengruppirung vieler Embryonen zu je einem Ballen.  
— Bei *T. madagascariensis* und *cesticillus* finden wir jedoch meist nur einen einzigen Embryo in einem solchen Ballen.

A. MORELL fügt hiuzu (1895):

## 4) Mangel der Schalendrüse.

— Alle von mir untersuchten haben eine sehr deutliche Schalendrüse.

Auch unter den übrigen, weniger wichtigen Merkmalen BLANCHARD's fand ich kein einziges durchgreifendes, so dass ich gezwungen bin, die frühere Diagnose der Gattung *Davainea* als berechtigt anzuzweifeln.

---

**Nachschrift.**

Nachdem die vorliegende Arbeit bereits der Philosophischen Facultät in Leipzig als Promotionsschrift eingereicht war, erschien in der Revue Suisse de Zoologie, Genève 1897 eine Abhandlung von FUHRMANN (Basel) über ein paar andere hierher gehörige Formen. Dieselbe bestätigt meine Angaben, besonders auch in so fern, als der erwähnte Autor bei den betreffenden Arten gleichfalls einen Uterus aufgefunden hat.

---

## Literaturverzeichniss.

- 
- BLANCHARD, R., 1891, Notices helminthologiques, 2<sup>e</sup> sér., in: Bull. Soc. Zool. France.
- CRETY, C., 1890, Cestodi della *Coturnix communis* BONN., in: Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, V. 5, No. 88.
- DIAMARE, V., 1893, Il genere *Dipylidium* LT., in: Atti Accad. Sc. Napoli, (2) V. 6.
- 1894, Le funzioni dell' ovario nella *Davainea tetragona* MOL., in: Rend. Accad. Sc. Napoli, Anno 32.
- DE FILIPPI, C., 1892, Sul cisterna riproduttore della *Taenia Botrioplitis* PIANA, in: Boll. Soc. Romana Stud. Zool., V. 1.
- KRABBE, H., 1868, Trappens Bændelorme, in: Vidensk. Meddel. naturhist. Foren. Kjöbenhavn, 1867.
- 1870, Fuglenes Bændelorme, in: Vidensk. Selsk. Skrifter Kjöbenhavn, nat. Afd., (5) V. 8.
- 1882, *ibid.*, (6) V. 1.
- LEUCKART, R., 1879—86, Die thierischen Parasiten des Menschen, 2. Aufl., V. 1.
- 1891, Ueber *Taenia madagascariensis* DAVAINE, in: Verh. D. Zool. Ges., Jg. 1.
- V. LINSTOW, O., 1893, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Tánien, in: Arch. mikr. Anat., V. 42.
- MOLIN, R., 1861, Prodrömus faunae helminthologicae Venetae, in: Denkschr. Akad. Wien, V. 19, p. 251.
- MORELL, A., 1895, Studien an Vogeltánien, in: Arch. Naturgesch., Jg. 1895, V. 1.
- SOMMER, F., 1874, Ueber den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Taenia mediocanellata* und *Taenia solium*, in: Z. wiss. Zool., V. 24.
- WAGENER, G. R., 1855, Die Entwicklung der Cestoden, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., V. 24, Suppl.
- ZSCHOKKE, F., 1888, Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes.
-

### Erklärung der Abbildungen.

<p><i>Bfr. G</i> Befruchtungsgang.  <i>Bfr. H</i> Befruchtungshof.  <i>C</i> Penis.  <i>Clt</i> Collettore ovarico [bei DIAMARE; entspricht dem Sammelgang (<i>Slg</i>) der übrigen Figuren].  <i>Cs</i> Vagina DIAMARE'S in Fig. 2, Taf. 10.  <i>Dct. ej</i> Ductus ejaculatorius.  <i>Dst</i> Dotterstock.  <i>Dtg</i> Dottergang.  <i>H</i> Hoden.  <i>Lf</i> Längsmuskelfasern.  <i>Mr</i> Ringmuskelfasern.</p>	<p><i>Otp</i> Ootyp.  <i>Ov</i> Ovarium.  <i>Ovd</i> Oviduct.  <i>Ovd. asc</i> Ovidutto ascendente <sup>1)</sup>.  <i>Ovd. disc</i> Ovidutto discendente <sup>1)</sup>.  <i>Rs</i> Receptaculum seminis.  <i>Sdr</i> Schalendrüse.  <i>Slg</i> Sammelgang (v. <i>Clt</i>).  <i>Sp</i> innere Auskleidung der Vagina mit starren Spitzen.  <i>Ut</i> Uterus.  <i>Ut. Ov</i> Uterus-Ovarium bei DIAMARE und FILIPPI.  <i>Vd</i> Vas deferens.  <i>Vg</i> Vagina.</p>
--	--

#### Tafel 10.

Alle Zeichnungen dieser Tafel sind Schemata. Die dem Beschauer zugekehrte Seite ist die ventrale mit Ausnahme der Figg. 5, 6, 9 und 14. Letztere Figur ist um die Hälfte vergrößert; 5, 6 und 9 aber liegen in der Ebene des Querschnitts, und hier ist die ventrale Seite dem untern Rande des Blattes zugekehrt.

Fig. 1. Schema des ♀ Geschlechtsapparats von *Taenia madagascariensis* DAV. nach LEUCKART.

Fig. 2. Schema des ♀ Geschlechtsapparats von *T. tetragona* MOL. nach DIAMARE.

Fig. 3. Topographisches Bild einer geschlechtsreifen Proglottis von *T. tetragona* MOL.

---

1) Bezeichnungen DIAMARE'S in Fig. 2, Taf. 10.



- Fig. 4. Schema des ♀ Geschlechtsapparats von *T. tetragona* MOL.  
 Fig. 5. Gewöhnliche Form des Dotterstocks von *T. tetragona* MOL.  
 Fig. 6. Vollreifer Dotterstock von *T. tetragona* MOL.  
 Fig. 7. Schematischer Uterus von *T. tetragona* MOL.  
 Fig. 8. Schema des ♀ Geschlechtsapparats von *T. madagascariensis* DAV.  
 Fig. 9. Der Oviduct der *T. madagascariensis* nach 3 Schnitten a, b und c gezeichnet.  
 Fig. 10. Schema des ♀ Geschlechtsapparats von *T. cesticillus* MOL.  
 Fig. 11. Schema des ♀ Geschlechtsapparats einer Tánie aus *Megaloperdix* (Art. ?).  
 Fig. 12. Schema des ♀ Geschlechtsapparats von *T. infundibuliformis* GOEZE.  
 Fig. 13. Schema des Geschlechtsapparats von *T. saginata* GOEZE nach LEUCKART.  
 Fig. 14. Reife Proglottis von *T. saginata* nach LEUCKART Vergr. 1,5.

Tafel 11.

Die Figuren 19, 20, 23, 27, 30, 31, 32, 33 sind Querschnitte; die ventrale Seite des Thierkörpers ist dem untern Rand des Blattes zugekehrt.

- Fig. 15. Dotterzellen von *T. tetragona* MOL. Vergr. 750.  
 Fig. 16. Schalendrüse von *T. tetragona*. Vergr. 750.  
 Fig. 17. Schnitt durch den Befruchtungshof und den ersten Bogen des obern Oviducts von *T. tetragona*. Vergr. 750.  
 Fig. 18. Vagina von *T. tetragona*. Vergr. 750.  
 Fig. 19. Querschnitt durch das Ovarium von *T. tetragona* in der Höhe des Sammelgangs. Vergr. 550.  
 Fig. 20. Querschnitt durch den obern Theil einer Proglottis von *T. tetragona*, wo Uterus- und Ovarialschläuche neben einander liegen. Vergr. 550.  
 Fig. 21. Unbefruchtetes Ei von *T. tetragona*. Vergr. 750.  
 Fig. 22. Befruchtetes Ei von *T. tetragona*. Vergr. 750.  
 Fig. 23. Querschnitt durch den Penis von *T. madagascariensis* DAV. Vergr. 750.  
 Fig. 24. Ductus ejaculatorius von *T. madagascariensis* mit der Prostata. Vergr. 750.  
 Fig. 25. Dotterzellen von *T. madagascariensis*. Vergr. 750.  
 Fig. 26. Vagina von *T. madagascariensis*. Vergr. 750.  
 Fig. 27. Querschnitt durch das Ovarium von *T. madagascariensis* in der Höhe des Sammelgangs. Vergr. 550.

Fig. 28. Schnitte durch den Uterus von *T. madagascariensis* in drei verschiedenen Stadien a, b und c. Vergr. 750.

Fig. 29. Unbefruchtetes Ei von *T. madagascariensis*. Vergr. 750.

Fig. 30. Querschnitt durch das Ovarium von *T. cesticillus* MOL. Vergr. 550.

Fig. 31. a) Querschnitt durch das leere Ovarium von *T. cesticillus*. Vergr. 550.

b) Das leere Ovarium stärker vergrössert. Vergr. 1200.

Fig. 32. Querschnitt durch den Uterus der *T. cesticillus* im Stadium seiner Umwandlung. Vergr. 550.

Fig. 33. Wie vorher, aber die Bildung der Eikammern ist fortgeschritten. Vergr. 550.

Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

# Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. (*Janella schauinslandi* n. sp. und *Aneitella berghi* n. sp.)

Von

Prof. Dr. **Ludwig H. Plate**,  
Privatdocent der Zoologie in Berlin.

Hierzu Tafel 12—17 und 3 Textfiguren.

Ueber die merkwürdige Gruppe der Janellen liegt zwar noch keine grosse Literatur vor, immerhin wird das am Schluss dieser Abhandlung aufgeführte Schriftenverzeichniss den Leser überzeugen, dass eine Anzahl der namhaftesten Malakozoologen sich in den letzten Jahrzehnten bemüht haben, die Organisation dieser im Habitus wie im innern Bau vielfach bemerkenswerthen Nacktschnecken aufzuklären. Trotzdem werden die folgenden Blätter zeigen, dass gerade die interessantesten Eigenthümlichkeiten der Janellen bis jetzt verborgen geblieben sind, weil man sie ohne Anwendung der Schnittmethode nicht zu erkennen vermag. Die Gelegenheit, diese seltenen Geschöpfe untersuchen zu können, verdanke ich zwei Forschungsreisenden, die mit reicher Beute kürzlich aus fernen Landen in die Heimath zurückgekehrt sind und denen beiden ich zu herzlichem Dank verpflichtet bin. Herr Prof. SCHAUINSLAND sammelte auf dem schwer zugängigen Stephens Island in der Cookstrasse (Neu-Seeland) 8 Exemplare einer neuen Art, die ich ihm zu Ehren *Janella schauinslandi* nenne. Die zwei grössten befanden sich merkwürdiger Weise im Innern eines Baums, dicht unter einer knolligen, vermuthlich in Folge einer Verletzung entstandenen Wucherung der Rinde, ohne dass ein äusserer Zugang zu diesem Versteck nachgewiesen werden konnte. Ferner stand mir eine zweite neue Art zur Verfügung, welche Herr Prof. DAHL in Ralum (Neu-Pommern) auf der Gartenpflanze eines Ein-

geborenen in einem Exemplar antraf. Sie ist von besonderm Interesse, weil sie zu einer von COCKERELL (1891) aufgestellten neuen Gattung (*Aneitella*) gehört, deren einzige Art (*A. virgata* SMITH, vom Challenger auf den Admiralitäts-Inseln gefunden) nur dem Habitus nach und selbst in dieser Hinsicht ungenügend bekannt ist. Ich nenne diese Art zu Ehren des bekannten Opisthobranchier-Forschers Prof. Dr. R. BERGH in Kopenhagen *Aneitella berghi*. Im Folgenden werde ich beide Arten zusammen nach den verschiedenen Organen schildern und mit den in der Literatur vorliegenden Angaben vergleichen. Hierdurch werden unnöthige Wiederholungen vermieden, und die Darstellung wird so kurz und gedrungen wie möglich, was für jede wissenschaftliche Abhandlung ein grosser Vortheil ist.

### I. Habitus.

*Janella schauinslandi* (Fig. 1, 2) stimmt im Habitus fast vollständig mit *J. papillata* HUTTON, von der SUTER (1893) eine gute Abbildung gegeben hat, überein, so dass ich die mir vorliegende Art zu dieser Species zählen würde, wenn nicht die innere Anatomie solche Unterschiede aufwiese, dass eine spezifische Abtrennung nöthig ist. Grosse, geschlechtsreife Thiere erreichen eine Länge von 44 mm und eine Breite von 11 mm. Das kleine, dreieckige Schild, welches am Kopf durch die Spaltung der medianen Rückenfurche in zwei „Kopffurchen“ hervorgerufen wird und das im Folgenden als „Kopfschild“ (Fig. 1 *Ksch*) bezeichnet werden mag, hat eine Längenausdehnung von 8 mm, während der ungleichseitig-dreieckige Mantel (*ma*) 6 mm in der Länge und 3 mm in der grössten Breite erreicht. Seine hinterste Spitze bezeichnet ungefähr die Mitte der Rückenfläche. Von den drei „Mantelfurchen“, welche ihn umsäumen, ist die linke ein Theil der medianen Rückenfurche und ein wenig nach links ausgebogen; die rechte hintere verläuft ebenfalls nicht ganz gerade, sondern ist so ausgeschweift, wie die Fig. 7 es erkennen lässt, und dasselbe gilt auch für die rechte vordere Mantelfurche, welche ungefähr halb so lang wie die hintere ist. Die beiden vordern Ecken des Mantels sind abgerundet, die hintere hingegen ist in eine Spitze ausgezogen. Ausser von der Medianfurche, den Kopf- und den Mantelfurchen wird der Rücken noch jederseits von etwa 15 „Seitenfurchen“ oder „Seitenlinien“ durchzogen, die etwas schräg nach hinten geneigt sind und von denen ca. 7 jederseits hinter dem Mantel stehen. Nur die vordersten stehen fast senkrecht auf der Seitenkante des Körpers. Die meisten von ihnen geben in der Mitte

noch einen Seitenast ab, der im Bogen nach aussen und hinten zieht. Diese Lateralfurchen correspondiren nicht mit einander auf beiden Körperseiten, wenn auch die Anordnung beiderseits eine sehr ähnliche ist. Auf der rechten Rückenhälfte findet sich aber noch eine Furche, welche auf der linken vollständig fehlt. Sie zieht von der rechten Mantelecke schräg nach vorn und aussen und mag als „Präanalfurche“ bezeichnet werden, da die Afteröffnung (*an*) gleich hinter ihr liegt. Durch die Seitenfurchen zerfällt der Rücken in eine Anzahl „Seitenfelder“, welche je 2—4 niedrige, runde Warzen tragen. Sie stehen meist in einer schrägen Reihe, die parallel den Seitenfurchen verläuft. Ihre Höhe ist sehr wechselnd und wird offenbar bedingt von der Menge des Bluts, welches sich in den Lacunen der Rückenhaut angesammelt hat. Bei den meisten Exemplaren sind sie so gross, dass sie schon dem blossen Auge auffallen; bei einem Thier fehlten sie fast vollständig. Diese Rückenpapillen zeichnen sich immer durch ihre helle, gelbbraune Färbung aus, indem sie frei bleiben von dem schwärzlichen Pigment, welches mit Ausnahme der Rückenfurchen überall auftreten kann. Sie heben sich daher, selbst wenn sie nicht über die Oberfläche vorspringen, immer wenigstens als runde Flecke ab.

Betrachtet man die *J. schauinslandi* von der Seite (Fig. 2) oder auf dem Querschnitt (Fig. 3), so zeigt sich, dass sich die Fussohle nicht bis zur Seitenkante des Körpers fortsetzt, sondern dass sich zwischen beide eine etwa 2 mm breite Zone einschiebt, die nur als eine nach unten umgeschlagene Partie des Rückens gedeutet werden kann. Es zerfällt demnach dieser hier wie bei den Oncidiiden und Vaginuliden in den eigentlichen Rücken, das Notum (*not*), und in das Hyponotum (*hyp*), während der Fuss wieder mit seinen Seitenkanten gegen letzteres abgesetzt ist, indem er etwas über die untere Grenzlinie des Hyponotums nach aussen vorspringt. Die Seitenfurchen des Notums setzen sich bei einzelnen Thieren sehr deutlich auch auf das Hyponotum fort, während dieses bei andern glatt ist. Die Grenzlinie zwischen Notum und Hyponotum möge hier wie bei den Oncidien als Perinotum bezeichnet werden. Das Thier läuft hinten in eine stumpfe Spitze aus. Seine grösste Breite (11 mm) und Höhe (9 mm) erreicht es in der Mitte des Körpers; letztere nimmt nach vorn zu nur sehr wenig ab.

Der Kopf trägt, wie bekannt, bloss zwei Tentakel, über deren Form die conservirten Thiere nur ungenügende Auskunft geben. Sie scheinen mässig gross zu sein, sind jeden Falls einstülpbar und tragen an

der Spitze einen schwarzen Augenfleck. Der Vorderrand des Kopfes springt ausserdem jederseits in einen Mundlappen (Fig. 2 *ml*) vor, der bei Alkoholmaterial nicht immer leicht zu erkennen ist. Diese Mundsegel sind von nur geringer Grösse und werden von zwei seichten Furchen umgriffen, die ich als Stirnfurchen bezeichnen will. Sie entstehen, indem jede Kopffurche sich neben und nach aussen vom Tentakel gabelt (Fig. 1, 2). Der eine Gabelast zieht nach innen bis zum Vorderrand des Kopfes, der andere nach aussen und hinten bis zu der Furche, welche Kopf und Fuss von einander trennt. An der Gabelungsstelle liegt auf der rechten Seite die Genitalöffnung (*ge*).

Ausser dieser Oeffnung sind vier weitere Pori am Notum zu unterscheiden. Die runde, meist von einem unpigmentirten hellen Ring umgebene Analöffnung (Fig. 1, 2 *an*) liegt nicht in einer Furche, sondern dicht neben und nach aussen von der Präanalfurche und ebenfalls etwas nach aussen von einer Linie, welche die rechte Seitenhälfte des Notums der Länge nach halbiren würde. Sie ist, mit andern Worten, der Seitenkante des Körpers (Perinotum) mehr genähert als der Medianfurche oder der rechten Mantelecke. Bei einem 44 mm langen Thier lag sie 2 mm über der erstern,  $3\frac{1}{2}$  mm von der rechten Mantelecke, 6 mm von der Medianfurche entfernt. Das je nach dem Contractionszustand der Rückenmuskeln bald runde, bald quer ovale Athemloch ist an seiner Grösse, welche die des Afters übertrifft, immer leicht kenntlich. Zuweilen klafft es mit einem Durchmesser von 1 mm. Es liegt etwas nach aussen und vorn von dem Gleichgewichtsmittelpunkt des dreieckigen Mantelschildes. Die Lage der Nierenöffnung ist geringen individuellen Schwankungen unterworfen, wie ich nach genauer Untersuchung von 4 Exemplaren angeben kann. Sie ist sehr klein und selbst mit starken Lupen nur schwer zu finden. Bei 2 Thieren finde ich sie so, wie Fig. 1 (*a. re*) dies veranschaulicht, in der Medianfurche unmittelbar vor der Vorder Spitze des Mantels, welche sich so über sie hinüberlegen kann, dass sie von oben zunächst nicht sichtbar ist. Bei 2 Exemplaren hingegen lag der Nierenporus etwas weiter nach hinten, links neben der Vorder Ecke des Mantels in der Medianfurche des Rückens. Diese vorderste Partie des Mantels, welche wie ein rundlicher Zipfel dem Mantelschild ansitzt, trägt ferner in einer kleinen Vertiefung zahlreiche Drüsen, die ich ihrer ungewöhnlichen Form wegen als Schlauchdrüsen bezeichnen will (Fig. 1 *Dr*). Ihre Oeffnungen liegen eng zusammen auf einem winzigen, mit der Lupe eben sichtbaren, siebartig durchbrochenem Felde. Bei den 2 zuletzt erwähnten Exem-

plaren machte sich nun ein Unterschied in so fern bemerkbar, als bei dem einen dieses Drüsenfeld hinter, bei dem andern vor der Nierenöffnung gelegen war. Diese Differenz ist wohl ebenfalls auf eine Veränderlichkeit des letzten Ureterabschnitts zurückzuführen.

Die Färbung des Rückens ist ziemlich variabel, je nach der Menge schwärzlichen Pigments, welche vorhanden ist. Die Grundfarbe der in Formol conservirten, später in Alkohol aufbewahrten Thiere ist ein schmutziges, helles Gelbbraun. Sie tritt auf den Warzen und in den Furchen deutlich zu Tage, mit Ausnahme des Theils der Medianfurche, welcher zwischen Mantel und Kopfschild liegt und leicht schwärzlich pigmentirt ist. Die ganze Rückenfläche ist sonst über und über mit kleinen schwarzen oder schwarzbraunen, rundlichen Punkten und Flecken besetzt, die aber bei verschiedenen Individuen sehr verschieden dicht stehen und daher bald mehr die Grundfarbe hervortreten lassen, bald dem Thier einen schwärzlichen Anstrich geben. Die Mehrzahl dieser schwarzen Pigmentflecke erscheint unter der Lupe scharf begrenzt, zuweilen zeigen sie aber auch verwaschene Contouren. Diese Pigmentirung erstreckt sich bis an die Seitenkante des Notums. Um die Rückenwarzen herum tritt sie auf in Form von Ringen oder Halbringen, wodurch sich auf jenen die Grundfarbe um so deutlicher abhebt. After und Athemloch sind häufig von einem hellen, pigmentfreien Ring umgeben. Besonders dicht ist die Pigmentirung um die hintere Mantelspitze herum und ruft hier einen länglichen Flecken bei den meisten Individuen hervor (Fig. 1). Das Hyponotum ist einfach gelbbraun, die Fussohle noch etwas heller, mehr gelblich weiss, mit zerstreuten, durchscheinenden weissen Punkten, die wohl von Drüsencomplexen herrühren. Eine Sonderung in Mittel- und Seitenfelder fehlt.

*Aneitella bergii* (Fig. 4–8). Die Länge des conservirten, etwas zusammengezogenen Thieres beträgt 34 mm, seine grösste Breite in der Querebene der vordern Mantelecke  $11\frac{1}{2}$  mm, die grösste Höhe in der Mitte des Mantels 7 mm. Das Thier sieht, von oben gesehen, schmal lanzettförmig aus (Fig. 4). Vorn endet es verhältnissmässig breit, hinten läuft es in eine stumpfe Spitze aus. Da ein Hyponotum fehlt, so geht der Rücken an den Seitenkanten direct in den breiten Fuss (Fig. 6) über, und der Querschnitt (Fig. 8) ergiebt ein ganz anderes Bild als bei *Janella* (Fig. 3). Der Rücken fällt jederseits ziemlich steil ab und bildet neben der Seitenkante einen schmalen, sehr flach geneigten, fast horizontalen Streifen. Das für die Janellen sonst so charakteristische System von Rückenfurchen ist hier ausserordentlich

reducirt. Die mediane Rückenfurche und die Seitenfurchen fehlen vollständig, und von den Mantelfurchen ist nur ein Theil vorhanden. Die 2 Kopffurchen hingegen sind von ungewöhnlicher Länge, weil sie hinten sich nicht vereinigen. Die linke (Fig. 4) zieht vom Tentakel nach hinten bis zu dem Punkt, den man als Vorderecke des Mantels ansehen muss; die rechte verläuft in gleicher Weise und geht dann über in die rechte vordere Mantelfurche. Die rechte hintere Mantelfurche hat eine sehr eigenthümliche Lagerung und Form, die aus Fig. 4 deutlich zu ersehen ist. Wo die rechte Kopffurche mit der Mantelfurche zusammenhängt, setzt sich letztere noch eine kleine Strecke nach innen fort, ohne aber das Hinterende der linken Kopffurche zu erreichen. Vorn verhalten sich die Kopffurchen wie bei *Janella*, d. h. spaltet sich jede in eine innere und eine äussere Furche, die den Mundlappen (Fig. 4—6 *ml*) zwischen sich fassen. Diese Mundsegel sind hier etwas stärker entwickelt als bei der vorigen Art und springen als flach gebogene, derbe Lappen deutlich über den Stirnrand vor, ohne sich in der Mediane zu berühren. Die Tentakel waren in der Weise halb eingestülpt, dass das freie Ende nicht sichtbar war. Durch Schnitte konnte ich mich davon überzeugen, dass die Augen bei *Aneitella* wie bei *Janella* in der Mitte der Fühler Spitze liegen.

Die Genitalöffnung liegt an der gewöhnlichen Stelle. Etwas medial von der breit abgerundeten rechten Ecke des Mantels fällt auf dem letztern eine gebogene, annähernd halbkreisförmige, tiefe Furche auf (Fig. 4, 7), die mit den Mantelfurchen durch drei kleine, secundäre Rinnen zusammenhängt. Biegt man ihre Ränder vorsichtig aus einander, so findet man am vordern und am hintern Ende je ein tiefes, spaltförmiges Loch, und Schnitte lehren, dass in ersterem der Ureter (*ur*) und der Athemgang (*atg*) der Mantelhöhle zusammen treffen, während das letztere als After fungirt (Fig. 7 *atl* + *ore*, *an*). Ich nenne sie Reno-Anal-Rinne.

Die Fusssohle (Fig. 6) lässt ebenso wenig wie bei *Janella schauinslandi* eine Sonderung in Mittel- und Seitenfelder unterscheiden, denn die zarten medialen Querfurchen sind offenbar nur Folge besonderer Muskelcontractionen. Vorn war der Fuss bei dem einen mir zur Verfügung stehenden Thier halbmondförmig ausgeschnitten. Ich sehe auch hierin keinen Speciescharakter, sondern nehme an, dass der wie gewöhnlich vorn quer abgeschnittene Fussrand sich im Tode in dieser Weise zusammengezogen hat.

Obwohl die Mantelfurchen nur theilweise entwickelt sind, hebt



sich der dreieckige Mantel (Fig. 4 *ma*) in Folge von Pigmentstreifen ebenso deutlich von der übrigen Fläche des Rückens ab wie bei *Janella*. Dieses Pigment hat eine schmutzig hellbraune Färbung, die zu dem gleichmässig schmutzig hellgelben Grundton des Rückens zwar nicht lebhaft, aber doch immerhin deutlich contrastirt. Es bildet fünf Längsbinden durch Zusammenhäufung zahlreicher, unregelmässig begrenzter, häufig wolkenartiger Flecke (Fig. 7 *pig*), eine mediane, zwei mediale und zwei laterale. Die erste beginnt als Doppelstreifen am Vorderende des Mantels und begrenzt dessen grosse linke Seite, wobei zu beachten ist, dass sie, ebenso wie bei *Janella*, einen leichten Bogen beschreibt. Nach hinten setzt sie sich genau in der Mediane fort, wobei sie allmählich schwächer wird; nach vorn begleitet sie die zwei Kopffurchen. Die zwei medialen Pigmentbinden beginnen in geringer Entfernung hinter den Fühlern und dehnen sich fast bis zur hintern Körperspitze aus. Die linke bleibt hierbei überall in gleichem Abstand von der linken Kopfrinne und der medianen Rückenfurche; die rechte biegt mit der vordern Mantelfurche nach aussen, wendet sich dann mit der hintern Mantelfurche nach innen, überschreitet diese und verhält sich im Uebrigen wie diejenige der Gegenseite. Die zwei lateralen Pigmentstreifen sind weniger ausgeprägt als die soeben geschilderten. Sie begleiten die Seitenränder des Körpers in ganz geringem Abstand. — Ausser in dieser bindenartigen Anordnung tritt das Pigment noch in zerstreuten Flecken auf dem Kopfschild und dem Mantel auf (Fig. 4). Bei Betrachtung mit der Lupe fallen auf der glatten Rückenhaut ferner zahlreiche weisse Fleckchen auf, welche überall zerstreut stehen, bald dicht zusammen (so besonders links neben dem Mantel auf dem Rücken), bald weiter aus einander. Ich glaube, dass sie durch Gruppen einzelliger Drüsen hervorgerufen werden, die weiter unten besprochen werden sollen. — Ein Porenfeld schlauchförmiger Drüsen, wie ich es von *Janella* (Fig. 1 *Dr*) geschildert habe, fehlt der *Aneitella berghi*, obwohl diese Drüsen ebenfalls am Hinterrand der Renoanalrinne (Fig. 8 *Dr*) vorkommen; aber sie vertheilen sich hier auf eine grössere Strecke und münden nicht zusammen aus.

## II. Literatur über Habitus und äussere Artmerkmale.

Die Systematik der Gattung *Janella* liegt bis jetzt noch sehr im Argen, was hauptsächlich darauf zurückzuführen ist, dass die Einzelheiten des Exterieurs, namentlich die Ausbildung und Zahl der Rückenfurchen und die Lage von Athemloch und After, viel zu wenig

berücksichtigt worden sind. Bis jetzt existirt noch keine Abbildung, welche so wie Fig. 1 die Rückensculptur und die Lagebeziehungen der Oeffnungen wiedergiebt. Die Stirnfurchen sind bis jetzt überhaupt nicht beachtet worden, mit Ausnahme von BERGH (1870), der wenigstens die innern bei *Triboniophorus schüttei* richtig erkannt hat. Auf die Mundlappen hat GOULD (1856, p. 2) zuerst aufmerksam gemacht und sie als „minute tubercle in the place of the oral tentacles“ beschrieben. Nach ihm sind sie nicht weiter beachtet worden. Eine Oeffnung an der Vorderecke des Mantels wird von KNIGHT (1859) abgebildet und von ihr angegeben, dass sie in häufigen und unregelmässigen Zwischenräumen eine Flüssigkeit unter pulsartigen Wellen (in pulsatory waves) hervortreten lässt. Offenbar hat er die Nierenöffnung beobachtet, denn es ist kaum anzunehmen, dass aus dem Porenfeld der Schlauchdrüsen, welche KNIGHT ebenfalls gesehen haben könnte, das Secret so häufig hervorquillt. Später hatt HUTTON (1881, p. 159) von der gleichen Stelle einen Schleimporus beschrieben. Dass hier zwei ganz verschiedene Organe, die Niere und die Schlauchdrüsen, ausmünden, wurde bis jetzt übersehen. Beide sind übrigens in vielen Fällen, bei nicht tadelloser Conservirung, kaum zu finden und daher systematisch nicht immer verwertbar; dies gilt namentlich von dem Porenfeld, während die Nierenöffnung viel häufiger sichtbar ist.

Anders verhält es sich in letzterer Hinsicht mit den Rückenfurthen, der Umgrenzung des Mantels und der relativen Lage von Anus und Athemloch. Um die Systematik der Gattung *Janella* etwas zu klären, gehe ich die einzelnen Arten durch.

***J. bitentaculata*** Q. G. Die erste Abbildung von QUOY u. GAIMARD (1832) lässt nur erkennen, dass das Athemloch dicht neben der Medianfurche liegt und dass jederseits ungefähr 15 grosse (d. h. von der Mediane bis zum Rand des Notums reichende) Seitenfurthen vorhanden sind. After und Hyponotum sind nicht angegeben, dagegen lässt die Zeichnung keinen Zweifel darüber, dass ein eigentliches, dreieckiges Mundfeld fehlt, und auch im Text wird ausdrücklich hervorgehoben, „il n'y avait point d'apparence de bouclier cachant une pièce cornée.“ Gleichzeitig aber soll die Rückenlinie (Medianfurche) „sich ein wenig nach links zu theilen, um das Athemloch zu umgrenzen“, wodurch doch ein Mantelfeld gebildet werden würde. Diese Unklarheit wird auch durch KNIGHT (1859) nicht beseitigt, da seine Zeichnungen nicht erkennen lassen, ob ein echtes, von Furthen umzogenes Manteldreieck vorhanden ist oder ob vielleicht nur die Pigmentirung ein solches vortäuscht, ähnlich der oben beschriebenen *Aneitella berghi*.

Seine fig. 4 lässt eher das letztere vermuthen. Ueber den After fehlen Angaben. Erst KEFERSTEIN's Abbildung (1865, tab. 34, fig. 1) lässt keinen Zweifel darüber, dass ein Mantelfeld fehlt und dass der After dicht über dem Perinotum und ein gutes Stück vor dem Athemloch liegt. Das Kopfschild zeigt eine Medianfurche. Diese Abbildung stimmt so gut mit der von QUOY u. GAIMARD überein, dass an der Identität der beiden Formen füglich nicht gezweifelt werden kann. Andere Originalabbildungen existiren meines Wissens nicht, denn die von GOULD (1856) bezieht sich sicherlich auf eine andere Art, da sie über 30 häufig gegabelte Seitenfurchen aufweist und über und über mit kleinen Tuberkeln bedeckt ist. Um ganz sicher zu gehen, habe ich noch ein im hiesigen Museum für Naturkunde befindliches Exemplar von Auckland untersucht und in Fig. 9 in doppelter Grösse abgebildet. Dasselbe sieht (im Alkohol) am Rücken gleichmässig weisslich gelb aus, ohne eine Spur von Pigmentflecken. Jederseits ca. 15 gerade, nicht verästelte Seitenfurchen, die sehr seicht sind. Kopfschild mit zarter Mittelfurche. Ein deutlich durch Furchen abgegrenztes Mantelfeld fehlt, wird aber dadurch markirt, dass das Dach der Mantelhöhle etwas eingesunken ist, ferner dadurch, dass die Nierenöffnung, halb verdeckt von einem kleinen, rundlichen Lappen, in der Medianfurche deutlich sich abhebt, und endlich dadurch, dass die Seitenfurchen genau dort aufhören, wo man ihre Einmündung in eine hintere rechte Mantelfurche erwarten sollte. Auch SUTER (1893) hebt hervor, dass ein Mantel oft nur im Leben zu erkennen ist, am todtten Thier aber fehlt. Bezeichnet man den in der genannten Weise umgrenzten Raum, der ungefähr die Form eines gleichseitigen Dreiecks besitzt, als Mantel, so liegt das Athemloch etwas hinter der Mitte und ungefähr doppelt so weit von der Medianfurche ab wie der After von dem scharf ausgeprägten Perinotum. Die Seitenfurchen greifen auf das Hyponotum (*hyp*) über und reichen bis zur Fusskante. Die Haut erscheint für das blosse Auge und eine schwache Lupe glatt; mit einer starken Lupe erkennt man einige sehr feine Granula. Sie scheinen individuell zu variiren, denn KNIGHT spricht von „sharp conical points“, die über den Rücken zerstreut wären, und HUTTON (1878, p. 332) unterscheidet eine besondere Varietät, *papillata*, die SUTER für identisch mit der folgenden Art hält.

*J. verrucosa* v. MARTENS. Diese von SIMROTH (1889, p. 77 ff.) näher untersuchte Art tritt in zwei Varietäten auf, die v. MARTENS auf den Gläsern der in Berlin befindlichen Typen als *var. nigricans*

und *var. fasciata* bezeichnet hat. Die letztere hat SIMROTH irrthümlich als *fuscata* beschrieben, eine Bezeichnung, die daher cassirt und in *fasciata* umgewandelt werden muss. HEDLEY (1893) hält diese Art nur für eine Varietät von *J. bitentaculata*, aber sicherlich mit Unrecht, denn sie besitzt mehrere charakteristische Merkmale, die freilich aus SIMROTH'S Zeichnung nicht ersichtlich sind. Ich gebe daher hier noch 2 Abbildungen; Fig. 10 stellt die *var. nigricans* in der Ansicht von oben dar, wobei die Randpartien etwas verkürzt erscheinen; Fig. 11 giebt den Mantel und die rechte Seite des Notums von *var. fasciata* in den natürlichen Verhältnissen, nur vergrössert, wieder. Der Mantel ist allseitig von Furchen umzogen. Die Gestalt des Manteldreiecks wechselt ein wenig, je nach dem Contractionszustand der Rückenhaul. Das Athemloch liegt ungefähr in dem (Gleichgewichts-)Mittelpunkt desselben. Von der Mitte der vordern rechten Mantelfurche und der rechten Mantelecke ziehen je eine Furche nach aussen zum deutlich ausgeprägten Perinotum. Diese Furchen fassen die Afteröffnung zwischen sich, welche dicht neben und etwas vor der äussern Mantelecke liegt. Ihr Abstand vom Perinotum ist mindestens gleich (meist noch etwas grösser) dem von der Medianfurche. Es sind jederseits ca. 20 Seitenfurchen vorhanden, die scharf ausgeprägt sind und, abgesehen von einzelnen Ausnahmen, ungegabelt verlaufen. Wie schon SIMROTH betont hat, stehen sie am Mantel besonders dicht. Das ganze Notum ist über und über bedeckt mit kleinen Warzen, die schon mit blossem Auge zu sehen sind. Kopfschild mit seichter Mittelfurche. GOULD'S (1856) Abbildung bezieht sich wahrscheinlich auf diese Art, jeden Falls aber nicht auf *J. bitentaculata*, wie gewöhnlich angegeben wird. Sie giebt jedoch nicht genügende Einzelheiten wieder, ebenso wenig wie der Text, um eine sichere Entscheidung zu ermöglichen. Es könnte auch sein, dass GOULD eine junge *J. schawinslandi* vor sich gehabt hat.

*J. papillata* HUTTON (1879) ist zur Zeit noch zu ungenügend untersucht, um als sichere Art gelten zu können. Mit HUTTON'S ursprünglicher Beschreibung („like *J. bitentaculata* but with small papillae on the back between the oblique grooves“) ist nichts anzufangen, so dass HEDLEY in seiner „Enumeration“ sie für eine Varietät von *J. bitentaculata* erklärt. Neuerdings hat SUTER (1893) typische Exemplare nachuntersucht und eine Abbildung gegeben, die recht gut genannt werden könnte, wenn auch die Lage des Afters eingetragen wäre. In Fig. 39 gebe ich eine Copie der SUTER'Schen Zeichnung,

die auf den ersten Blick eine sehr grosse Aehnlichkeit mit meiner Fig. 1 von *J. schauinslandi* verräth, so dass man beide für synonym halten könnte. Dennoch glaube ich nicht an eine Identität beider Arten, weil sich die SUTER'schen Zeichnungen der *J. papillata* von *J. schauinslandi* unterscheiden:

- 1) durch eine mediane Furche auf dem Kopfschild;
- 2) durch ca. doppelt so viele (12) Seitenlinien hinter dem Manteldreieck;
- 3) durch weniger häufige Gabelung dieser Seitenlinien;
- 4) durch einen anders geformten Kiefer;
- 5) durch einen 7spitzigen Rhachiszahn der Radula, während er bei *J. schauinslandi* 3spitzig ist.

Immerhin muss diese Frage, ob *J. papillata* und *J. schauinslandi* synonym sind, zur Zeit als eine offene gelten, die erst durch ein genaues Studium der Anatomie von *J. papillata* gelöst werden kann.

Sicherlich ist aber SUTER im Irrthum, wenn er *J. papillata* für identisch mit *J. verrucosa* erachtet, denn die typischen Exemplare der letztern Art weichen zu erheblich ab von den Zeichnungen, die dieser verdienstvolle Forscher und Sammler von *J. papillata* gegeben hat. Darnach lassen sich folgende Verschiedenheiten constatiren:

1) Eine andere Anordnung der Warzen des Rückens. Bei *verrucosa* sind sie sehr klein (Fig. 10, 11) und stehen sehr dicht zusammen, während bei *papillata* (wie bei *schauinslandi*) jedes Seitenfeld nur 2 oder 3 grössere Papillen trägt.

2) Eine andere Anordnung der Seitenfurchen. Bei *verrucosa* stehen sie besonders dicht am Manteldreieck, bei *papillata* hier nicht enger als an den übrigen Regionen des Rückens. Bei *verrucosa* entspringt eine solche von der Mitte der vordern Mantellinie, bei *papillata* fehlt diese. Bei *verrucosa* verlaufen die Laterallinien ungetheilt, bei *papillata* gabeln sich verschiedene und senden einen feinern Ast nach hinten.

3) Der After kann bei *J. papillata* wohl schwerlich dicht am Manteldreieck liegen, wie bei *verrucosa*, denn in diesem Fall hätte ihn SUTER nicht übersehen können. Er wird bei *papillata* vermuthlich so orientirt sein wie bei *schauinslandi*, worauf schon die deutlich ausgeprägte Präanalfurche hinweist.

4) Das Manteldreieck ist bei *papillata* lang gestreckt, seine Hinterseite 2—3 mal so lang wie die Vorderseite, während bei *verrucosa* diese beiden ungefähr gleich sind.

5) Der Rhachiszahn soll nach SIMROTH bei *verrucosa* wie bei

*marmorata* beschaffen sein, d. h. 4 Spitzen tragen, während er bei *papillata* 7spitzig ist.

Aus allen diesen Gründen lässt sich schon jetzt, auch ohne Kenntniss der feinern Anatomie von *J. papillata*, der Schluss ziehen, dass diese Art von *J. verrucosa* verschieden ist.

***J. marmorea* HUTTON (1878).** HUTTON'S Beschreibungen (1878 u. 1881) und seine Abbildung (1881) des Habitus dieser Art sind noch zu ungenau, um ein sicheres Erkennen zu ermöglichen. Es fehlt jede Angabe über Zahl und Charakter der Seitenfurchen sowie über die Umgrenzung und Form des Mantels. Der After soll unter und etwas vor dem Athemloch liegen, woraus nicht ersichtlich ist, ob er dicht am Perinotum oder näher der rechten Mantelecke sich befindet. Nach der Abbildung scheint ersteres der Fall zu sein. Die „Schleimpore“ wird in geringer Entfernung vor der vordern Mantelecke gezeichnet, wo sie schwerlich liegen dürfte. Das Perinotum ist schwach ausgeprägt, und aus der Abbildung scheint hervorzugehen, dass die Seitenfurchen und sogar die Medianfurchen nur undeutlich entwickelt sind. Bei dieser Sachlage lässt sich nicht sicher entscheiden, ob *J. marmorata* v. MARTENS (SIMROTH, 1889) von *J. marmorea* verschieden ist oder als synonym zu gelten hat. Doch halte ich ersteres für wahrscheinlicher, da der Mittelzahn der Radula bei *marmorata* von SIMROTH mit 4 Dentikeln gezeichnet wird, während *marmorea* (auf HUTTON'S Abbildung) 7 kleine Spitzen trägt und die Lage des Receptaculum seminis bei beiden Arten verschieden ist. Da SIMROTH'S Habituszeichnung ganz ungenügend ist, so habe ich den Typus der Art (ein Exemplar im Berliner Museum) nachuntersucht und darnach Fig. 12 entworfen. Die Perinotallinie ist undeutlich, was vielleicht nur eine Folge der starken Contraction des Körpers ist. Die Medianfurchen in ganzer Länge gut ausgebildet. Sie theilt sich dicht vor der von einem kleinen Lappen überdeckten Nierenöffnung (*o. re*) in die beiden Kopffurchen, welche sich also im Vergleich mit den andern Janellen sehr weit nach hinten ausdehnen. Der Mantel wird nicht allseitig von Furchen umgrenzt, aber in seiner Ausdehnung einigermaassen durch die Pigmentirung markirt. Ausserdem verläuft eine etwas unregelmässige Furche derartig zwischen Athemloch und After, dass man sie als Homologon der vordern rechten Mantelfurche ansehen kann. Athemloch und Anus liegen in derselben Querebene, ersteres in  $6\frac{1}{2}$  mm, letzterer in 3 mm Abstand von dem Perinotum und dicht an der rechten Mantelecke. Auf dem Notum sind ca. 13 schwach ausgeprägte

Seitenfurchen jederseits zu zählen. Sie greifen auf das Hyponotum über und werden hier viel deutlicher. Auch finden sich hier zahlreiche secundäre Furchen, die theilweise sich auf den Aussenrand des Notums fortsetzen.

*J. marmorea* und *J. marmorata* stehen sich sicherlich sehr nahe und sind äusserlich vielleicht nur daran zu unterscheiden, dass der After bei ersterer dicht am Perinotum, bei letzterer in 3 mm Abstand liegt. Sollte sich bei einer Nachuntersuchung typischer Exemplare von *J. marmorea* auch dieser Unterschied als nicht stichhaltig erweisen, so würde *J. marmorata* zunächst zu cassiren sein, da hinsichtlich des sehr kleinen Mittelzahns ein Beobachtungsfehler oder eine individuelle Variation vorliegen könnte.

*J. maculata* COLLINGE (1894). Die Art muss zur Zeit als sehr zweifelhaft gelten, da die Habitusdiagnose kein einziges sicheres Merkmal zur Unterscheidung von *J. bitentaculata* erkennen lässt; wahrscheinlich ist *J. maculata* eine unausgewachsene *J. bitentaculata*. Jeden Falls lassen sich der flachere Körper und die unbedeutenden Differenzen in den Geschlechtsorganen leicht in dieser Weise erklären.

Zum Schluss dieses Abschnitts sei auf diejenigen äussern Merkmale hingewiesen, welche sich zur Diagnose für die Gattung *Janella* verwerthen lassen. Es sind dies:

1) Der Gegensatz zwischen Notum und Hyponotum, der zwar bei *J. marmorea* und *J. marmorata* nicht sehr scharf ist. Immerhin ist die Perinotallinie auch bei diesen Arten deutlich vorhanden, während die Gattungen *Aneitea*, *Triboniophorus* und *Aneitella* keine Spur von ihr aufweisen.

2) Athemloch und After sind vollständig von einander getrennt, während bei *Triboniophorus* und *Aneitella* diese fast zusammenfallen und innerhalb einer gemeinsamen tiefen Furche liegen. Für *Aneitea* sind diese Verhältnisse noch nicht sicher ermittelt.

3) Die mediane Rückenfurche spaltet sich vorn in 2 Kopffurchen und reicht nach hinten bis zur Schwanzspitze. Das Kopfschild erstreckt sich nicht bis zum Mantel. Bei den drei andern Gattungen reicht das Kopfschild bis zum Mantel. Bei *Aneitea* ist die Rückenfurche deutlich bis zur Schwanzspitze vorhanden, bei *Aneitella* fehlt sie ganz, bei *Triboniophorus* ist sie häufig nur schwach ausgeprägt.

Dagegen darf das „dreieckige Mantelfeld“ nicht in die Diagnose der Gattung *Janella* aufgenommen werden, weil es bei einzelnen Arten nicht durch Furchen von der übrigen Rückenfläche deutlich abgesetzt ist. Ebenso wenig Werth ist auf die Beschaffenheit der Fuss-

sohle zu legen, ob diese an den Seitenrändern quer gerunzelt ist oder nicht, weil diese Erscheinung lediglich auf die Conservirung zurückzuführen ist. An Spiritusexemplaren ist sie freilich häufig recht auffallend (siehe Fig. 13, die Fussohle von *Janella bitentaculata*), wodurch sich SIMROTH hat verleiten lassen, ein locomotorisches Mittelfeld und zwei Seitenfelder zu unterscheiden. HUTTON (1878, p. 159) betont ausdrücklich, dass eine solche Dreitheilung der Sohle im Leben fehlt und erst auftritt, „after the animal has been placed in strong spirit“. Damit stimmen auch meine Beobachtungen an conservirten Thieren. Je stärker sich das betreffende Individuum im Tod zusammenzog, je deutlicher werden die Seitenfelder. Unter den 7 in Formol fixirten Exemplaren von *J. schauinslandi* zeigten einige keine Spur von Längsfelderung, bei andern hatte sich der unter der Seitenwand des Körpers liegende dicke Theil der Sohle (Fig. 3) etwas mehr zusammengezogen und sich dadurch ein klein wenig zur Mittelfläche geneigt. Ein achttes, in Pikrinsalpetersäure abgetödtetes Thier hatte sich beträchtlich contrahirt und besass deutliche Seitenfelder.

Als fünfte Gattung der Janelliden<sup>1)</sup> ist *Neojanella* COCKERELL (1891, p. 217) beschrieben worden, mit der einzigen Species *N. dubia* COCKERELL. Diese Art bedarf noch einer Nachuntersuchung, da COCKERELL'S Beschreibung zu kurz ist. Es fehlen Angaben über die Kopffurchen, über die Lage des Nierenporus und des Afters. Ein Mantelfeld und eine mediane Rückenfurche sind nicht vorhanden. Unklar ist der Satz: „no regular dorsal grooves“. Sind vielleicht irregular grooves ähnlich wie bei *Aneitella* vorhanden, mit welcher Gattung *Neojanella* auch im Querschnitt übereinzustimmen scheint? Endlich vermute ich, dass COCKERELL die wahre Geschlechtsöffnung ganz übersehen und den After als solche gedeutet hat, denn dass der Genitalporus bei einer Janellide in der Nähe des Athemlochs liegen sollte, ist höchst unwahrscheinlich. Die Geschlechtsöffnung wird vermuthlich auch bei *Neojanella* am Kopf gelegen und nicht beobachtet worden sein, weil der Kopf „injured and shrivelled“ war. — Wahrscheinlich hat SUTER (1893) Recht, wenn er behauptet, dass *Neojanella* nur eine sehr grosse und dunkel gefleckte *J. bitentaculata* ist.

---

1) Die Gattung *Hyalimax* H. u. A. ADAMS den Janelliden zuzurechnen, wie HEDLEY (1893) es in seiner Enumeration thut, halte ich für verfrüht, da sie im Habitus und in der innern Organisation ganz erheblich abweicht, auch schwerlich eine „Büschellunge“ besitzen dürfte. Möglicher Weise aber lassen sich die Janelliden von *Hyalimax*-artigen Vorfahren ableiten, wie FISCHER (1868) behauptet.



### III. Histologie der Haut.

*Janella schauinslandi* (Fig. 14—16). Das Epithel des Rückens zeigt keine Besonderheiten. Die Zellen sind niedrig cylindrisch oder auch cubisch und haben durchschnittlich eine Höhe von 12—14  $\mu$ . Ihr Protoplasma erscheint sehr hell, und der Kern ist so gross, dass er den grössten Theil der Zelle ausmacht. Diese Kerne sehen meist dunkel aus, da in ihnen die Nucleolen dicht bei einander liegen; einige hingegen fallen durch ihr helles Aussehen auf, indem die chromatischen Elemente weiter von einander abstehen. Nach aussen werden die Zellen von einer derben Cuticula bedeckt. Eine Basalmembran fehlt.

Interessanter sind die einzelligen Drüsen, welche in grosser Zahl (Fig. 16 *dr*, *dr'*) das Epithel durchbrechen. Sie zerfallen in zwei Sorten, welche bei Anwendung von Hämatoxylin leicht zu unterscheiden sind. Ich will sie die grossen und die kleinen Drüsen nennen. Die erstern (*dr*) sind nicht ganz so zahlreich wie die letztern; im ausgebildeten Zustand sind sie vielfach so lang, dass sie ein Drittel der Dicke der Haut durchsetzen. Sie zeigen dann (Fig. 14) einen basalständigen, ovalen oder etwas gebogenen, tief dunkelblau gefärbten Kern, um den herum in einzelnen Fällen etwas Protoplasma zu erkennen ist. Aller übriger Raum in der Zelle ist erfüllt von einem vacuoligen Schleim, der einen ganz leicht bläulichen Farbenton angenommen hat. Da die Frage nach der Herkunft der Hautdrüsen der Mollusken zu manchen Controversen Veranlassung gegeben hat, so war es mir lieb, feststellen zu können, dass diese grossen hellen Drüsen sich von Bindegewebszellen des Coriums ableiten und nicht modificirte Epithelzellen sind. Der Umwandlungsprocess liess sich mit aller wünschenswerthen Klarheit verfolgen. Fig. 14 a stellt das erste Stadium dar, eine grosse runde Bindegewebszelle von ungefähr 22  $\mu$  Durchmesser. Der kuglige, etwa 9  $\mu$  dicke Kern liegt im Centrum der Zelle und sieht vollständig schwarzblau aus, da die Chromatinkörner so dicht zusammen liegen, dass sie selbst bei ausgeschaltetem Condensor kaum vor einander zu sondern sind. Das Protoplasma bildet ein sehr deutliches weites Maschenwerk, dessen Fäden sich etwas tingirt haben. Zwischen ihnen findet sich ein klarer Zellsaft. Derartige Zellen können überall im Corium der Rückenhaut vorkommen; die meisten von ihnen aber haben ihren Sitz im äussern Drittel der Haut.

Auf dem nächsten Stadium (Fig. 14 b) hat sich die Zelle etwas verlängert und ist grösser geworden. Um den Kern herum hat sich

in der nach innen gewandten Hälfte der Zelle eine hellblau gefärbte, homogene oder etwas vacuolige Schleimmasse angesammelt, während die äussere Hälfte noch das ursprüngliche Protoplasmanetzwerk besitzt. Es sieht aus, als ob um den Kern herum das Protoplasma sich in Schleim verwandelt hätte, aber thatsächlich kann man mit sehr starken Linsen in dem Schleim noch das Protoplasmanetzwerk unverändert erkennen. Diejenigen Zellen, welche weit nach innen in der Haut liegen, ziehen sich auf diesem und dem ersten Stadium zuweilen lang strangförmig in der Richtung auf das Epithel zu aus (Fig. 15 d), so dass man den Eindruck gewinnt, dass sie auf diese Weise der Hautoberfläche zuwandern.

Auf einem weitem Stadium (Fig. 15 a) ist der Kern mit etwas Protoplasma wandständig und sein chromatisches Gerüst etwas deutlicher geworden, und die ganze Zelle ist erfüllt von derselben, leicht tingirten, vacuoligen Schleimmasse. Dabei wird die Zelle grösser und grösser und nähert sich mehr und mehr dem Epithel. In Fig. 15 b ist eine fast reife Drüsenzelle dargestellt, welche sich mit einem kleinen Zipfel schon zwischen die Epithelzellen eingehohlet, diese aber noch nicht durchbrochen hatte. Ein derartiges Bild lässt zusammen mit den andern Stadien keine andere Erklärung zu als die, dass die Drüsenzellen aus der innern Haut stammen.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, was aus der Drüse wird, nachdem sie ihr Secret entleert hat. Findet eine Regeneration der Zelle statt oder nicht? Ich kann diese Frage nicht sicher beantworten, möchte aber doch auf Folgendes hinweisen. Auf den Schnitten findet man stets zahlreiche Hohlräume (Fig. 16), die ungefähr die Grösse einer ausgebuchteten Drüsenzelle haben und ebenso weit wie diese in die Unterhaut hineinreichen. In manchen Fällen (Fig. 15 c) liegt dem Hintergrund dieser leeren, von einer deutlichen Membran begrenzten Blase ein Kern mit etwas Protoplasma an, der alle Eigenschaften eines Drüsenkerns hat. Ich deute das Bild so, dass nach Entleerung des Secrets das Drüsenlumen schwindet bis auf einen solchen in Fig. 15 c dargestellten Hohlraum. Dieser wird sich dann vermuthlich entweder von neuem mit Secret füllen und wieder nach aussen vorwachsen oder, wenn die Lebenskraft der Zelle erschöpft ist, allmählich ganz resorbirt werden, worauf solche Hohlräume, die nicht mehr von einer eigenen Membran begrenzt werden, hinweisen.

Die kleinen Drüsen werden nur ca 45  $\mu$  lang und sind auf den ersten Blick an ihrem dunkelblauen Aussehen von den hellen, grossen Drüsen zu unterscheiden (Fig. 14 *dr'*). Sie sind vollständig

von punktförmigen, strichförmigen oder eckigen Flecken erfüllt, die sich intensiv blau gefärbt haben und unter einander durch ganz schwach gefärbte Fäden zusammenhängen. Es macht den Eindruck, als ob in den Knotenpunkten des protoplasmatischen Netzwerks der Zellen das den Farbstoff aufspeichernde Secret zur Ausscheidung gelangt wäre. So erklären sich die sternförmige, eckige Form, welche die Secretropfen häufig aufweisen, und der Umstand, dass sie bis unmittelbar an den im Hintergrund der Zelle gelegenen Kern binanreichen, der demnach nicht von einer besondern Plasmahülle umgeben wird. In den Maschen des Netzwerks befindet sich eine wasserklare Flüssigkeit. Ueber die Herkunft dieser Drüsenzellen bin ich zu keinem sichern Resultat gekommen. Einige Bilder sprechen dafür, dass auch sie sich von Bindegewebszellen ableiten.

Histologisch unterscheiden sich die grossen und die kleinen Drüsen demnach hauptsächlich dadurch, dass bei erstern sich das Protoplasma in demselben Maasse auf den basalständigen Kern zurückzieht, als das Secret producirt wird, während bei letztern das Protoplasma-Netzwerk sich überall erhält und in seinen Knotenpunkten das Secret aufspeichert.

Die Rückenhaul der *J. schauinslandi* zerfällt, abgesehen von dem Epithel, wie bei allen Pulmonaten in zwei Zonen, in eine äussere mit vorwiegend bindegewebigem Charakter und eine innere, in welcher die musculösen Elemente überwiegen. Wir bezeichnen erstere als die reticuläre, letztere als die musculöse Schicht (Fig. 16 *ret* und *musc*). Beide sind übrigens nicht scharf von einander gesondert.

Die reticuläre Zone (Fig. 14, 15) wird von den Drüsenzellen, von wirt sich durchkreuzenden Bindegewebsfasern, vereinzelt Muskeln und zahlreichen, netzförmig anastomosirenden, pigmenthaltigen Bindegewebszellen (*pig. z*) erfüllt. Der Farbstoff, welcher die Körperfärbung bedingt, tritt in gelblich braunen Körnern auf und sitzt vornehmlich in den Ausläufern und an der Peripherie der Zellen, so dass ihre Kerne nicht verdeckt werden. Unmittelbar unter dem Epithel ist das pigmentführende Netzwerk am dichtesten, weiter nach innen wird es lockerer, und einzelne Ausläufer dringen hier und da bis tief in die Pars muscularis ein.

Die Muskelschicht der Rückenhaul besteht vornehmlich aus Querfasern. Weniger zahlreich sind solche Muskeln, welche längs oder vertical oder auch schief verlaufen. Die Kerne liegen den Fasern aussen an, während sie sonst bei Pulmonaten in der Regel sich im Innern

befinden. Zwischen den Muskeln liegen auch in dieser Zone sehr viele Bindegewebszellen.

Eine besondere Besprechung erheischen die Schlauchdrüsen, welche, wie oben erwähnt wurde, an der Vorderecke des Mantels, auf dem kleinen Lappen, welcher sich bei den meisten Individuen über die Nierenöffnung hinüberlegt, mittels eines kleinen Porenfeldes ausmünden. Dieses Feld ist bei einzelnen Individuen schon mit einer starken Lupe als runder, heller Fleck zu erkennen, bei andern hingegen ist es auf diese Weise nicht sichtbar zu machen. Bei einem Exemplar von *J. bitentaculata* lag an derselben Stelle ebenfalls ein etwas hellerer Fleck, welcher wohl die gleiche Bedeutung haben dürfte. Hingegen war bei *J. marmorata* und *J. verrucosa* äusserlich nichts wahrzunehmen. Trotzdem besitzen auch diese Arten wahrscheinlich solche Drüsen, welche erst auf Schnitten sicher zu erkennen sind. Was frühere Autoren als Schleimpore der Janellen beschrieben haben, ist ohne Zweifel die Nierenöffnung gewesen. Wenn das Porenfeld äusserlich nicht wahrzunehmen ist, so liegt dies zuweilen daran, dass es in einer kleinen, spaltartigen Epitheleinsenkung (Fig. 16 bei *Dr*) seinen Sitz hat, was wohl durch zufällige Muskelcontractionen beim Tode veranlasst wird. Fig. 16 zeigt einen Querschnitt durch den vordersten Mantelzipfel, der auf der linken Seite von der tiefen Medianfurche (*mf*), rechts von der flachern vordern Mantelfurche (*lf*) begrenzt wird. Einige Schnitte weiter nach vorn vereinigen sich diese beiden Furchen zu einer, in die der Ureter (*ur*) sich öffnet. Auf dem Schnitt sind zwei die Haut senkrecht durchsetzende Sammelgänge getroffen, von denen jeder in mehrere Drüsenschläuche übergeht, welche unter der Haut, in dem später zu schildernden Rückensinus (*sin. dors*) liegen und hier vom Blut umspült werden. Im Ganzen sind etwa ein Dutzend solcher Sammelgänge vorhanden, welche am besten auf Längsschnitten zu übersehen sind. Sie unterscheiden sich histologisch von den innern Schläuchen nur sehr wenig und betheiligen sich sicherlich auch an der Secretion, wenngleich in geringerm Maasse als die Endschläuche. Fig. 17 zeigt bei *Dr* einen Querschnitt durch einen der letztern. Die Zellen sind cylindrisch, etwa  $15 \mu$  hoch und besitzen einen ca.  $10 \mu$  langen, ovalen Kern, der fast die ganze Breite der Zelle einnimmt, so dass das Protoplasma fast gänzlich auf das distale Drittel beschränkt ist. Es erscheint hier fast homogen und färbt sich nur wenig, aber trotzdem findet man im Lumen nicht selten intensiv blau tingirte Secretballen. Die Zellgrenzen sind nur schwer zu erkennen, aber die Zellen heben sich dadurch gut von einander

ab, dass die wandständigen Protoplasmaschichten heller bleiben als die centralen, was den Eindruck heller Intercellularräume bei schwächerer Vergrösserung hervorruft. Im Sammelgang werden die Zellen etwas höher, das Plasma heller und die Zellgrenzen viel deutlicher. Sie gehen an der Mündung ziemlich rasch in die Epithelzellen über. Eine Cuticula fehlt den Drüsenzellen. Ebenso wenig werden die Schläuche im Rückensinus von einer bindegewebigen Tunica umhüllt.

*Aneitella berghi*. Die Rückenhaut dieser Art weicht dadurch von der vorigen ab, dass sie nur eine Sorte von einzelligen Drüsen, nämlich die grossen, aufweist. Sie enthalten ein Secret, das mit Hämatoxylin meist ganz ungefärbt bleibt und wasserklar aussieht; nur in einzelnen Fällen bemerkte ich einen bläulichen Schimmer, namentlich am Rande. Dieses verschiedene Verhalten gegen denselben Farbstoff findet seine Erklärung möglicher Weise in einer andern Conservirung. Dicht oberhalb der Mundlappen treten am Kopf Drüsen auf, welche nach ihrer Grösse den kleinen der *J. schauinslandi* entsprechen; aber sie besitzen ein homogenes, graues Secret.

Die Schlauchdrüsen dieser Art sind so eigenartig, dass man sie im Vergleich mit *Janella* in der Mehrzahl als rudimentäre Gebilde ansehen muss. Nur zwei oder drei DrüsenSchläuche münden dort aus, wo der Athemgang (d. h. der die Mantelhöhle mit der Aussenwelt in Verbindung setzende Canal) in die Renoanalrinne des Rückens übergeht, nachdem er kurz zuvor den Ureter aufgenommen hat. Fig. 8 zeigt einen Längsschnitt durch diese Region. Wo die Renoanalrinne (*rr*) und der Athemgang (*atg*) ohne Grenze zusammentreffen, mündet von hinten her der DrüsenSchlauch (*Dr*) ein, der in ganzer Länge der Rückenhaut eingebettet ist und sich in mehrere Endschläuche spaltet. Der Zusammenhang des letzten Ureterabschnitts (*ur*<sup>4</sup>) mit dem Athemgang ist durch zwei Punktstriche angedeutet worden, weil er erst auf einem der nächsten Schnitte sich vollzog. Diese DrüsenSchläuche, von denen, wie gesagt, nur zwei oder vielleicht auch drei vorhanden sind, bestehen aus kleinen cubischen Zellen mit grossen Kernen und wenigem, hellem Plasma. Sie machen nicht gerade den Eindruck von Drüsenzellen und färben sich auch nicht besonders auffallend mit Hämatoxylin, allein eine krümlige Masse im hintern Theil des Lumens und die Form des ganzen Organs schliessen jede andere Deutung aus. Aus ihrer Lage in unmittelbarer Nähe des Nierenporus ergibt sich dann der weitere Schluss, dass diese Gebilde den Schlauchdrüsen der *Janella schauinslandi* homolog zu setzen sind. — Ver-

folgt man nun den Athemgang von seiner äussern Oeffnung an in der Richtung auf die Mantelhöhle zu, d. h. mustert man die Schnitte, welche von rechts nach links auf einander folgen, so bemerkt man dorsal von ihm eine grössere Anzahl (etwa 40—50) kleiner Bläschen (Fig. 18 *Dr*), welche allseitig geschlossen sind und von demselben Epithel gebildet werden, das ich von den Drüsenschläuchen geschildert habe. Die ersten dieser Bläschen liegen in unmittelbarer Nähe dieser Schläuche und unterscheiden sich von ihnen nur durch das Fehlen eines Ausführungsgangs. Anfangs ist ihre Zahl so gross, dass auf manchen Schnitten 10 Bläschen zu übersehen sind, weiter nach links zu aber nimmt ihre Zahl ab, und die letzten liegen kurz vor der Einmündung des Athemganges in die Mantelhöhle. Sie haben durchschnittlich eine Breite von 50—60  $\mu$ , wovon 5—10  $\mu$  auf die Höhe des Epithels kommen, und eine rundliche Form, doch kann diese auch complicirter werden, indem zwei oder drei Bläschen mit einander communiciren. Alle lassen ein deutliches Lumen erkennen und in ihm häufig dieselbe krümlige Masse, wie in den offenen Drüsenschläuchen. Nur einmal fand ich einen andern Inhalt. Auf der Höhe der Uretermündung lag dicht neben dem dorsalen Epithel des Athemganges ein solches Bläschen, das einen grossen, rundlichen, glänzenden Körper, der einem Kalkconcrement nicht unähnlich sah, umschloss. Während diese Gebilde am Anfang des Athemganges dicht neben dessen dorsaler Wand liegen, rücken sie später mehr von ihm ab und halten dann eine mittlere Stellung zwischen ihm und der äussern Körperoberfläche inne. — Es kann meiner Ansicht nach nicht zweifelhaft sein, dass diese Bläschen ihrer Function nach mit den offenen Drüsenschläuchen übereinstimmen. Da jedoch die untersuchte *Aneitella berghi*, der Ausbildung der Geschlechtsorgane nach zu urtheilen, noch nicht ganz ausgewachsen war, so bleibt es fraglich, ob wir es hier mit einem unentwickelten oder mit einem fertigen Zustand zu thun haben. Im ersten Fall würde voraussichtlich später von jedem Bläschen ein Ausführungsgang gegen den Athemgang oder die äussere Haut getrieben werden; im zweiten würden die Gebilde als rudimentäre, wengleich noch nicht völlig functionslose Organe anzusehen sein. Diese letztere Möglichkeit hat, wie ich glaube, ein weit grösseres Maass von Wahrscheinlichkeit für sich, denn es wäre sehr auffallend, wenn eine 34 mm lange Nacktschnecke, bei der alle Einzelheiten des Geschlechtsapparats schon zu erkennen sind, in ihrer Haut noch embryonale Zustände bewahrt haben sollte. Ich komme so zu dem Schluss, dass bei *Aneitella* einige wenige Schlauchdrüsen in derselben Aus-

bildung wie bei *Janella* vorhanden sind, die Mehrzahl aber in Verkümmern begriffen ist.

Die Schlauchdrüsen der Janelliden sind von besonderm Interesse, weil sie die Unhaltbarkeit einer kürzlich von THIELE (1897, p. 633 u. 662) aufgestellten Theorie beweisen. Dieser Forscher hat darauf aufmerksam gemacht, dass die mehrzelligen Hautdrüsen der Mollusken aus zwei Sorten von Zellen, aus Stütz- und Drüsenzellen, sich aufbauen. „Drüsiges Epithel, das nur aus gleichartigen, secernirenden Zellen besteht, oder allein von drüsigen Elementen ausgekleidete Schläuche giebt es in der Haut von Mollusken nicht.“ THIELE geht so weit, dass er (bei Mollusken) aus der Histologie einer Drüse einen Rückschluss auf die Ontogenie derselben ziehen will. Besitzt ihr Drüsenepithel ausser den secernirenden Elementen auch Stützzellen, so soll es ektodermalen Ursprungs sein, weist es nur Drüsenzellen auf, so soll es dem Entoderm oder dem mittlern Keimblatt entstammen. Ich bin selbst davon überzeugt, dass diese Anschauung für die Mehrzahl der Drüsen zutrifft; aber ein sicheres Criterium ist uns hiermit nicht gegeben, das beweisen die Schlauchdrüsen, welche sich nur aus Drüsenzellen zusammensetzen und deren Drüsencharakter doch niemand in Frage stellen wird. Ferner bleibt zu bedenken, dass wahrscheinlich viele mehrzellige Hautdrüsen der Mollusken gemischter Natur sind, indem sie ekto- und mesodermale Elemente enthalten. Ich glaube oben einwandsfrei gezeigt zu haben, dass die grossen, einzelligen Hautdrüsen der *J. schauinslandi* sich aus Bindegewebszellen entwickeln und daher mesodermalen Ursprungs sein müssen. Dass wir es hier nicht mit einem vereinzelt Fall zu thun haben, beweist die grosse Anzahl von Forschern, welche dieselbe Anschauung bald mehr vermuthungsweise geäussert, bald als sicheres Forschungsergebniss hingestellt haben. Um den gegenwärtigen Stand dieser interessanten Frage zu charakterisiren, lasse ich hier eine Zusammenstellung der verschiedenen Auffassungen folgen.

#### Pulmonata.

a) Die einzelligen (einkernigen) flaschenförmigen Schleimzellen, deren hinterer, erweiterter Zelleib subepithelial liegt.

α) Für den bindegewebigen Ursprung sind eingetreten:

FLEMMING (1870, p. 462 ff.), der seine Meinung aber später zu Gunsten der epithelialen Herkunft geändert hat.

SIMROTH (1876, p. 325 ff.), der zuerst Abbildungen (tab. 21, fig. 36)

für die allmähliche Umgestaltung der Bindegewebszelle giebt. Diese sind freilich nicht ganz einwandfrei, da man aus ihnen nicht den Eindruck gewinnt, dass es sich immer um dieselben Gebilde handelt.

HOYER (1890, p. 332), der sich sehr reservirt ausdrückt und nur feststellt, dass seine Befunde sehr zu Gunsten dieser Annahme sprechen.

JACOBI (1895, p. 302), dessen Abbildung (tab. 14, fig. 7) nicht genügende Details erkennen lässt, um beweiskräftig zu sein.

β) Die epitheliale Herkunft behaupten:

BOLL (1869, p. 46), LEYDIG (1876, p. 228 u. 230) und FLEMMING in seiner spätern Arbeit (1877, p. 847 Anmerk.). Keiner von diesen macht aber nur den leisesten Versuch, Uebergangsstadien zwischen gewöhnlichen Epithelzellen und solchen Schleimzellen nachzuweisen.

b) Die ein- oder vielkernigen Farb- und Kalkdrüsen des Mantelrandes. Ueber ihren Ursprung lässt sich in bestimmter Weise nur LEYDIG (1876, p. 232 ff.) aus. Er erklärt sie für Binde-substanzzellen, welche sich durch Intercellularräume des Epithels nach aussen öffnen.

c) Die Fussdrüse. Ihre Drüsenzellen sollen dem Mesoderm entstammen nach BROCK (1886, p. 386) und ANDRÉ (1894, p. 311), welcher ausgestossene Kerne von Drüsenzellen im Lumen der Fussdrüse findet, was ihre Regenerationsbedürftigkeit beweist. Beide geben Zeichnungen von Uebergangsstadien zwischen Bindegewebs- und Drüsenzellen, die aber nicht allen Anforderungen genügen.

Lamellibranchier.

Für mesodermalen Ursprung der Hautdrüsen tritt ein: APATHY (in: Zool. Jahresber. f. 1886, Moll., p. 21), während die entgegengesetzte Ansicht von FLEMMING in seiner spätern Arbeit (1877), und namentlich von RAWITZ (1888, p. 472 ff.) vertreten wird. Letzterer betont, dass in den Drüsenfäden des Mantelrandes von *Lima* die FLEMMING'schen Bindegewebszellen, von denen die Hautdrüsen abstammen könnten, überhaupt fehlen. Sie müssen also hier aus dem Epithel hervorgehen.

Opisthobranchier.

LIST (1887, p. 315) vertritt die mesodermale Natur für die Schleimdrüsen an der Oberseite und die mehrkernigen Drüsen an der Unterseite des Fusses von *Tethys*, RAWITZ (1888, p. 23) den entgegengesetzten Standpunkt für die Fussdrüse verschiedener Hinterkiemer.

Aus dieser Zusammenstellung und meiner Eingangs gegebenen Schilderung geht meines Erachtens hervor, dass die Hautdrüsen der Mollusken zweifellos in vielen Fällen aus dem Bindegewebe hervorgehen, und zwar sind dies stets „Flaschenzellen“ mit bauchigem subepithelialein innern Ende. In andern Fällen, z. B. bei *Lima*, können ebensolche Flaschenzellen auch ektodermalen Ursprungs sein. Jedoch sind bis jetzt noch von keinem Forscher die



Uebergangsstadien zwischen gewöhnlichen Epithelzellen und ektodermalen Flaschenzellen geschildert oder abgebildet worden, während diese für die mesodermalen Hautdrüsen öfters mehr oder weniger eingehend, wiewohl nie in einer jeden Zweifel ausschliessenden Weise beschrieben worden sind. Aus diesem Grunde bin ich oben auf einen solchen Fall ausführlich eingegangen und hoffe, damit alle Zweifel beseitigt zu haben.

Kehren wir nunmehr zu der THIELE'schen Hypothese zurück, nach welcher alle mehrzelligen Hautdrüsen der Mollusken eine Zusammensetzung aus Drüsen- und Stützzellen aufweisen. Es ergibt sich aus dem Gesagten, dass dieser Satz in zweifacher Richtung zu weit geht. Erstens kommen Hautdrüsen vor, die wie die Schlauchdrüsen der Janellen nur aus Ektodermzellen sich aufbauen; zweitens sind nicht wenige Hautdrüsen gemischten Ursprungs, indem die Stützzellen dem Ektoderm, die Drüsenzellen dem Mesoderm entstammen.

#### IV. Die Mantelhöhle und die Büschelung.

Ueber diese Organe gehen die meisten Autoren rasch hinweg, offenbar, weil sie bei der Kleinheit des Objects mittels der Präparirlupe sich keine klare Vorstellung von ihnen zu machen wussten und daher annahmen, dieselben zeigten die gewöhnlichen Verhältnisse. Nur SIMROTH spricht auf Grund von eignen Untersuchungen (1889, p. 83) und von Zeichnungen, die aus dem Nachlasse SEMPER's (1894) stammten, von einer „dichten, maschig-schwammigen Lunge“ und fügt hinzu: „in der Sohle sieht man, zu beiden Seiten der Medianlinie, zwei Längssinus, von welchen Spalträume aufsteigen, wahrscheinlich doch wohl zur Lunge.“ Wäre dies richtig, d. h. erhielte die Lunge ihr Blut direct aus der Fusssohle, so würden die Janellen in dieser Beziehung von allen übrigen Pulmonaten erheblich abweichen. Weiter unten werde ich zeigen, dass die Verhältnisse ganz anders liegen. Bei *Janella* soll ferner das Athemloch nach SIMROTH in der Mediane des Rückens liegen. Die SEMPER'sche Abbildung, auf die er verweist, zeigt in der That das Athemloch im Mittelpunkt der Rückenlinie des betreffenden Schnitts. Daraus folgt aber nicht, dass es zugleich der morphologischen Medianlinie, welche durch die Rückenfurche repräsentirt wird, angehört, sondern diese wird auch bei dem SEMPER'schen Exemplar ohne Zweifel links neben dem Athemloch sich befunden haben.

Auf dünnen Schnitten lässt sich leicht feststellen, dass die Athmungsorgane der Janelliden vollständig abweichen von der Lunge der

übrigen Pulmonaten. Während diese dadurch charakterisirt ist, dass sich zahlreiche Blutgefässe in netzartiger Anordnung dicht unter dem Epithel der Innenfläche des Mantels ausbreiten und dieses Epithel entsprechend ihrem eignen Verlauf bald mehr, bald weniger nach aussen vorwölben, ist hier die Wandung der Mantelhöhle (Fig. 20, 21, 22 *cav. pall*) völlig glatt und ohne Gefässe. Von ihr aus strahlen aber zahllose, büschelförmig verästelte, feine Röhren (*pul*), die in einen grossen Blutsinus eintauchen und so den Gaswechsel der Hämolymphe ermöglichen. In einer kurzen vorläufigen Mittheilung (1897) habe ich diesen eigenartigen Typus der Respiration als Büschel- oder Tracheallunge bezeichnet und der gewöhnlichen Gefässlunge der Pulmonaten gegenüber gestellt. Im Einzelnen finden sich mancherlei Unterschiede zwischen *Janella* und *Aneitella*, so dass auch hier die Gattungen gesondert geschildert werden sollen.

*Janella schawinslandi* (Fig. 19—30). Die Mantelhöhle (*cav. pall*) ist im Verhältniss zur Grösse des Thiers ein winzig kleines Gebilde. Da sie von einer dicken, muskulösen Wandung (Fig. 20—22 *mu*) umgeben wird, ist sie je nach dem Contractionszustand dieser Muskeln bald etwas weiter, bald etwas enger. Bei einem Exemplar von 44 mm Länge hatte die, von oben gesehen, ovale Höhle einen Längsdurchmesser von 2 mm und eine Breite von 1 mm; bei einem zweiten, etwas kleinern, aber offenbar weniger contrahirten Thier maass sie  $2\frac{3}{4}$  mm in der Länge. Ich schliesse daraus, dass die Mantelhöhle ausgewachsener Individuen im Leben etwa 3 : 2 mm (längs zu quer) messen wird. Die Höhe mag durchschnittlich  $\frac{1}{2}$  mm betragen; auch sie ist natürlich manchen Schwankungen unterworfen, wie ein Vergleich des Längsschnitts (Fig. 20) mit den Querschnitten (Fig. 21, 22) lehrt. Bei letztern betrug sie im Maximum 0,4 mm bei einem Athemgang (*atg*) von 0,7 mm Länge. Ein Exemplar zeigte eine rundliche Mantelhöhle, von oben gesehen, mit 2 mm Durchmesser.

Wie ausserordentlich klein die Mantelhöhle dieser Nacktschnecke ist, tritt am deutlichsten hervor, wenn man jene Maasse ( $3 : 2 : \frac{1}{2}$  mm) vergleicht mit denjenigen der Lungenhöhle anderer Pulmonaten, die im conservirten Zustand ebenfalls eine Gesamtlänge von 44 mm besaßen. Diese betragen für eine *Helix pomatia* 31 : 20 : 3 mm, für einen *Arion empiricorum* 14 : 10 : 2 mm, wobei erstere die Gefässlunge nur an der Innenseite des Mantels, letztere auch am Boden der Höhle trägt. — In Fig. 7 habe ich ferner die Umrisse der Mantelhöhle mit einer schwarzen Punktlinie in den Mantel eingetragen,

woraus ersichtlich ist, dass jene nur ungefähr die Hälfte des von dem Manteldreieck überdeckten Raums einnimmt.

Man kann an der Mantelhöhle den Boden, die Seitenwand und das Dach unterscheiden, wengleich die beiden erstern Regionen nicht von einander abgesetzt sind; von der Mitte der Dorsalfäche steigt der Athemgang senkrecht nach oben, um mit dem Athemloch im Niveau der Manteloberfläche auszumünden. Das Dach fällt schräg von innen nach aussen ab, so dass die Seitenwand nicht die Maximalhöhe der Höhle erreicht. Das Epithel des Athemgangs und des Dachs (Fig. 21 *atg*) stimmt noch fast völlig mit dem der äussern Körperoberfläche überein und unterscheidet sich von ihm nur dadurch, dass die Zellen Cilien tragen, ihre Cuticula sehr viel niedriger wird, die grossen Drüsen vollständig verschwinden und die kleinen nur noch ganz vereinzelt auftreten. In der Nähe der Seitenwand hören plötzlich die Cilien auf, und das Epithel erhält eine derbe Cuticula. Fig. 27 stellt diese Grenzzone, in welcher das Dach mit der Seitenwand zusammenstösst, auf einem Querschnitt dar. In der Form sind die Epithelzellen beider Regionen hier an der Grenze wenig verschieden. Sie sind cylindrisch und springen, da eine Basalmembran fehlt, mit der Basis verschieden weit nach innen vor. Die Kerne liegen nicht genau auf gleicher Höhe. Die Cilien der Dachzellen (*a*) sind klein und stehen sehr dicht bei einander. Sie sind nur an Glycerinpräparaten zu erkennen, aber nicht in Canadabalsam, worin ebenso wenig die feine Strichelung, welche sie der Cuticula verleihen, wahrzunehmen ist. Bei *b* liegen drei Reihen intermediärer Zellen mit sehr zarter Cuticula und ohne Cilien. Doch ist es nicht ausgeschlossen, dass auch sie ursprünglich Flimmerhärchen trugen, die aber an der Grenze des Ciliengebiets so zart werden, dass sie bei der Conservirung verloren gehen. Die Zellen der Seitenwand *c* beginnen mit einer scharf abgesetzten derben Cuticula (*cut*), die nach aussen allmählich an Dicke zunimmt. Die Stellung der Zellen ist etwas eigenartig, indem sie schräg nach aussen mit ihrer Längsaxe liegen. Auf mehreren Schnitten (Fig. 20 bei *a*) fand ich, dass der Grenzrand der derben Cuticula sich etwas über die Flimmerzellen frei hinüberlegte und auf sich selbst umgeschlagen war nach Art einer Duplicatur, eine Bildung, die wohl nur aus ungleichem Wachsthum der Grenzzone zu erklären ist. Wenn die Zellen *a* und *b* sich rascher theilen als die Zellen *c*, so werden sie sich unter den Rand der dicken Cuticula drängen und die zu dieser gehörigen Zellen nach aussen schieben.

In einiger Entfernung von dem Grenzgebiet werden die Epithelzellen niedriger und nehmen nun die Structur an, welche auch am Boden und am Eingang der Athemröhren angetroffen wird. In einer kürzlich erschienenen Arbeit (PLATE, 1898) habe ich sie und die Histologie der Athemröhren eingehend geschildert, so dass ich hier nicht darauf zurückzukommen brauche. Ich hebe hier nur hervor, dass die „Athemzellen“, d. h. die Zellen der Athemröhren, auch zugleich Drüsenzellen sind, die ein Secret absondern, das wohl ohne Zweifel dazu dient, ihr Plasma vor der directen Berührung mit der Luft und damit vor dem Eintrocknen zu bewahren. Dies Secret zeigt sich nach Formolconservirung als glänzende homogene Tröpfchen und Kügelchen, die häufig auch am Boden der Mantelhöhle liegen.

Das Epithel der Mantelhöhle stösst am Dach und einem Theil der Lateralwand direct an die Musculatur der Rückenwand, der Rest der Seitenwand und der Boden der Mantelhöhle hingegen ragen frei in einen grossen Blutsinus, den wir als den Rücken- oder Dorsalsinus bezeichnen wollen (Fig. 20, 21 *sin. dors.*). Er enthält ausser der Mantelhöhle mit den Athemröhren (*pul*) noch die Niere (*re*), den Ureter (*ur*), das Pericard (*per*), zahlreiche mit Kalkstücken angefüllte „Schalenbläschen“ (*sch*) und ein merkwürdiges Sinnesorgan (*so*), welches vermuthlich dem Osphradium der Basommatophoren homolog ist und innerhalb einer geschlossenen Sinnesblase (*sbl*) liegt. Dieser weite, von Blut erfüllte Raum umschliesst also alle diejenigen Organe, welche bei den übrigen Pulmonaten in naher Beziehung zur Lungenhöhle stehen und deshalb nach LANG's Vorgang als Organe des Pallialcomplexes zusammengefasst werden. Er wird ventral gegen die Leibeshöhle begrenzt von einer dünnen, muskulösen Membran, in der die Fasern quer verlaufen und die wir als Diaphragma (*dia*) bezeichnen wollen. Betrachten wir die Rückenwand (Fig. 24 *rw*) von innen, so schimmert der Pallialcomplex mehr oder weniger deutlich durch das Diaphragma hindurch, und die Ausdehnung des Sinus dorsalis (*sin. dors.*) lässt sich an einer dunklen Schattenlinie erkennen, längs deren die queren Muskeln des Diaphragmas in die Rückenwand übergehen. Diese seitlichen Grenzen entsprechen ungefähr, wie der Querschnitt Fig. 3 zeigt, den Perinotallinien. Vor der Mantelhöhle dehnt sich der Sinus bis etwas vor die Querebene des Afters aus (Punkt *a* in Fig. 1), nach hinten reicht er fast doppelt so weit, bis zu dem Punkt *b* der Fig. 1. Der Sinus breitet sich demnach ungefähr über  $\frac{1}{4}$  des Rückens aus und misst in der Längsrichtung etwa doppelt so viel wie der Mantel. Trotz dieser beträchtlichen Ausdehnung ist dieser Blutraum

aber nicht der Leibeshöhle zuzurechnen, sondern als ein grosser Spalt in der Rückenwand anzusehen, wie aus dem innigen Zusammenhang zwischen Diaphragma und Rückenwand hervorgeht. Die Musculatur der Rückenwand besteht an der innern Oberfläche fast nur aus Quersfasern, weshalb es nicht weiter auffällig ist, dass diese auch das Diaphragma ausschliesslich aufbauen.

Wie aus den Abbildungen Fig. 20—22 hervorgeht, haben die Seitenwand und der Boden der Mantelhöhle eine recht ansehnliche Dicke, welche die Höhe des Epithels um das Zwei- oder Dreifache übertrifft. Die Musculatur des Rückens schlägt sich nämlich auf diese Theile der Mantelfläche über und verleiht ihr eine eigene Muskelhülle (*mu*), die für die Mechanik des Luftwechsels in jener Höhle vermuthlich von hoher Bedeutung ist. Die Fasern verlaufen in ihr theils längs, theils quer, und zwar ist stellenweise keine besondere Regelmässigkeit in der Anordnung dieser zwei Systeme zu beobachten, während auf manchen Schnitten die Längsfasern nach aussen von den Quermuskeln liegen. Am Boden der Mantelhöhle finden sich zwischen den Muskeln auch viele grosse, bindegewebige Plasmazellen.

Die Innenfläche der Mantelhöhle bildet nun, wie aus den Schnitten ersichtlich ist, eine grosse Anzahl von kleinen Divertikeln. Soweit dieselben dem Dach angehören, beruhen sie vermuthlich nur auf der zufälligen Contraction gewisser Muskelgruppen, wodurch einzelne Theile nach innen vorgetrieben werden. Für diese Auffassung spricht wenigstens die unregelmässige Form dieser Vorsprünge. Diejenigen hingegen, welche der Seitenwand und dem Boden ansitzen, sehe ich als constante Bildungen an, weil sie alle ungefähr in der gleichen Breite und Tiefe auftreten und Träger der Athembäumchen sind. Ich will sie als Mantelhöhlendivertikel bezeichnen (*div*). An diesen Blindsäcken (Fig. 20, 21 *div*) wird die Wand plötzlich viel zarter, indem die Muscularis der Mantelhöhle nur theilweis oder auch gar nicht auf sie übertritt, und jeder von ihnen setzt sich nach aussen in mehrere Büschel von Athemröhren fort. Der feinere Bau dieser Büschel ist nicht leicht zu ermitteln, da jeder von ihnen sich durch wiederholte dichotomische Gabelung in eine ganze Anzahl feiner Röhrcchen auflöst, die nun, eng neben einander liegend, zu einer filzigen Masse verschlungen sind. Auf einem Schnitt kann man günstigsten Falls nur eine relativ kleine Strecke eines Büschels auf einmal übersehen, und da es mir nicht gelungen ist, mit Hülfe des Präparirmikroskops solche Bäumchen von Athemröhren zu isoliren, so kann ich über die Art der Verästelung keine weitem Details angeben. Aber

aus der grossen Zahl von Athemröhrchen, die an der Peripherie der Lunge liegen, folgt sofort, dass jeder Hauptcanal sich in viele Endröhrchen auflösen muss.

Leichter ist es, die Vertheilung der Divertikel festzustellen. Wenn man an einem grossen Exemplar das Diaphragma vorsichtig abtrennt und nun mittels einer starken Lupe die Region der Mantelhöhle von der Leibeshöhle aus betrachtet, so erblickt man unter dem Boden zunächst nur einen continuirlichen Filz von Athemröhrchen, wie dies aus Fig. 20—22 erhellt. Man könnte danach glauben, dass der Boden der Mantelhöhle von sehr zahlreichen Divertikeln siebartig durchbrochen sein würde. Dies ist aber nicht der Fall, sondern die Divertikel sind hier nicht allzu zahlreich, so dass auf vielen Schnitten (Fig. 22) gar keine, im günstigsten Fall 2 oder 3 getroffen sind (Fig. 20, 21 *div*). Jedes von diesen ventralen Divertikeln ist mit mehreren Athembäumchen besetzt. Fig. 26 stellt den Boden der Mantelhöhle nach Entfernung des ventralen Filzwerks dar und ist nach einem Lupenpräparat entworfen worden. Nach einer Querschnittserie habe ich dann die Lage des Athemlochs (mittels einer Punktlinie) und der ventralen Divertikel eingetragen. Ein Complex der letztern steht dicht bei einander dem Athemgang gegenüber, also in der Mitte des Bodens, die übrigen vertheilen sich ohne Gesetzmässigkeit nach vorn und nach hinten. Je zwei oder mehr Divertikel liegen wieder zusammen in einer flachen Grube der Wand der Mantelhöhle, was ich in Fig. 26 durch grössere, die Divertikel umschliessende Kreise angedeutet habe. In Fig. 20 sind die Ränder einer solchen Grube mit *gr* bezeichnet worden. Im Ganzen trägt der Boden der Mantelhöhle etwa 10 solche Gruben und 25 Divertikel, die ihn bei Betrachtung von oben spongiös durchbrochen erscheinen lassen. Viel reichlicher ist die Seitenwand mit Divertikeln besetzt. Sie stehen hier in drei Etagen über einander, aber ohne in verticaler Richtung Reihen zu bilden, so dass auf Schnitten selten mehr als zwei gleichzeitig zu sehen sind. Bei Betrachtung von unten stehen sie dicht neben einander um den ganzen Umkreis der Mantelhöhle herum (Fig. 26 *div*), nur am linken Rand findet sich über dem Herzen ein kleiner Raum (*intv*), der frei ist von ihnen. Fig. 22 zeigt einen Querschnitt gerade durch diesen Zwischenraum, woraus sich erklärt, dass hier bei *intv* kein Athembüschel an seiner Wurzel getroffen ist. Er ist von Bedeutung für den Blutkreislauf, da er über der Eingangsöffnung des Atriums liegt und so dem Blut, welches die Lungenbüschel durchströmt hat, eine offene Passage zum Herzen gewährt. Die Fig. 26 könnte den Eindruck erwecken,

als ob die Divertikel etwa so lang wie die Mantelhöhle selbst wären und unter einander netzförmig anastomosirten. Aber dies ist nicht der Fall. Jeder der von der Mantelhöhle auslaufenden, weiss gehaltenen Radien wird vielmehr von den eng sich zusammenlegenden Atherröhren eines Divertikels gebildet, und die Querstränge entstehen dadurch, dass einzelne derselben von der Hauptrichtung abweichen und in das Gebiet des benachbarten Divertikels übergreifen. Ein solches Aneinanderschliessen der Atherröhren eines Divertikels tritt übrigens erst nach Entfernung des ventralen Lungenfilzwerks im Präparirbecken ein, ist also keine normale Erscheinung, denn auf Schnitten (Fig 20—22) fehlen alle grössern Zwischenräume zwischen den Atherröhren. Dennoch habe ich jene Zeichnung entworfen, weil sie die grosse Zahl der lateralen Divertikel deutlich erkennen lässt und auf die verschiedene Länge der Atherbäumchen aufmerksam macht. Diese sind am kürzesten auf der linken pericardialen Seite, nämlich  $\frac{1}{2}$  mm lang bei einem sehr grossen Exemplar, und erreichen ihre grösste Länge an der hintern Seitenwand, von der aus sie sich zwischen den Ureterenschlingen (Fig. 20 *ur*<sup>2</sup>, *ur*<sup>4</sup>) hindurch über die Niere hinüberlegen und 2 mm weit ausdehnen können. Wie die Schnitte beweisen, bilden die Atherbäumchen auch unter dem Boden der Mantelhöhle ein dichtes Filzwerk, obwohl man gerade hier wegen der mehr zerstreuten Anordnung der Divertikel einige grössere, nur vom Blut erfüllte Spalt-räume erwarten sollte. Die Divertikel schwanken in ihrer Tiefe und Breite, und genaue Maasse lassen sich für sie auch schon deswegen nicht geben, weil sie gegen die Gruben der Mantelhöhle nicht scharf abzugrenzen sind. Auch für die Breite der Atherröhren, deren Kaliber nach aussen natürlich abnimmt, lassen sich nur Mittelwerthe geben. Als solche führe ich auf nach Messungen an einem grossen, ausgewachsenen Thier:

Tiefe der Divertikel 150—300  $\mu$ .

Breite der Wurzel der Atherröhre 37  $\mu$ .

Breite eines Endästchens in der Nähe der Spitze 9—15  $\mu$ .

Das Kaliber der Atherröhren nimmt demnach nach aussen vielfach bis auf  $\frac{1}{4}$  der ursprünglichen Dicke ab, obwohl sie schon an ihrer Wurzel recht zarte Gebilde darstellen.

*Aneitella berghi*. Um die Verhältnisse der Mantelhöhle und der Büschellunge zu verstehen, betrachte der Leser zunächst die Fig. 33, welche die Pallialorgane nach Entfernung der Eingeweide bei 20facher Lupenvergrösserung von innen, der Leibeshöhle aus gesehen, darstellt. Der Sinus dorsalis (*sin. dors*) hebt sich an seinem Rand durch eine

dunkle, stellenweise etwas undeutliche Contour ab und wird von einem dünnen, querfasrigen Diaphragma gegen die Leibeshöhle zu begrenzt. Zwischen dem verhältnissmässig sehr grossen Rectum (*rec*) und dem Pericard (*per*) schiebt sich eine unregelmässig begrenzte, feinkörnig erscheinende Fläche (*pul*) ein, die von dem Filzwerk der Athemröhren gebildet wird. Die weitem Einzelheiten sind nur an Schnitten zu ermitteln. Da mir nur ein Exemplar zur Verfügung stand, so zerlegte ich das Präparat, das der Fig. 33 zu Grunde lag, in Längsschnitte (Fig. 29—32). In Fig. 40 sind sämmtliche Pallialorgane schematisch eingetragen worden: Rectum, Mantelhöhle, Athemgang und Athemröhren mit grauen Contouren, Pericard und Herz mit schwarzen, Niere (*re*) und der complicirte Ureter (*ur*) mit rothen Grenzlinien. Die Pfeile deuten die Lage der Längsschnitte an. Die Mantelhöhle (Fig. 31 *cav. pall*) hat sehr dicke, musculöse Wände, die nicht nur am Boden und an den Seiten, sondern auch am Dach von tiefen, unregelmässig vertheilten Gruben (*div*) bedeckt werden. Da jede von ihnen eine Anzahl Athemröhren trägt, so entsprechen sie offenbar den Divertikeln der *Janella schauinslandi*. Es ist nun übrigens möglich, dass an dem untersuchten Thier die Muscularis der Mantelhöhle stark contrahirt war und dass bei andern Exemplaren sie vielleicht weniger dick und auch die Divertikel weniger tief anzutreffen sind. Hierüber lässt sich erst an grösserm Material ein Urtheil gewinnen. Ein Unterschied von *Janella* ist jeden Falls für diese Art und vermuthlich für die ganze Gattung *Aneitella* durchgreifend, dass nämlich die Athemröhren auch dorsal auftreten und sich zwischen die Rückenhaut (*rw*) und das Dach als eine dicke, continuirliche Schicht einschieben, mit Ausnahme einer breiten mittlern Zone, in welcher die Rückenhaut mit dem Dach continuirlich zusammenhängt. Dieser Zone gehört auch der Athemgang an. Ein zweiter Unterschied wird durch die Form und Lage des Athemgangs bedingt. Während dieser bei *Janella* senkrecht über der Mitte der Athemhöhle die Körperwand durchsetzt, verläuft er hier mit geringer Neigung fast horizontal in derselben und ist daher wesentlich länger. Er beginnt äusserlich in der Renoanalrinne, deren Lage auf dem Manteldreieck oben geschildert wurde (Fig. 7 *all + o. re*) und die in Fig. 32 bei *rr* im Längsschnitt getroffen ist. Gleichzeitig mit dem Athemgang mündet auch der Ureter aus (*o. re*). Der Gang zieht nun fast in einer Transversalebene des Körpers nach links und nach innen, durchsetzt die Rückenhaut und tritt dann sofort in die Dorsalwand der Höhle über, welche in der Umgebung des Athemganges durch



einen breiten Verwachsungsstreifen mit jener zusammenhängt, in ähnlicher Weise, wie auf Fig. 32 der Enddarm (*rect*), ehe er in den Anus übergeht, mit dem Rücken verschmilzt. Jener Verwachsungsstreifen dient nicht nur als Leitband des Athemgangs, sondern in erster Linie als Träger der Mantelhöhle, welche im Uebrigen frei in den Sinus dorsalis hineinhängt und daher einer Befestigung bedarf. Einen zweiten Stützpunkt gewährt der Enddarm der Mantelhöhle. Wie aus Fig. 33 ersichtlich ist, tritt dieser (*rec*) von links (von der Pericardseite her) aus der Leibeshöhle an die Rückenwand hinan, wobei er das Diaphragma (Fig. 32 *dia*) durchbohrt. Auf dem Wege durch den Rücken-sinus verwächst seine Muscularis durch Bindegewebe mit der Seitenwand der Mantelhöhle, was ich in Fig. 40 angedeutet habe. Jene dorsale und diese laterale Befestigungszone der Mantelhöhle sind die einzigen Partien, von denen keine Athemröhren ausgehen, weil hier kein Raum für sie ist. — Das Epithel der Mantelhöhle ist niedrig und trägt keine dicke Cuticula wie bei *Janella*; im Athemgang werden die Epithelzellen etwas höher und flimmern. Drüsen sind mir nicht zwischen ihnen aufgefallen. — Hinsichtlich der Verästelung der Athemröhren scheinen keine Unterschiede zwischen beiden Gattungen zu bestehen. Ihre grösste Länge erreichen die Athembäumchen an der linken hintern Ecke der Höhle (Fig. 40), indem sie von hier nach links bis dorthin reichen, wo die 2. und die 3. Ureterschlinge in einander übergehen (*ur*<sup>2</sup>, *ur*<sup>3</sup>). Auch am Hinterrand der Höhle sind sie ansehnlich entwickelt und schieben sich weit zwischen die verschiedenen Ureterendivertikel ein (Fig. 31 *div*<sup>1-4</sup>). Kürzer sind sie an der vordern Seite, wo sie sich nicht über die 4. Ureterschlinge (*ur*<sup>4</sup>) hinüber legen, am kleinsten endlich unter dem Boden und über dem Dache der Mantelhöhle, weil ihnen hier nur wenig Raum zur Verfügung steht.

Zum Schluss dieses Abschnitts berühre ich die Frage, ob sich aus der Anatomie dieser merkwürdigen, unter den Pulmonaten einzig dastehenden Athmungsorgane ein Schluss auf ihre Functionsweise ziehen lässt. In meiner vorläufigen Mittheilung schrieb ich hierüber: „Der Luftwechsel in den langen, feinen Athemröhren wird, so weit die anatomische Untersuchung hierüber ein Urtheil gestattet, dadurch bewirkt, dass sich zuerst nach Schliessung des Athemlochs, die Musculatur der Mantelhöhle contrahirt und die Luft bis in die Endspitzen der Röhrrchen treibt. Dann öffnet sich das Athemloch und das Diaphragma zieht sich zusammen, wodurch die Luft wieder aus den Röhrrchen hinaus gedrängt wird.“ In der That kann man sich eine

Function der Athembäumchen ohne ausgiebigen Luftwechsel wohl kaum vorstellen; wie die Tracheaten besondere Einrichtungen besitzen, um ein Stagniren der Luft in den blinden Enden der Röhren zu verhüten, so müssen solche auch hier vorhanden sein, andern Falls würde mit Recht die respiratorische Bedeutung dieser Röhren überhaupt bezweifelt werden können. Meine Ansicht fusst hauptsächlich darauf, dass die sehr ansehnliche Muscularis der Mantelhöhle eine Bedeutung haben muss, die doch wohl nur darin gesehen werden kann, dass sie von Zeit zu Zeit eine Verkleinerung des Volumens der Höhle herbeiführt. Dann ergibt sich die antagonistische Function des Diaphragmas eigentlich von selbst. Wer Gelegenheit hat, lebendes Material zu beobachten, für den wäre es eine dankbare Aufgabe, Athemloch und Mantelschild genau zu controliren. Die Contraction der Mantelhöhle würde wahrscheinlich mit einer leichten Hebung oder Senkung des Mantels verbunden sein. Wenn das Diaphragma sich zusammenzieht, so muss es auch einen Druck auf die Ureteren ausüben und die von diesen secernirte Flüssigkeit aus dem äussern Nierenporus hinauspressen. Es ist nun sehr interessant, dass KNIGHT (1859) an der Vorderecke des Mantels (also dort, wo bei *Janella* die Nierenöffnung liegt) eine Oeffnung abbildet und angiebt, dass aus ihr in häufigen und regelmässigen Zwischenräumen eine Flüssigkeit „unter pulsartigen Wellen“ (in pulsatory waves) hervorquillt. Diese Angabe scheint zu beweisen, dass die Athembewegungen in ziemlich kurzen Intervallen auf einander folgen, während ich a priori angenommen haben würde, dass sie bei diesem verhältnissmässig tief stehenden Organismus in grössern Pausen eintreten würden.

## V. Die Niere.

Auf dieses Organ sind die frühern Untersucher meist gar nicht oder nur so kurz eingegangen, dass man sagen kann, von ihr ist nichts weiter bekannt, als dass sie in der Form eines niedrigen, scheibenförmigen Gebildes hinter dem Pericard liegt. SIMROTH (1889, p. 83) hat Anfangs auf Grund eigener Untersuchungen die Ansicht vertreten, dass Niere und Lunge überhaupt nicht scharf gesondert seien; später (SEMPER-SIMROTH, 1894, p. 83) hat er die SEMPER'schen Zeichnungen so gedeutet, dass die Niere bei *Aneita* einheitlich ist, aber „mehrfache derbwandige Harnleiter nach dem Athemgang entsendet“, während bei *Janella* zwei Nieren vorhanden sind, von denen es aber unsicher bleibt, ob sie nicht zusammenhängen. Die mehrfachen Harnleiter „durchsetzen geschlossen die Lunge und münden in den Athem-

gang oberhalb der Athenkammer“. Nach HUTTON (1881, p. 161) ist „die Niere doppelt und liegt hinter der Lungenkammer. Der Ausführungsgang des rechten Organs tritt zum linken hinüber, wo er sich mit dem Ductus des linken Organs vereinigt, und beide öffnen sich durch einen gemeinsamen Gang in die Athemhöhle.“ Wie weit sich diese Angaben von der Wahrheit entfernen, wird die folgende Darstellung zeigen. Bei *J. schauinslandi* und *Aneitella berghi* ist das Harnorgan offenbar nach demselben Typus gebaut, obwohl man anfänglich leicht der entgegengesetzten Meinung sein kann, so verschieden nehmen sie sich äusserlich aus.

*Janella schauinslandi*. Der Leser betrachte zunächst zur Orientirung die Fig. 23, welche in 7facher Vergrösserung die Pallialorgane von unten, bei Betrachtung von der Leibeshöhle aus schematisch darstellt. Die roth contourirte Niere zerfällt in zwei Abschnitte, in den Nierenkörper (*re*), welcher feste Concremente absondert, und in den Ureter (*ur*), welcher ein flüssiges Excretionsproduct liefert. Der Nierenkörper ist ein grosses, zweilappiges, flaches Gebilde von gelblicher Farbe, welches sich hinter dem Pericard (*per*) und dem die Mantelhöhle (*cav. pall*) umgebenden Filzwerk der Athemröhre ausbreitet. Bei *o. int. re* (Ostium internum renale) communicirt der Nierenkörper mit dem sehr complicirten Ureter, welcher sich zunächst (*ur*<sup>1</sup>) nach rechts bis in die Nähe des Rectums wendet, darauf eine zweite (*ur*<sup>2</sup>) rückläufige Schlinge bildet, dann als *ur*<sup>3</sup> wieder nach rechts zieht und endlich in einem grossen Bogen (*ur*<sup>3'</sup> u. *ur*<sup>4</sup>) der äussern Nierenöffnung (*o. re*) zustrebt. Die Lage dieser letztern wurde schon früher (S. 196) besprochen und ist aus Fig. 1 *o. re* ersichtlich. Trotz dieser grossen Oberfläche treibt der Ureter noch drei Blindsäcke, von denen zwei kurz sind, während der dritte ausserordentlich lang ist. Die ersten zwei finden sich dort, wo die erste und die zweite Ureterpartie resp. *ur*<sup>3</sup> und *ur*<sup>3'</sup> in einander übergehen (*div*<sup>1/2</sup>, *div*<sup>3</sup>), das dritte Divertikel gehört ausschliesslich der vierten Ureterschlinge an und ist deshalb mit *div*<sup>4</sup> bezeichnet worden.

Von allen diesen Einzelheiten ist nun freilich in situ nichts zu bemerken. Betrachtet man das Diaphragma von unten (Fig. 25), so sind nur die Contouren des Nierenkörpers (*re*) deutlich wahrzunehmen. Man kann an diesem einen linken (pericardialen) und einen rechten Lappen unterscheiden. Beide sind in ihrer Form kleinen individuellen Schwankungen ausgesetzt, wie ein Vergleich der Figg. 24 und 25 lehrt; namentlich ist die Breite der Verbindungsbrücke und die Gestalt der rechten vordern Spitze variabel. Ich betone besonders,

dass in der Verbindungsbrücke beide Lappen continuirlich in einander übergehen und daher keine Rede von einer doppelten Niere sein kann. Man kann sich hiervon sowohl an guten Situspräparaten als auch namentlich an Schnitten überzeugen. Ist die Brücke durchgerissen, so ist dies stets eine Folge ungeschickter Behandlung. Der Nierenkörper zeigt den für alle Pulmonaten typischen Bau. Von der dorsalen und von der hintern Wand entspringen zahlreiche Falten, die durch Querwände zu einem schwammigen Körper vereinigt werden, während an der Ventralfläche sich eine geräumige Harnkammer ausbreitet, indem an dieser keine oder nur ganz unbedeutende Falten entwickelt sind. Fig. 19 zeigt diese Verhältnisse deutlich und lässt zugleich erkennen, dass die dorsale und die ventrale Wand vorn in einem spitzen Winkel zusammenstossen, so dass eine Vorderwand fehlt; sie zeigt ferner, dass streckenweise die Harnkammer auch dorsal von einer Epithelmembran begrenzt sein kann, welche aus einer der erwähnten Querwände hervorgeht. Die Harnkammer begleitet den Vorderrand resp. am vordern Zipfel des rechten Lappens den Innenrand des Nierenkörpers in seiner ganzen Ausdehnung, und daher liegt auch die innere Nierenöffnung (*o. int. re*), d. h. die Stelle, wo der Nierenkörper in den Ureter übergeht, an diesem Vorderrand und zwar asymmetrisch, fast in der Mitte des linken Lappens auf der Spitze eines kleinen, breit dreieckigen, nach vorn gewandten Zipfels. An der schmalsten Region des Nierenkörpers, die ich eben als Verbindungsbrücke bezeichnete, ist der Gegensatz zwischen Trabekelwerk und Harnkammer wenig deutlich (Fig. 20 *re*), weil hier die Falten auch auf der Ventralwand entwickelt sind.

Der Ureter ist nicht nur durch ausserordentliche Länge und complicirten Verlauf ausgezeichnet, sondern auch durch ein sehr weites Lumen und durch den Besitz von zahllosen kleinen Divertikeln bemerkenswerth (Fig. 19, 20, 28 *ur*). Das Princip der Oberflächenvergrößerung ist hier nach jeder Richtung hin durchgeführt. Zum bessern Verständniss jener Schnitte beachte der Leser, dass ihre Lage auf den schematischen Situsbildern Fig. 23, 24 mit Pfeilen angedeutet ist. Trotz seiner Grösse ist bei Betrachtung der Pallialorgane (nach Entfernung des Diaphragmas) von unten (Fig. 25) von dem Ureter kaum etwas zu sehen, jeden Falls ist es ganz unmöglich, auf diese Weise von der Lage der einzelnen Ureterschlingen eine Vorstellung zu gewinnen. Nur von der ersten Schlinge (Fig. 24, 25 *ur*<sup>1</sup>) ist die Ventralwand mit einer Anzahl radialer Querlinien, welche innern Falten entsprechen, in ganz undeutlicher Contourirung wahrzunehmen; alles

Uebrige lässt sich nur an lückenlosen Schnittserien feststellen. Die innere Nierenöffnung (Fig. 19 *ö. int. re*) ist sehr klein und nur auf wenigen Schnitten sichtbar. Sie wird von einer Ringfalte mit eingelagertem Sphinctermuskel gebildet und fällt leicht durch ihre dunkle Färbung nach Hämatoxylintinction in die Augen. Die Epithelzellen werden nämlich hier sehr schmal und hoch und erhalten sehr grosse, fast die ganze Zelle ausfüllende Kerne. Von Cilien war in Canada-balsam nichts zu sehen. Nach beiden Seiten hin geht dieses dunkle Epithel ganz rasch in dasjenige des Nierenkörpers resp. des Ureters über. Die erste Ureterschlinge (Fig. 19, 20, 23, 24 *ur<sup>1</sup>*) begleitet den Vorderrand des Nierenkörpers bis in die Nähe des Rectums als eine breite, aber niedrige Röhre, die viele kleine Blindsäcke bildet und stets ventral von den übrigen Ureterschlingen verläuft. Sie liegt also dicht über dem Diaphragma und füllt den Raum zwischen den Athemröhren und dem Nierenkörper aus (Fig. 20). Die zweite Ureterpartie hat den gleichen, aber rückläufigen Verlauf wie die erste, welcher sie dorsal aufliegt. Dabei ist sie nicht ganz so breit wie *ur<sup>1</sup>*. Zwischen beide schieben sich die Endspitzen von Athemröhren ein und dringen bis zum Nierenkörper vor. *ur<sup>2</sup>* erstreckt sich nach links bis etwas über die innere Nierenöffnung hinaus und biegt dann nach hinten in die dritte Schlinge um (Fig. 28 *ur<sup>3</sup>*). Fig. 19 stellt einen etwas schräg ausgefallenen Längsschnitt dar, weshalb auf ihr gleichzeitig die innere und äussere Nierenöffnung und der Uebergang von *ur<sup>2</sup>* zu *ur<sup>3</sup>* zu sehen sind. Die dritte Ureterschlinge ist die breiteste und längste von allen (Fig. 20) und übertrifft in ersterer Hinsicht sogar die Brücke der beiden Nierenlappen. Sie zerfällt in einen hintern Schenkel (*ur<sup>3</sup>*) und einen vordern (*ur<sup>3'</sup>*). Ersterer verläuft grössten Theils über dem Nierenkörper und liegt in seinem mittlern Abschnitt hinter den übrigen Ureterschlingen und direct unter der Rückenhaut. Er begleitet in dieser Lage auch, sich nach vorn wendend, die Spitze des rechten Nierenlappens und zieht über diese noch etwas nach vorn bis zum Rectum, um hier in den vordern Schenkel *ur<sup>3'</sup>* überzugehen. Während dieses Verlaufs über der rechten Nierenspitze liegt er nach aussen von den übrigen Ureterschlingen (Fig. 28). *ur<sup>3'</sup>* ist von mässiger Breite und zieht dorsal von der zweiten Schlinge im Bogen wieder nach links (Fig. 20, 23), um in der Längsebene der innern Nierenöffnung als vierter und letzter Abschnitt (*ur<sup>4</sup>*) sich nach vorn zur äussern Mündung zu wenden. Diese letzte Strecke zeigt Fig. 19 in ganzer Länge, während sie auf den Figg. 21 und 22 quer getroffen ist. Ihr Endstück, welches die Haut durchbohrt, ist wesentlich enger

als die sich anschliessende Partie. Die Eintheilung des Ureters in verschiedene Strecken hätte natürlich auch noch in anderer Weise vollzogen werden können; ich habe diese Gliederung mit Rücksicht auf den Vergleich mit der Gattung *Aneitella* gewählt.

Die zwei kurzen Ureterdivertikel (Fig. 23  $div^{1/2}$ ,  $div^3$ ) entstehen durch den Uebergang der ersten Schlinge in die zweite, resp. die dritte  $ur^3$  in  $ur^{3'}$ . Ersteres ist verhältnissmässig klein und liegt ventral (Fig. 21  $div^{1/2}$ ), letzteres ist sehr viel breiter und berührt die Rückenhaut ( $div^3$ ); es ragt auch nach vorn weiter als jenes vor. Sehr merkwürdig ist das dritte, von  $ur^4$  entspringende Divertikel (Fig. 23  $div^4$ ), einmal wegen seiner Länge und dann dadurch, dass es mit Ausnahme seines blinden Endes und seines Anfangs vollständig in der Rücken- haut verläuft. Es liegt mit seiner Wurzel in derselben Querebene wie der Athemgang (Fig. 23) und tritt dann sofort in die Rücken- haut über, um innerhalb der ventralen Fläche derselben im Bogen hinter dem Athemgang und über der Mantelhöhle nach rechts zu ziehen. In der Nähe des Rectums verlässt es die Rücken- haut wieder und endet frei im Dorsalsinus zwischen den Terminalzweigen der vordern rechtsseitigen Athemröhren. Auf den Querschnitten Fig. 21 und 22 ist es zweimal getroffen worden, einmal auf der pericardialen Seite an seiner Wurzel und dann auf der andern Seite des Athemgangs kurz vor dem Austritt aus dem Rücken. An dem Längsschnitt Fig. 20 ( $div^4$ ) ist ersichtlich, dass es nach hinten bis über den Hinterrand der Mantelhöhle sich ausdehnt.

Der *Renopericardialcanal* ist ein kurzer, flimmernder Gang, welcher etwas nach rechts von der innern Nierenöffnung in schrägem Verlauf aus dem Herzbeutel in die Harnkammer am Vorderrand des linken Nierenlappens führt (Fig. 23, 24 *reper*). Die Cilien des cubischen oder niedrig cylindrischen Epithels sind, wie fast immer, sehr ansehnlich, höher als die zugehörigen Zellen, und daher auch in Canada- balsam deutlich sichtbar. Auf dem Längsschnitt Fig. 19 schiebt sich das Pericard in der Umgebung der innern Nierenöffnung unter den Nierenkörper, so dass beide leicht in Communication treten können.

Das Epithel der Niere bietet zum Theil interessante Verhältnisse dar. Im Nierenkörper besteht es aus niedrigen oder cubischen Zellen (Fig. 41) mit grobkörnigem Protoplasma und basalständigem, mässig grossem Kern. In der terminalen Hälfte der Zelle entwickelt sich eine Vacuole, die von einer wasserklaren, dem Anschein nach dickflüssigen, gallertartigen Masse erfüllt ist. Sie um-

schliesst fast ausnahmslos nur ein rundes Concrement, welches etwas gelblich tingirt ist und schwachen Glanz besitzt. Kleinere Concremente erscheinen homogen, grössere lassen häufig eine periphere Schichtung oder auch ein dunkleres centrales Korn erkennen. Die Concremente liegen fast immer im Centrum der Gallerte, zuweilen auch etwas excentrisch, aber nur selten berühren sie das umgebende Protoplasma. Aus diesem Grunde fasse ich die Vacuolensubstanz als dickflüssig auf, denn wäre sie wässrig, so würde das Concrement der Schwere folgen und zu Boden sinken. Hat die Vacuole in einer Zelle eine ansehnliche Grösse erreicht, so drängt sie den Kern in eine Ecke und sondert das Protoplasma in eine dünne terminale und eine dickere basale Zone. Schliesslich durchbricht sie mittels einer mässig grossen Oeffnung die erstere und entleert die Gallerte und das Concrement nach aussen. In der Harnkammer findet sich ferner viel körniges Protoplasma, das sich meist zu Klumpen zusammenballt und dann an Concrementmassen erinnern kann. Es stammt wohl von Zellen, die ihren Inhalt bei der Conservirung nach aussen stiessen.

Das Ureterepithel (Fig. 41—43) zeigt, auf Schnitten und in Glycerin untersucht, sehr deutlich eine Zusammensetzung aus zwei Elementen, erstens aus „flimmernden Calottenzellen“ (*kz*) und zweitens aus cilienlosen Zellen. Erstere treten nur vereinzelt oder zu zweien von Strecke zu Strecke auf, während die nackten Zellen die Hauptmasse des Epithels ausmachen. Die Calottenzellen sind schon früher (PLATE, 1891, p. 569 ff.) von mir als charakteristische Elemente des Ureters der meisten Pulmonaten nachgewiesen worden. Sie springen auch bei *Janella* mit einem flach gewölbten Höcker über das Niveau der übrigen Zellen vor, von denen sie sich weiter durch ihr helles, feinkörniges Plasma und die langen, sonnenförmig ausstrahlenden Wimpern unterscheiden. Beiden Zellen gemeinsam ist eine Stäbchencuticula. In meiner frühern Arbeit habe ich ferner angegeben, dass die Calottenzellen ein feinkörniges, die gewöhnlichen Ureterzellen ein längsstreifiges Protoplasma besässen; ich bin jetzt an der Richtigkeit dieser Angabe irre geworden, weil ich mich bei *Janella* davon überzeugen konnte, dass die mit starken Trockensystemen auch hier (Fig. 42) deutlich wahrnehmbare Längsstreifung keine eigentliche Plasmastructur darstellt, sondern in ganz anderer Weise gedeutet werden muss. An solchen Schnittbildern fiel mir auf, dass keine Zellgrenzen festzustellen waren und dass die Strichelung dicht unter der Cuticula aufzuhören schien. Die Erklärung ergiebt sich, wenn man gut conservirte, nur mit Hämatoxylin, aber nicht mit Eosin gefärbte

Partien der Ureterwand in Glycerin von der Fläche untersucht. Diese Zellen (Fig. 43 bei *a*) haben einen sehr interessanten, so weit mein Wissen reicht, für Epithelzellen einzig dastehenden Bau. Um den Kern herum bildet das Plasma einen schmalen Hof, von dem zahlreiche Lamellen radienförmig nach allen Seiten ausstrahlen. Die Lamellen haben eine unregelmässige Gestalt, tragen fast immer mehrere kurze, seitliche Knospen und werden nach aussen zu im Allgemeinen schmaler. Sie greifen von den benachbarten Zellen aus tief zwischen einander ein, wie die Finger zweier gefalteter Hände, so dass zwischen ihnen nur ganz schmale Intercellularspalten bestehen bleiben, die stark lichtbrechend erscheinen, sonst aber keine Structureigenthümlichkeiten erkennen lassen. Die Contouren jeder Zelle werden hierdurch sehr deutlich. Das Protoplasma sieht um den Kern herum und in den Lamellen homogen und grau aus, mit zahlreichen eingelagerten sehr feinen Körnchen. Eine deutliche Zellmembran fehlt; ich halte die Zellen für nackt und nehme an, dass sie durch jene stark lichtbrechende Kittsubstanz zusammengehalten werden. Diese färbt sich mit Eosin ebenso wie das Plasma, weshalb die Bilder nach Anwendung dieses Farbstoffs weniger instructiv sind. Bei Anwendung einer sehr starken und guten Oelimmersion (ZEISS Apochromat 2 mm, Ocular 8) kann man sich an optischen Querschnitten (Fig. 41) davon überzeugen, dass eine Längsstreifung im Protoplasma thatsächlich fehlt und nur durch die Lamellen vorgetäuscht wird. Die Intercellularspalten sind deutlich erkennbar, und in der Ebene des Kerns ist nur eine homogene, von feinen Körnchen durchsetzte Plasmaschicht zu sehen. Dicht unter der Cuticula stossen die Lamellen zusammen, ohne dass ich zu entscheiden vermochte, ob sie hier getrennt bleiben oder verschmelzen.

Es ergibt sich nun aus diesen Beobachtungen die Frage, der ich zunächst noch nicht näher getreten bin, ob nicht auch in vielen andern Fällen ein längsstreifiges Plasma bloss der optische Ausdruck einer Lamellenbildung ist. Um sie zu entscheiden, werden von derartigen Zellen stets Flächenbilder bei sehr starker Vergrösserung zu untersuchen sein.

Ueber die morphologische Auffassung dieser „Stern- oder Lamellenzellen“, wie wir die besprochenen Gebilde nennen können, ist eine Meinungsverschiedenheit wohl kaum möglich, da man an manchen Stellen, namentlich in der Umgebung der Calottenzellen (Fig. 43 bei *b*), alle Uebergänge zu gewöhnlichen Stachelzellen findet. Die Fortsätze werden hier bedeutend kürzer, so dass die Zellcontour unregelmässig



gesägt erscheint. Nicht selten bildet eine Zelle an dem einen Ende lange Lamellen, an dem andern kurze Zacken. Um die rundlichen, in der Flächenansicht wie helle Vacuolen aussehenden Calottenzellen herum fehlen selbst diese Zacken, dafür treten aber deutliche Inter-cellularfäden auf, welche jene mit den Stachelzellen verbinden. Die Sternzellen sind also hoch differenzierte Stachelzellen. Die Calottenzellen scheinen sich vielfach amitotisch zu theilen, wenigstens ist der Kern häufig stark eingeschnürt, zuweilen sogar in doppelter Zahl vorhanden, und endlich trifft man auch ab und zu auf zwei in der Flächenansicht halbkreisförmige Calottenzellen, die mit der ebenen Fläche an einander liegen und zusammen für eine runde Zelle gehalten werden könnten, wenn nicht eine zarte Scheidewand sie trennte und in jeder ein Kern läge. Ich habe diesen Verhältnissen nicht viel Zeit gewidmet, aber den Eindruck gewonnen, dass hier auf Amitose des Kerns regelmässig eine Zelltheilung folgt. Zum Schluss noch einige Maassangaben. Die Calottenzellen sind in der Mitte ca.  $15 \mu$  hoch,  $21 \mu$  breit, und ihre Cilien sind  $10\frac{1}{2} \mu$  lang. Die Sternzellen sind durchschnittlich  $8\frac{1}{2} \mu$  hoch, wobei  $\frac{3}{4} \mu$  auf die Dicke der Cuticula fallen. In der Flächenansicht sind sie nach Breite und Länge sehr variabel.

*Aneitella berghi*. Die Niere dieser Art erscheint zwar auf den ersten Blick recht verschieden von der der vorigen (vergl. Fig. 23 mit Fig. 40), zeigt aber doch denselben Typus und zwar in einer etwas einfachern Form. Da nun ferner bei *Aneitella* der Ureter sich noch in den Athemgang, also in einen Theil der Mantelhöhle, öffnet und somit an die ursprünglichen, fast allen übrigen Pulmonaten zukommenden Verhältnisse erinnert, so ist die Niere von *Aneitella* primitiver als die von *Janella* und diese daher von jener abzuleiten. Selbstverständlich lässt sich eine solche Ableitung nicht für alle Einheiten durchführen. Der Nierenkörper ist bei *Aneitella* einheitlich und entspricht seiner Lage nach (hinter dem Pericard und links von der Mediane) dem linken Nierenlappen von *Janella* (Fig. 33, 40 *re*). Er besteht wie bei dieser aus einer den Vorderrand begleitenden geräumigen Harnkammer (Fig. 29 *re'*) und aus dem Trabekelwerk (*re*), welches dadurch von *Janella* abweicht, dass es auch auf der ganzen Ventralfläche des Körpers gut ausgebildet ist, so dass sich die Harnkammer von der Vorderseite gegen das Centrum des Körpers ausdehnt und oben, hinten und unten von der Spongiosa umgeben wird. Die Lage der innern Nierenöffnung ist bei beiden Gattungen dieselbe; bei *Aneitella* verläuft der Renopericardialgang genau medial und ven-

tral von dieser Öffnung, so dass beide auf dem Längsschnitt Fig. 29, dessen Richtung auch in Fig. 40 eingetragen ist, zu sehen sind (*o.int.re; reper*). Der eigentliche Ureter ist bei *Aneitella* kürzer als bei der andern Gattung, besitzt aber dafür um so längere, sehr eigenartig ausgebildete Divertikel. Man kann an ihm folgende Theilstrecken unterscheiden: eine erste Schlinge (Fig. 40 *ur*<sup>1</sup>), welche von der innern Nierenöffnung eine kurze Strecke nach rechts zieht; eine zweite (*ur*<sup>2</sup>), welche wieder nach links zurücläuft; beide sind verhältnissmässig eng, wengleich sie breiter sind, als man aus der Betrachtung der etwas schematisch gehaltenen Fig. 40 entnehmen sollte; *ur*<sup>1</sup> liegt ventral von *ur* (Fig. 30, wo beide in einander übergehen); eine dritte Schlinge (*ur*<sup>3</sup>), welche sehr breit und geräumig ist und medial nach vorn läuft, um als vierte Schlinge (*ur*<sup>4</sup>) im grossen Bogen sich um die vordere Masse der Athemröhren herum nach rechts zu wenden. Durch ein kurzes, enges Endstück mündet dieser geräumige Canal (Fig. 31, 32 *ur*<sup>4</sup>) zusammen mit dem Athemgang (Fig. 32 *atg*) in die Renoanalrinne (*rr*) des Mantelschilds aus. Aus Fig. 30 ist ersichtlich, dass alle vier Schlingen wie bei *Janella* mit zahlreichen, kurzen Blindsäcken oder breiten Ausstülpungen besetzt sind. Sie sind nicht zu verwechseln mit den langen Divertikeln (Fig. 40 *div*<sup>1</sup>—*div*<sup>4</sup>), welche sich hinter der hintern Masse der Athemröhren ausdehnen. Diese gliedern sich in der folgenden Weise. An der Uebergangsstelle von *ur*<sup>1</sup> in *ur*<sup>2</sup> entspringt ein grosses Diverticulum commune (*div.com*), welches ungefähr bis zur Mediane nach rechts zieht und sich dann in zwei über einander liegende Canäle (Fig. 31 *div*<sup>1</sup>, *div*<sup>2</sup>) spaltet. Beide laufen bis in die Nähe des Rectums. Von der Wurzel der dritten Ureterschlinge zweigen sich zwei weitere, lange Divertikel ab (*div*<sup>3</sup>, *div*<sup>4</sup>), die ebenfalls über einander und über dem Diverticulum commune resp. dessen Fortsetzungen liegen (Fig. 31). Zwischen diese vier Divertikel schieben sich zahlreiche Athemröhren mit ihren Endzweigen ein. Während nun bei *Janella* die Divertikel blind geschlossen endigen, gehen sie bei dieser Gattung paarweise in einander über, und zwar verbinden sich der oberste und der unterste Blindsack (*div*<sup>1</sup> und *div*<sup>4</sup>) und die beiden mittlern. Um nicht zu viel Abbildungen zu geben, verweise ich auf Fig. 32, wo wenigstens die Vorstadien dieser eigenartigen Communication zu sehen sind. Zunächst rücken *div*<sup>2</sup> und *div*<sup>3</sup> weiter nach hinten, wodurch den beiden andern Divertikeln Gelegenheit gegeben wird, sich zu nähern und zu verschmelzen, was ich in jener Zeichnung durch zwei Punktlinien angedeutet habe. Etwas nach rechts vor und hinter dieser vorderen

bogenförmigen und dorsoventralen Communication vollzieht sich dann die Verbindung zwischen  $div^2$  und  $div^3$ .

Die Histologie konnte ich bei *Aneitella berghi* nicht eingehend berücksichtigen, da die Conservirung hierzu nicht genügte. Doch scheinen die Verhältnisse wie bei *Janella* zu sein. Die Zellen im Nierenkörper enthalten als Regel nur ein rundes, schmutzig gelbes Concrement von undeutlicher concentrischer Schichtung, zuweilen auch von körniger Structur. Sie liegen inmitten einer Gallertvacuole und werden grösser (bis zu  $11 \mu$  Durchmesser) als bei *J. schauinslandi*. Die sternförmige Lamellenbildung der Ureterzellen ist auf meinen Präparaten stellenweise an Flächenbildern sehr deutlich zu erkennen und dem entsprechend auch die Längsstreifung auf Schnitten.

Aus den Lageverhältnissen geht hervor, dass sich folgende Homologien zwischen den Nierenregionen der beiden untersuchten Formen annehmen lassen. Es entsprechen sich:

<i>Aneitella berghi</i> (Fig. 40)	<i>Janella schauinslandi</i> (Fig. 23)
Nierenkörper	linker Lappen des Nierenkörpers
$ur^1$	$ur^1$
$ur^2$	$ur^2$
$div.com$	$div^{1/2}$

Nicht ganz so leicht erkennbar sind die Beziehungen zwischen den übrigen Regionen. Ich deute sie in der folgenden Weise, obwohl es möglich ist, dass ich hierbei nicht das Richtige treffe, weil vielleicht auch *Aneitella* einseitig differenzirt ist und daher nicht als directer Ausgangspunkt dienen kann. Gehen wir nun einmal von *Aneitella* aus, so ist anzunehmen, dass bei der Wanderung der Nierenöffnung (Fig. 40 *o. re*) von rechts nach links bis zu der Stellung, welche sie bei *Janella* einnimmt,  $ur^4$  in eine mediale Stellung verschoben wurde, während  $ur^3$  hinter die Masse der Athemröhren gedrängt wurde und dabei U-förmig einknickte. So zerfiel  $ur^3$  von *Aneitella* in die zwei Schenkel  $ur^{3'}$  und  $ur^3$  von *Janella*. Nicht zu entscheiden ist ferner, ob die Divertikel  $div^3$  und  $div^4$  der beiden Gattungen einander direct homolog sind oder ob hier nur dieselbe Tendenz zur Oberflächenvergrösserung in ähnlicher Weise realisirt worden ist. Jedenfalls erscheint es mir wichtig, auch bei zukünftigen Untersuchungen anderer Arten auf solche theoretische Erörterungen einzugehen, um dadurch diese unter den Pulmonaten einzig dastehenden Verhältnisse unserm Verständniss näher zu bringen. Auf einen Vergleich des Harnapparats der Janeliden mit den übrigen Lungenschnecken gehe ich nicht näher ein und

hebe hier nur die Hauptsache hervor, dass die Niere jener Familie bei *Janella schauinslandi* vollständig, bei *Aneitella berghi* bis auf die Einmündung in den Athemgang aus dem Verband mit der Mantelhöhle sich losgelöst hat.

## VI. Schalenbläschen und Schalenrudimente.

Die vergleichende Anatomie der Gastropoden lehrt, dass ein Rudimentärwerden der Schale stets dadurch eingeleitet wird, dass der Mantel sich über die Schale hinüberschlägt, wodurch diese in eine Anfangs noch offene, später allseitig geschlossene „Schalenkammer“ verlagert wird. Ist das Thier auf diese Weise zur „Nacktschnecke“ geworden, so kann die Schale innerhalb ihrer Kammer in mehr oder weniger ausgesprochener Weise die ursprünglichen Formverhältnisse bewahren, oder sie kann einer allmählichen Rückbildung verfallen, welche mit ihrem Zerfall in kleinste Bruchstücke endet; stets aber liegen diese, wie bei *Arion*, dann noch in einer gemeinsamen Schalenkammer. Geht dieser Process noch weiter, so verschwinden auch die Kalkkrümel, in welchem Fall, wie es scheint, auch stets die Schalenkammer nicht mehr auftritt. Dass bei den Janelliden Schalenrudimente in der Rückenhaut vorkommen, wird von fast allen Beobachtern angegeben, wengleich ihre Ansichten über Zahl und Anordnung derselben wenig übereinstimmen. Es mag dies darauf zurückzuführen sein, dass diese Kalkstücke, wie alle rudimentären Organe, individuell und auch nach den Arten erheblich variiren. Vielleicht ist auch bei einigen der Zerfall noch nicht eingetreten, sondern das Schalenrudiment noch einheitlich. Hierauf weisen wenigstens die Angaben von MACDONALD (1856) für *Aneitea macdonaldi* und von P. FISCHER (1868) für *Aneitea hirudo* hin, dass bei diesen Arten nur eine Kalkplatte vorhanden ist, die bei ersterer als „a stout elongated scutellum“, bei letzterer als eine kleine weisse Bohne oder nierenförmige Platte geschildert wird. Wahrscheinlicher ist es freilich, dass in diesen Fällen nur die vordere grosse Kalkplatte beobachtet, die hintern kleinern übersehen wurden, da HUMBERT (1863) und SIMROTH (1889) für *Aneitea graeffei* und BERGH (1870) für *Aneitea schüttei* mehrere Kalkstücke nachgewiesen haben, von denen nach BERGH das vorderste das grösste ist. Hier thut eine Nachuntersuchung Noth. — Sehr verschieden lauten ferner die Angaben über den Sitz dieser Schalenpartikel. KNIGHT (1859) verlegt sie „in die vordere Wand des Lungensackes“, HUTTON (1881, für *J. bitentaculata* und *marmorea*) sogar „inside the pulmonary cavity“, was so unverständlich ist, dass ich vermuthete, er hat schreiben

wollen inside the wall of the pulmonary cavity; SIMROTH (1889, p. 83, 84) spricht seine Verwunderung über das Fehlen einer Schalentasche aus und meint, die Kalkstücke gehörten den tiefern Lagen der Cutis an.

Hier will ich mit meinen eigenen Untersuchungen einsetzen, die für *J. schauinslandi* und *A. bergi* darthun, dass Rudimente einer Schalenkammer in Gestalt zahlreicher geschlossener Epithelbläschen vorhanden sind. Jedes dieser „Schalenbläschen“ enthält ein grösseres oder mehrere (bis viele) kleinere Kalkstücke. Sie gehören nicht der eigentlichen Rückenhaul oder gar der Wand der Mantelhöhle an, sondern liegen frei unter der Cutis im Dorsalsinus und werden nur durch einzelne zarte Bindegewebsstränge theils an dieser, theils unter einander befestigt (vergl. für *Aneitella* die Figg. 29—32, für *Janella* die Figg. 16, 19, 20 bei *sch*). Obwohl die meisten dicht unter der Rückenhaul, zwischen dieser und den Pallialorganen angebracht sind, rücken doch auch viele weiter nach unten, bis in die Nähe des Diaphragmas, nie aber treten sie in die Cutis der Rückenhaul selbst hinein oder durch das Diaphragma hindurch in die Leibeshöhle, wengleich es bei einzelnen vorkommen kann, dass Cutisfasern sich um sie herumlegen. Sie gehören also wie die übrigen Pallialorgane zum Sinus dorsalis, und nur in dem Sinne, dass dieser Sinus als eine enorme Lacune der Rückenhaul seiner Entstehung nach aufzufassen ist, kann man sie mit den frühern Autoren in diese selbst hinein verlegen. Der feinere Bau dieser Bläschen ist aus Fig. 17 *sch* ersichtlich. Sie haben eine rundliche oder ovale Form und durchschnittlich etwa eine grösste Axe von 300  $\mu$  Länge. Die Wand entbehrt, abgesehen davon, dass einzelne Bindegewebsstränge an die Bläschen (ob an alle?) auf eine kleine Strecke hinantreten können, einer besondern bindegewebigen Tunica und besteht nur aus einer ca. 7—8  $\mu$  hohen Protoplasmaschicht mit eingestreuten Kernen. Das Protoplasma sieht in Canada-balsam hell und feinkörnig aus; in Glycerin oder Wasser untersucht, ist hingegen eine deutliche Längsstreifung (Fig. 42) und Körnelung zu erkennen, Zellgrenzen fehlen jedoch, so dass die häufig etwas unregelmässig geformten Kerne in ganz wechselnden Abständen angetroffen werden. Wie Flächenpräparate bestätigen, liegt hier demnach ein Syncytium vor. Im Lumen der Bläschen kommt neben den Kalksteinchen vielfach auch eine mit Hämatoxylin sich leicht tingirende Schleimmasse (Fig. 17 *schl*) vor. Für *J. schauinslandi* kann ich angeben, dass bei einzelnen Individuen als Regel in jedem Bläschen nur einige wenige, aber grosse und eckige Kalkkörner vorkommen (Fig. 16,

19, 20), während sie bei andern mit einem sehr feinkörnigen Pulver erfüllt sind (Fig. 41). Im erstern Falle sind die Bläschen unter der Lupe leicht, im letztern schwer wahrzunehmen.

Bei *J. schauinslandi* sind nach oberflächlicher Schätzung in summa mindestens 60—80 Schalenbläschen vorhanden. Die Hauptmasse liegt am Vorderrand des Sinus dorsalis als ein unter der Lupe weissliches Querband (Fig. 24, 25), und ein zweiter Haufen bedeckt die Rückenfläche des linken Nierenlappens. Zwischen beiden spannt sich nicht selten eine bandförmige Reihe von Kalkkörpern aus, welche den medialen Pericardrand begleitet und schon von HUTTON und SIMROTH bemerkt wurde. Neben diesen Hauptcentren der Gruppierung können einzelne Bläschen aber überall regellos und zerstreut im Rückensinus auftreten. So z. B. auf Fig. 25 am Hinterrand der Nierenbrücke (*sch'*). Wahrscheinlich reissen die zarten, bindegewebigen Befestigungsbänder der Bläschen bei energischen Contractionen des Diaphragmas zuweilen ein, und der Blutstrom treibt solche freie Kalksäcke dann bald hierhin, bald dorthin. Den Sinus können sie natürlich nie verlassen und auch schwerlich in die Vorkammer geschwemmt werden, da der Zugang zu dieser fast allseitig von den Athemröhren umgeben wird.

Bei *Aneitella berghi* ist die Zahl der Bläschen viel geringer (Fig. 33). Auch hier fand ich zwei Hauptgruppen, eine am Vorderrand des Rückensinus und eine zweite am Vorderrand des Nierenkörpers. Die grössten Kalkstücke, welche mir zu Gesicht kamen, massen ca.  $\frac{3}{4}$  mm. Eine beide Gruppen verbindende Kette von Bläschen existirt hier nicht, aber auffallender Weise sind einzelne derselben der Vorderkante des Nierenkörpers so tief von aussen eingesenkt, dass es auf Schnitten aussieht, als lägen sie vollständig in dem Trabekelwerk. Von versprengten Bläschen fand ich eins dicht neben dem Visceralnerv I (Fig. 33) und eins dicht vor der Sinnesblase (*sbl*). Histologisch verhalten sich die Rudimente der Schalenkammer hier wie bei der vorigen Art, nur fehlte die Plasmastreifung. Die Kerne sind vielfach so tief gelappt resp. eingeschnürt, dass man an amitotische Theilungen denken muss. Aber solche sind natürlich in einem fixirten Syncytium kaum nachweisbar.

## VII. Darmcanal und Situs viscerum.

Der Tractus intestinalis der Janelliden ist zwar besser bekannt als irgend ein anderes Organsystem, doch bleiben trotzdem noch manche Verhältnisse unklar. So bedarf vor allem die Frage einer Nachuntersuchung, ob bei allen Arten der Gattung *Aneitea* ein Blind-

sack vorhanden ist und ob bei *Triboniophorus* der Magen dreitheilig ist und in einen weiten, dünnwandigen Vormagen, einen kurzen dickwandigen eigentlichen Magen und in einen kurzen Blindsack zerfällt. Diese Dreitheilung findet sich nach KEFERSTEIN (1865) bei *Trib. kreftii* und nach BERGH (1870) bei *Trib. schüttei*, während MACDONALD (1856) für die nach ihm benannte Art und FISCHER (1868) für *A. hirudo* nur einen langen Magen und einen kleinen Blindsack angeben. MACDONALD bezeichnet freilich das Vorderende dieses Magens als „crop“, aus seiner Abbildung geht jedoch hervor, dass dieser Kropf vom Magen sich nicht absetzt. Stellt sich nun bei spätern Untersuchungen heraus, dass MACDONALD und FISCHER sich nicht geirrt haben, so müsste die früher übliche, von FISCHER (1868, p. 236) aufgehobene Trennung dieser Formen in die zwei Gattungen *Triboniophorus* (mit dreitheiligem Magen) und *Aneitea* (mit zweitheiligem Magen) wieder eingeführt werden.

Ueber die Gattung *Janella* sprechen sich alle Autoren (KEFERSTEIN, 1865, für *J. bitentaculata*; HUTTON, 1881, für *J. bitentaculata* und *marmorea*; SIMROTH, 1889, für *J. marmorata* und *verrucosa*) mit Ausnahme von COLLINGE (1894) dahin aus, dass nur ein einziger, spiralig gewundener, weiter Magen und kein Blindsack vorhanden ist. COLLINGE hingegen findet bei *J. maculata* einen weiten Vormagen und „einen kleinen, eiförmigen Magen, welcher zwischen den Leberlappen eingebettet“ liegt. Da ich bei *J. schauinslandi* (Fig. 44 *sto*) und *Aneitella berghi* auch nur einen langen einheitlichen Magen (Fig. 44 *sto*) finde, so vermthe ich einen Irrthum von COLLINGE, der dadurch entstanden ist, dass der Endtheil des Magens zufällig etwas erweitert war. Maassgebend für die Gliederung des Darmcanals können nur sein erstens ansehnliche Differenzen in der Weite des Lumens, zweitens Verschiedenheiten im Bau der Wandung (grössere oder geringere Dicke, Structur der Mucosa) und drittens die Lage der Leberpori. Geht man hiervon aus, so kann man hinter dem Pharynx bei *J. schauinslandi* nur folgende vier Regionen unterscheiden: Oesophagus (*oes*), Magen (*sto*), Mitteldarm (*d*), Rectum (*rec*, Fig. 44). Bei einem Exemplar von 44 mm Länge massen dieselben 10, 25, 55, 10 mm. Der Oesophagus ist vom Magen bei äusserlicher Betrachtung nicht scharf abzugrenzen, indem der letztere, abgesehen von den  $1\frac{1}{2}$  Spiralwindungen, welche er beschreibt, eine spindelförmige Gestalt hat und nach vorn und hinten ganz allmählich in das Kaliber der benachbarten Regionen übergeht. Schneidet man diese Theile aber auf, so ist die Grenze deutlich ausgesprochen, indem die Mucosa des Oesophagus

durchsichtig und weisslich, die des Magens undurchsichtig und leicht gelblich erscheint. Hier muss also sich das Epithel irgend wie verändern, obwohl dasselbe in beiden glatt ist und keine Falten (abgesehen von zufälligen Contractionen) bildet. Die Grenze zwischen Oesophagus und Magen wird äusserlich ungefähr dadurch markirt, dass die Aorta sich hier in den vordern (*ao. ant*) und hintern Stamm (*ao. post*) spaltet. Die Speicheldrüsen (*sal*) liegen schon auf dem Anfang des Magens. Die hintere Magengrenze wird durch eine kleine Einschnürung und durch den Leberporus (Fig. 44 *o. hep*) bestimmt. Auf der Ventralfläche jener Einschnürung liegt nämlich eine rundliche Grube, und in dieser münden neben einander die kleine Vorderleber (*hep. ant*) und die viel grössere Hinterleber (*hep. post*) aus. Irgendwelche Falten finden sich nicht an dieser Uebergangszone und auch nicht im Mitteldarm. Wohl aber besitzt der Enddarm (*rec*) sehr deutliche Längsfalten, so dass seine Schleimhaut sich scharf abhebt von der des Mitteldarms.

Der natürliche Situs dieser Regionen ist aus Fig. 43 ersichtlich, welche die Eingeweide von oben, nach Entfernung der Rückenhaut darstellt. Der schräg von rechts vorn nach links hinten verlaufende Penis (*pe*) verdeckt einen Theil des Pharynx, des Oesophagus und des Magens, doch sind in die Zeichnung auch die von oben nicht sichtbaren Strecken mit schwarzen Punktlinien eingetragen worden. Wegen seiner Spiralkrümmung erblickt man vom Magen nur zwei durch einen Spalt getrennte dorsale Portionen (*sto*), die über der Fussohle durch eine ventrale Strecke zusammenhängen. Die Einmündungsstelle der Lebern ist von oben sichtbar, ebenso der erste Theil ( $d^1$ ) des Mitteldarms, welcher sich zwischen Vorder- und Hinterleber einschleibt und im Bogen nach vorn und zur Fussohle läuft. Zwischen den beiden dorsalen Magenregionen zieht er sodann ( $d^2$ ) schräg nach vorn, durchbohrt die Magenspirale und wird nun als  $d^3$  wieder sichtbar, wobei er median oder etwas schräg gestellt ist. Durch einen scharfen Knick geht er in  $d^4$  über, der anfänglich frei zu Tage tritt, dann aber im Hohlraum der Magenspirale etwas gewunden und von aussen nicht sichtbar verläuft. Als  $d^5$  bildet er eine Schlinge, läuft dann ( $d^6$ ) zusammen mit  $d^2$  zwischen den beiden dorsalen Magenportionen wieder nach vorn, durchbohrt nochmals die Magenspirale und wird endlich als Rectum wieder von oben sichtbar. — HUTTON'S bildliche Darstellung des Darmverlaufs von *J. bitentaculata* und *marmorata* stimmt mit meiner Schilderung vollständig überein bis auf die Lebern, welche nach ihm gleich gross sind und gesondert einmünden.



Vermuthlich liegt aber hier ein Irrthum vor, da schon SIMROTH für *J. verrucosa* eine grosse und eine kleine Leber nachgewiesen hat, ohne freilich das Zusammenfallen der Mündungsöffnungen festzustellen. Aus seinen Worten, „es gelang, die Lebern zu präpariren, zwei Drüsen, die genau in der Umbiegung von  $d^1$  in  $d^2$  einmünden“, scheint sogar hervorzugehen, dass nach seiner Meinung jede Leber für sich ausmündet. An der vordern Knickstelle des Darms findet SIMROTH „kleine Aussackungen, die wohl drüsiger Natur sind“. Hier liegt offenbar eine Verwechslung vor, indem der Autor abgerissene Theile der Speicheldrüsen dem Darm zurechnet. Jene Umbiegung findet nämlich über den Speicheldrüsen statt, und diese sind durch Bindegewebe sowohl ventralwärts an den Anfang des Magens als dorsalwärts an  $d^3$  und  $d^4$  (Fig. 43) befestigt. Präparirt man nun den Darm heraus, so folgen die Drüsen zwar in der Hauptmasse dem Magen, einzelne Partikelchen können aber auch am Darm haften bleiben.

*Aneitella berghi* gleicht im Verlauf des Tractus intestinalis fast völlig den Janellen, zeigt aber einige Besonderheiten, die hervorgehoben zu werden verdienen. Die Schlinge  $d^5$  rückt theilweise an die Dorsalfäche der Eingeweide empor, so dass zwischen den beiden dorsalen Magenportionen drei Darmstrecken von oben sichtbar sind, nämlich von vorn nach hinten  $d^2$ ,  $d^6$ ,  $d^5$ . Zwischen  $d^6$  und  $d^5$  liegt ausserdem ein kleiner, zur Hinterleber gehöriger Zipfel. Beide Leberdrüsen münden getrennt aus, und zwar die grosse Hinterleber 1 mm vor der kleinen Vorderleber. Hält man sich also an die Lage dieser Oeffnungen, so würde die grosse Drüse als die Vorderleber, die kleine als die Hinterleber zu bezeichnen sein. Es ist aber wohl richtiger, diese Ausdrücke rein topographisch zu fassen und die das Hinterende der Leibeshöhle ausfüllende Drüse die Hinterleber zu nennen. Diese letztere hat wegen ihrer Grösse einen recht ansehnlichen, fast 1 mm langen, querspaltigen Porus, während die Oeffnung der Vorderleber rundlich geformt und nur  $1/2$  mm weit ist. Ersterer liegt genau ventral im Pylorus, letztere rückt etwas auf die Vorderwand hinauf. Zwischen beiden verlaufen einige Längsfalten, die kurz vor der vordern Oeffnung zuerst auftreten, so dass sie eine ca. 3 mm lange Strecke bedecken. Die Längsfalten des Rectums beginnen als ganz niedrige Gebilde, so dass bei dieser Art Mitteldarm und Enddarm allmählich in einander übergehen.

KNIGHT (1859) hat zuerst hervorgehoben, dass die Radulapapille, welche am Hinterende des dicken, rundlichen Pharynx sich erhebt (Fig. 44 *rad. pap.*, Fig. 45) „zwei zarte, gefaltete, zusammengedrehte

Anhänge“ trage, und diese interessante Beobachtung ist seitdem mehrfach bestätigt worden. Ueber die Deutung gehen die Meinungen aus einander. SEMPER (Philippinen, V. 3, p. 109) erklärt sie für „gespalten“, während nach SIMROTH (1889, p. 73) nur die Seitenränder der Radulanmembran „spiralig eingerollt“ seien und sich dadurch in Form von zwei Papillen erheben. Diese Erklärung von SIMROTH ist sicher richtig, denn bei *Aneitella berghi* konnte ich bei Betrachtung des Pharynx von hinten (Fig. 51 *pap*) sehr deutlich den Beginn dieser Einrollung constatiren; bei *J. schauinslandi* ist der Process weiter gediehen (Fig. 45), und beide Spiralspapillen haben sich bis zur Berührung genähert, sind aber immerhin bis zum Punkt *a* von einander getrennt. Die Sache verdiente aber noch auf Schnitten untersucht zu werden, denn ich verstehe nicht, warum der Zungensack an seiner Wurzel viel schmaler ist als dort, wo er die Spiralspapillen bildet. Auffallend ist auch, dass er am Pharynx von unten nach oben sich emporkrümmt.

Der Kiefer der Janelliden läuft, wie bekannt, nach hinten in eine breite Chitinplatte aus. Bei *A. berghi* (Fig. 47) misst sie  $2\frac{1}{4}$  mm in der Länge und in der Breite. Die schneidende Kante *k* wird von einer glatten Leiste gebildet und trägt einen mässig vorspringenden medianen Höcker. Sie setzt sich dorsalwärts in die schmale Hornplatte *d*, nach hinten in die breite Platte *v* fort, und in dem von beiden gebildeten spitzen Winkel heftet sich die zum Dache des Pharynx gehörige Musculatur an. Charakteristisch für diese Gattung und für *Janella* (Fig. 52) ist, dass *v* und *k* nur längs einer schmalen medianen Zone zusammenstossen, während bei *Triboniophorus* nach KEFERSTEIN (1865, tab. 6, fig. 9) und BERGH (1870, tab. 12, fig. 2, 3) beide längs der ganzen Linie *k* verwachsen sind. Wie sich die Gattung *Aneitea* hierin verhält, geht aus den Abbildungen von MACDONALD und FISCHER (1868) nicht hervor, doch scheint es, als ob für sie charakteristisch ist, dass die beiden Seitenflügel der Dorsalplatte nach vorn divergiren, so dass die schneidende Kante, welche glatt und zahlos<sup>1)</sup> ist, einen ungefähr rechten Winkel bildet. Bei *Janella schauinslandi* ist der Mittelzahn der schneidenden Kante stark entwickelt (Fig. 52); der Winkel, den die Seitenränder der Ventralplatte mit der dorsalen Platte bilden, ist ungefähr doppelt so gross wie bei *Aneitella berghi*. Aus allem folgt, dass der elasmognathe Kiefer der

1) FISCHER zeichnet zwar den Kieferrand von *Aneitea hirudo* mit zwei kleinen Zähnchen, hebt aber im Text ausdrücklich hervor: „sein freier Rand ist meistens glatt“.

Janelliden solche Verschiedenheiten bei den einzelnen Arten darbietet, dass er für die Systematik von Belang ist.

Von den Zähnen der Radula ist namentlich der Rhachiszahn, dessen Existenz SEMPER mit Unrecht bezweifelt, für die Systematik von grosser Wichtigkeit. HUTTON zeichnet ihn bei *J. bitentaculata* mit 5 Spitzen<sup>1)</sup>, von denen die mittelste viel stärker ist als die seitlichen. Die Vorderkante soll 2 Knöpfe tragen oder glatt sein. Bei *J. marmorea* zeichnet derselbe Autor den Rhachiszahn mit 7 ungefähr gleich grossen Spitzen. Auf SIMROTH's Abbildung trägt derselbe Zahn von *J. marmorata* 4 gleich grosse Spitzen. Ich finde bei *J. schauinslandi* (Fig. 46) stets nur 3 Spitzen am Rhachiszahn (*rh*), von denen die mittelste die grösste ist. Die Vorderkante desselben trägt 2 kleine, weit aus einander stehende Knöpfe. An den Seitenzähnen ist stets die innerste Spitze die grösste. Der erste trägt meist 6, zuweilen nur 5 Spitzen, an den übrigen sind immer 6, manchmal auch 7 oder 8. Die Grössenverhältnisse sind aus der Abbildung ersichtlich, und ich mache namentlich auf die schwankende Lage der ganz kleinen Spitzen aufmerksam. Die Basalplatte aller Zähne läuft nach hinten in 2 verwaschene Spitzen aus. Die Vorderkante der Seitenzähne trägt meist einen grossen und einen kleinen hellen Höcker und zwischen beiden eine Ausbuchtung.

Ein ganz anderes Bild gewährt die Radula von *Aneitella berghi*, die von besonderm Interesse ist, weil sich an ihr noch mehrere Stadien der Entstehung des Rhachiszahnes durch Verschmelzung zweier Lateralzähne beobachten lassen und weil hier jeder Zahn zwei Basalplatten besitzt, eine nach hinten gerichtete (Fig. 49 *h*), welche der einzigen Basalplatte (Fig. 46) der übrigen Janelliden entspricht, und eine nach vorn gewandte (Fig. 49 *v*). Die Zähne schliessen hier demnach nicht mit einer scharfen Vorderkante ab, sondern laufen nach vorn mittels einer geneigten Platte, die vorn nicht deutlich begrenzt ist, in die Radularmembran aus. Das Längenverhältniss von Vorder- und Hinterplatte wechselt nach den Regionen der Radula. In der Mitte (Fig. 49) und am Aussenrand (Fig. 51) sind beide ungefähr gleich lang, während weiter nach aussen von der Mediane (Fig. 50, Zahn 26, vom Mittelzahn nach aussen gezählt) die Vorderplatte doppelt so lang wie die hintere wird. Wie bei *Janella* ist die mediane Spitze jedes Seitenzahns die grösste. Meist sind an

1) Anmerk. während der Correctur. In einer soeben erschienenen Arbeit zeichnet SUTER (1897) den Mittelzahn mit 7 Spitzen, von denen die mittelste die stärkste ist

diesen 5 Spitzen vorhanden, doch kommen auch in einzelnen Fällen (Fig. 49, Zahn 6) 4 oder 6 vor. Der Mittelzahn läuft nun merkwürdiger Weise nach vorn und nach hinten in je zwei Basalplatten aus (Fig. 49 *rh*) und weist schon dadurch auf seine Entstehung hin. Auf der linken Hälfte ist seine Hinterplatte kleiner als auf der rechten, und auch sonst ist er nicht symmetrisch gebaut, indem rechts 4 ungefähr gleich grosse, links nur 3 Spitzen vorhanden sind, von denen eine auffallend gross ist. Die Erklärung giebt ein anderer Rhachiszahn desselben Thiers aus der hintern Hälfte der Radula (Fig. 48). Dieser besteht hier noch aus zwei getrennten Stücken ( $r^1$ ,  $r^2$ ), die sich, wie es scheint, nur äusserlich an einander geheftet haben. Das rechte Stück ( $r^1$ ) gleicht noch fast vollständig dem ersten Lateralzahn (*I*), das linke hingegen, welches sich über jenes etwas hinüberschiebt, trägt nur 3 kleine Spitzen und ist daher im Vergleich mit der Gegenseite rückgebildet; daher ist auch seine Hinterplatte schwächer entwickelt. Verwachsen nun diese zwei ungleichen Medianzähnen ( $r^1$ ,  $r^2$ ), wie es die Regel ist, mit einander, so muss der oben geschilderte asymmetrische Rhachiszahn resultiren. An diesem gehört demnach die grosse Spitze der linken Hälfte ihrer Entstehung nach zur rechten Seite. Für das Zustandekommen einer solchen Verwachsung ist vielleicht folgende Structur der Lateralzähne von Bedeutung. Sämmtliche Spitzen (Fig. 48) werden nach vorn zu von einer Linie (wohl einer chitinegen Leiste) begrenzt, die an den Seiten (bei *e* und *i*) nach vorn umgebogen ist. An diese erhabene Kante *i* der rechten Hälfte des Rhachiszahns scheint sich die linke anzulehnen und hier mit ihr zu verschmelzen.

Die Radula scheint auch für die Abgrenzung der Gattungen von Werth zu sein. Aus den Abbildungen von KEFERSTEIN, BERGH, HUTTON, FISCHER und SIMROTH geht hervor, dass bei *J. bitentaculata*, *marmorea* und *marmorata* die vordern Basalplatten wie bei *J. schauinslandi* fehlen, während sie bei *Trib. krefftii*, *schüttei* und bei *Aneitea hirudo* wie bei *Aneitella berghi* vorhanden sind. Die drei letztern Gattungen scheinen sich durch ihre Rhachiszähne in folgender Weise zu unterscheiden. Bei *Aneitella* sind die Basalplatten derselben doppelt, bei *Aneitea* und *Triboniophorus* einfach. Bei *Triboniophorus* ist der Rhachiszahn zwar kleiner als die Seitenzähne, aber doch gut entwickelt; bei *Aneitea macdonaldi* und *hirudo* sind die Mittelzähne verkümmert.

Schon SIMROTH hat hervorgehoben, dass bei *Janella* ein eigentlicher Pharynxretractor, wie er bei den Gehäuseschnecken vorhanden ist, fehlt. Mit der Rückbildung des Columellarmuskels, mit dem der Schlundkopfrückzieher in der Regel verwächst, ist auch dieser ge-

schwunden. Bei *Aneitella berghi* hingegen, die ja in vieler Hinsicht noch nicht so weit umgebildet ist wie die *Janella*-Arten, ist ein deutlicher Pharynxretractor vorhanden, wengleich er nicht sehr stark ist. Er entspringt, wie gewöhnlich, mit doppelter Wurzel gleich hinter und unter der Radulapapille, durchbohrt dann zusammen mit dem Oesophagus, an dessen Ventralseite er verläuft, den Schlundring und steigt nun gegen den Rücken empor, wobei er die zwischen Rectum, Zwitterdrüse (*gl. her*) und Magen gelegene Lücke benutzt (Fig. 43). Auf dieser ganzen letzten Strecke wird er begleitet von dem zweiten und dritten Visceralnerven (Fig. 33 *II*, *III*) und verwächst schliesslich mit der Rückenhaut am Hinterrand der Pallialorgane und in der Mediane, dicht vor der Sinnesblase (*sbl*).

Bei beiden Arten kommen ferner noch eine Anzahl von kurzen Muskeln vor, die auch zur Bewegung des Schlundkopfs dienen und daher an diesem entspringen, so bei *Janella schauinslandi* zwei kleine dorsale Retractoren (Fig. 44 *retr*), welche am Kopfschild inseriren, jederseits ein seitlicher (*protr'*) und ein ventraler (*protr''*) Protractor und eine Anzahl zarter Fäden, welche allseitig die Wurzel des Pharynx umgeben und an der Kopfhaut enden. Bei *Aneitella berghi* verhalten sich diese Muskeln ebenso, nur sind die *retr* so breit, dass sie in der Mediane auf eine Strecke hin durch Bindegewebe vereinigt werden, und ferner scheinen die *protr''* zu fehlen.

### VIII. Die Geschlechtsorgane.

Ueber die Genitalorgane der Janelliden liegt schon ein ziemlich umfangreiches Material an Beobachtungen vor, aus denen mit Sicherheit hervorgeht, dass ihnen eine verhältnissmässig beträchtliche Breite der Differenzirung zukommt. Was aber noch fehlt, ist eine kritische Sichtung der Angaben und der Versuch, festzustellen, in wie weit der Sexualapparat für die Aufgaben der Systematik verwerthet werden kann. Liefert er nur Merkmale zur Unterscheidung der Arten, oder hat er auch Bedeutung für die Diagnose der Gattungen? Meine eigenen Beobachtungen an *Janella schauinslandi* (Fig. 53, 54) und *Aneitella berghi* (Fig. 55) und das Studium der Literatur führen mich zu dem Schluss, dass die Genitalwerkzeuge trotz ihrer weitgehenden Verschiedenheiten nur zur Sonderung der Species herangezogen werden können, wobei freilich zu beachten bleibt, dass dieselben von einzelnen Arten (*Aneitella virgata*, *Aneitea modesta*) überhaupt noch nicht untersucht worden sind. Innerhalb der verschiedenen Gattungen finden sich immer wieder dieselben Differenzirungsetappen.

Die Zwitterdrüse, auf deren absonderliche Lage neben der rechten Körperseite, vor dem Magen und ganz ausserhalb der Leber, schon die ältern Anatomen hingewiesen haben (Fig. 34 *gl. her*), setzt sich, wie allgemein bei den Pulmonaten, aus mehreren Lappen zusammen, die zu einem rundlichen Körper durch ihre Sammelgänge vereinigt werden. Jeder Lappen besteht wieder aus vielen kleinen Acini. Die Lappung kann äusserlich sofort in die Augen fallen (*J. schauinslandi*, Fig. 53, 54) oder kaum sichtbar sein (*A. bergi*, Fig. 55). Da die Zwitterdrüse auch bei allen andern Arten einheitlich ist, so ist es sehr auffallend, dass sie bei *Aneitea hirudo* nach FISCHER aus zwei vollständig getrennten Drüsenkörpern besteht.

Der Zwittergang (*d. her*) schlängelt sich hin und her und nimmt nach vorn<sup>1)</sup> allmählich an Dicke zu. Am vordern Ende findet sich bei *A. bergi* ein kleines Seitendivertikel, welches als Vesicula seminalis (Fig. 55 *ves*) gedeutet werden kann. Bei *J. schauinslandi* fehlt die Bildung, und sie ist auch bei jener Art so klein, dass sie vollständig von der bindegewebigen Umhüllung des Zwittergangs verdeckt wird und sich äusserlich nicht abhebt. Erst am aufgetheilten Präparat ist sie zu bemerken. Die untersuchte *A. bergi* war noch nicht ausgewachsen, wie aus der Kleinheit der Eiweissdrüse hervorging. Beim geschlechtsreifen Thier ist möglicher Weise auch diese Vesicula grösser. Eine Samenblase ist bis jetzt bei Janelliden noch nicht gefunden worden, denn was KEFERSTEIN bei *Triboniophorus krefftii* als solche bezeichnet, ist einfach jene vorderste dickste Strecke des Zwittergangs.

Die Eiweissdrüse (*alb*) variirt in ihrer Grösse sehr je nach dem Alter des Thiers. Fig. 53 zeigt sie bei einer jugendlichen *J. schauinslandi*  $1\frac{1}{2}$  Mal so gross wie das Receptaculum seminis, während sie auf Fig. 54 bei einem geschlechtsreifen Individuum mindestens viermal so gross wie jenes ist. Mit der Grössenzunahme hängen natürlich auch Gestaltsveränderungen zusammen, die COLLINGE (1894) mit Unrecht zur Trennung der Arten *J. maculata* und *bitentaculata* verwerthet. Auf solche Differenzen ist kein Werth zu legen. Bei der Mehrzahl der Janelliden tritt sie als einheitliches, compactes Organ auf, nur bei *Trib. krefftii* (KEFERSTEIN, 1865) und *Aneitea hirudo* (FISCHER)

1) Bei der Schilderung des Geschlechtsapparats nehme ich an, dass derselbe herauspräparirt und ausgestreckt worden ist. „Nach vorn“ bedeutet dann in der Richtung auf die Genitalöffnung, „nach hinten“ in der Richtung auf die Zwitterdrüse zu.

ist sie perlschnurförmig, indem die einzelnen Lappen in Intervallen dem Ausführgang ansitzen.

Die Genitalapparate der Janelliden zerfallen in zwei grosse Kategorien, in solche mit langem Spermoviduct und in solche ohne diesen. Erstere stellen ein primitiveres Stadium dar und pflegen daher auch hinsichtlich der Anhangsdrüsen einfacher gebaut zu sein als die letztern, bei denen sich Vas deferens und Oviduct (Fig. 53—55 *vd*, *ovd*) unmittelbar neben oder in ganz geringem Abstand vor der Oeffnung der Eiweissdrüse trennen. Obwohl dieses Merkmal sonst (abgesehen von einzelnen Ausnahmen) zur Sonderung grosser Familien benutzt werden kann (Stylommatophoren mit, Basommatophoren ohne oder nur mit ganz winzigem Spermoviduct), finden wir hier schon innerhalb der Gattung *Janella* beide Stadien neben einander. Den Arten mit gemeinschaftlichem Genitalgang (*J. bitentaculata*, *maculata*, *verrucosa*) stehen solche ohne oder fast ohne diesen (*J. marmorea*, *marmorata*, *schauinslandi*) als höher differenzirte Formen gegenüber. Die *Triboniphorus*- und *Aneitea*-Arten (*Tr. schüttei*, *krefftii*, *graeffei*; *Aneitea macdonaldi*, *hirudo*) hingegen, wie auch *Aneitella bergi* sind sämmtlich ohne Spermoviduct. Damit soll aber nicht gesagt sein, dass der Eileiter und der Samengang nicht doch hinten auf eine ganz kleine Strecke verwachsen sein können. Bei *A. bergi* (Fig. 55) finde ich eine vollständige Trennung, die so weit geht, dass sogar die Eiweissdrüse äusserlich ihre Zugehörigkeit zum Oviduct documentirt. Bei *J. schauinslandi* hingegen zeigt das unreife Thier (Fig. 53) einen deutlichen kleinen Spermoviduct, der sogar eine accessorische Drüse (*gl*) trägt, während im reifen Zustand (Fig. 54) derselbe kaum noch abzugrenzen ist.

Ist ein langer Spermoviduct vorhanden, so besitzt er, wie gewöhnlich bei Pulmonaten, in seiner Wandung auf der männlichen Seite Prostatadrüsen und eine ähnliche Drüsenkrause auf der weiblichen Seite. Fehlt hingegen ein langer eigentlicher Spermoviduct, so pflegen accessorische Drüsen aufzutreten, die freilich bis jetzt noch nicht genügend beachtet worden sind. Bei *J. schauinslandi* liessen sich im jugendlichen Zustand zwei derselben gut unterscheiden (Fig. 53): eine von kreideweisser Farbe, kugliger Gestalt und körniger Oberfläche (*gl*) und eine zweite von der Form eines gelblichen, glatten, hin und her gewundenen Schlauches (*schl*). Im geschlechtsreifen Thier sind sie so angeschwollen (Fig. 54), dass sie mit der wachsgelben Eiweissdrüse zu einer einzigen Masse verschmelzen und dann häufig kaum von einander zu sondern sind. Um sie von einander zu unterscheiden, will

ich die Drüse *gl* wegen ihrer Gestalt als Knollendrüse, die andere (*schl*) als Knäueldrüse bezeichnen. Die erstere mündet in den kurzen gemeinschaftlichen Genitalgang (*spov*) hinein, der nicht weiter in einen männlichen und einen weiblichen Halbcanal gesondert ist. Man kann diese Drüse daher auch nicht für die eine oder die andere Geschlechtsthätigkeit in Anspruch nehmen. Sie baut sich auf aus zahlreichen verästelten Tubuli, deren nach aussen gekehrte Endpartien die Körnelung der Oberfläche bedingen. Die Knäueldrüse kann als eine weibliche Drüse angesehen werden, da sie in den Oviduct einmündet. Sie besteht aus einem Schlauch mit weitem Lumen, der zu einem Spiralkegel zusammengerollt ist. Die Epithelzellen sind sehr schmal, haben grosse Kerne und wenig Protoplasma, so dass sie eigentlich — wenigstens bei jungen Thieren — nicht drüsig aussehen. In dem kurzen Spermoviduct (*spov*) bildet das Epithel sehr hohe, zahlreiche und schmale Längsfalten; solche finden sich in geringerer Zahl und niedriger auch im hintern Theil des Oviducts. Sie lösen sich im vordern Theil desselben in breite, pflasterförmige Papillen auf, die in ähnlicher Weise auch die Vagina (*vag*) bedecken. Letztere ist durch grössere Breite deutlich vom Oviduct abgesetzt, aber histologisch kaum von ihm verschieden. Gleich am Hinterende der Vagina mündet das grosse ( $4\frac{1}{2}$  mm Durchmesser), rundliche, kurz gestielte Receptaculum seminis ein, dessen Epithel (Fig. 56) aus sehr hohen Cylinderzellen besteht, die in zwei Sorten zerfallen. Bei der einen sind die Zellen verhältnissmässig breit, das Plasma erscheint hell und feinkörnig, und die granulirten Kerne (*n*) liegen in drei oder vier Etagen. Diese Zellen scheinen Drüsenzellen zu sein. Die zweite Sorte besteht aus faden- oder spindelförmigen Zellen mit intensiv gefärbten Kernen, an denen die einzelnen Chromatinkörner gar nicht oder kaum zu unterscheiden sind. Da einzelne dieser Zellen breiter werden und auch ihre Kerne sich mehr den zuerst geschilderten nähern, so halte ich sie für Ersatzzellen der Drüsenzellen. In dem Receptaculum findet sich ein kugliger weisser Spermaballen. Das Epithel wird umhüllt von einer fasrigen Schicht, bei der ich zweifelhaft blieb, ob sie als Muscularis oder Bindegewebe anzusehen ist. Das Vas deferens von *J. schauinslandi* entbehrt besonderer Drüsen.

Bei *Aneitella bergi* trägt der Oviduct nur eine kleine, von hohem Epithel ausgekleidete Anhangsblase (*gl*), die wohl als Drüse angesehen werden muss. Sie sitzt ganz am Anfang, gleich hinter der Eiweissdrüse. Oviduct und Vagina sind (wenigstens beim jungen Thier) nicht scharf zu sondern, doch kann man nach Analogie der vorigen Art die



Einmündung des sitzenden Receptaculum seminis als Grenze zwischen beiden Abschnitten ansehen. Das Vas deferens beginnt mit einer etwas über 1 mm langen Anschwellung, die durch zahlreiche drüsige Divertikel (Prostata) hervorgerufen wird.

Aus den Angaben früherer Autoren ergibt sich nun hinsichtlich des Vorkommens accessorischer, d. h. neben der Eiweissdrüse als besondere Organe auftretender Drüsen am Oviduct und Vas deferens Folgendes.

Die Arten mit langem Spermoviduct (*J. bitentaculata*, *maculata*, *verrucosa*) besitzen keine, diejenigen ohne solchen haben stets zwei derartige Drüsen, und zwar lassen sich die letztern sondern in

I. Arten mit einer männlichen (Prostata) und einer weiblichen Drüse, die beide in der Nähe der Eiweissdrüse einmünden. Hierhin gehören *Janella marmorata*, sämtliche *Triboniophorus*- und *Aneitea*-Arten und *Aneitella bergi* (Fig. 55). Die weibliche Drüse von *J. marmorata* wird von SIMROTH als gewunden bezeichnet, sie kann daher wohl mit der Knäueldrüse der *J. schauinslandi* homologisirt werden. Bei den übrigen Species aber tritt sie als blasenförmiges Gebilde auf. Die Prostata ist entweder eine compacte, am Anfang des Vas deferens sitzende Drüse (*Aneitella bergi*, *Trib. schüttei* und *graeffei*, *J. marmorata* und vermuthlich auch *A. macdonaldi*), oder sie besteht aus mehreren einander folgenden, getrennten Lappen und sieht dann perlschnurförmig aus (*Trib. krefftii*, *Aneitea hirudo*);

II. Arten ohne deutliche Prostata, mit zwei weiblichen (?) Drüsen. Hierher gehören *J. schauinslandi* (Fig. 53, 54) und wahrscheinlich *J. marmorea*; für letztere Art vermuthet HURTON zwei accessorische Drüsen, lässt es aber fraglich, ob es sich hier nicht bloss um Falten des Oviducts handelt. Ich bezweifle nicht, dass sich beide Arten, die in der Lage des Receptaculum seminis übereinstimmen, auch in den Drüsen gleichen. Unentschieden ist aber, wie oben erwähnt wurde, zur Zeit, ob die Knollendrüse (*gl*) zur männlichen oder zur weiblichen Sexualsphäre zu ziehen oder als zwittrig anzusehen ist. Es liegt ja nahe, sie analog der Kategorie I als Prostata zu deuten; aber ich wage nicht dies zu thun, weil es mir unverständlich ist, wie ihr Secret ohne besondere Einrichtungen in das enge Vas deferens fließen kann und nicht in den viel weitem Oviduct.

Bei der Mehrzahl der Janelliden zerfällt der weibliche Genitalgang in einen hintern engen und einen vordern, weitem Abschnitt,

die nach dem Vorgang von KEFERSTEIN und BERGH als Oviduct und Vagina unterschieden werden. Ein wesentlicher histologischer Gegensatz besteht aber, wenigstens bei *J. schauinslandi*, nicht zwischen beiden Regionen, und so erklärt sich wohl, dass bei *A. berghi* und *J. maculata* (nach COLLINGE, 1894) sie überhaupt nicht deutlich von einander zu trennen sind. Es mag dies aber auch daran liegen, dass in diesen beiden Fällen jugendliche Exemplare zur Untersuchung gelangten.

Das Receptaculum seminis ist für die Systematik von Wichtigkeit, weil es bald dicht am Penis (*J. maculata*, *bitentaculata*, *marmorea*, *verrucosa*, = proximale Anheftung), bald weit von diesem in den hintersten Theil der Vagina (*J. schauinslandi*, *marmorata*; *Aneitea macdonaldi* [?], *Trib. schüttei*, *krefftii* = distale Anheftung) einmündet. Bei *Trib. graeffei* (nach SIMROTH) und *Aneitea hirudo* scheint es dem mittlern Theile der Vagina angeheftet zu sein. Da bei *Aneitella berghi* (Fig. 56) Oviduct und Vagina nicht scharf zu trennen sind, so lässt sich für diese Art nur angeben, dass das Receptaculum weit von dem Penis absteht.

Den Penis haben die frühern Untersucher meist nach hinten, bis zum Ursprung des Retractor muskels gerechnet, weil dieser Punkt leicht kenntlich ist. Danach hätte man am Penis von *J. schauinslandi* drei Abschnitte zu unterscheiden (Fig. 53, 54 *pe*). Der erste reicht von der äussern Oeffnung bis zum Punkt *a* und ist dadurch charakterisirt, dass er aus zwei in einander steckenden, durch einen weiten Lymphraum getrennten Schläuchen besteht. Der äussere Schlauch wird von Ringmuskeln gebildet, der innere von einem Epithel mit derber Cuticula, das sich zu zahlreichen (etwa 12 auf einem Querschnitt), in Längsreihen angeordneten Papillen erhebt, und einer äussern Muscularis. Nur an der Mündung fehlen diese chitinisirten Papillen auf einer kurzen Strecke. Dieser erste Abschnitt ist in der Mitte spindelförmig angeschwollen. Der zweite (von *a* bis *b*) ist ähnlich gebaut wie der erste, aber beide Schläuche sind dünnwandiger, und der innere besitzt keine Papillen. Wenn sich die Muskelschicht des äussern Schlauchs stärker contrahirt als die des innern, so legt sich dieser in mehrere Schlingen zusammen (Fig. 53). Bei *b* geht dann der Penis in den dritten Abschnitt über, der sich vom Vas deferens nicht unterscheidet. Er entbehrt des innern Lymphraums, die Wandung ist daher einheitlich. Der Retractor penis heftet sich mit seinem hintern Ende (Fig. 43 *retr*) an der Mediane der Rückenhaut etwas hinter den Pallialorganen an. — Bei *Aneitella berghi* (Fig. 55)

ist der Penis einfacher gebaut. Der Retractor penis entspringt ganz in der Nähe des Punktes, wo der innere Lymphraum nach hinten zu endet, und der innere Schlauch trägt zwar auch auf seinem hohen Epithel eine derbe Cuticula, aber diese erhebt sich nicht zu Reizpapillen, sondern ist glatt. Die Insertion des Retractors erfolgt wie bei der vorigen Art.

Penispapillen wurden zuerst von BERGH bei *Trib. schüttei* (wo sie eigenartige Chitindornen tragen) gefunden und sind später auch von SIMROTH für *J. marmorata* und *Trib. graeffi* nachgewiesen worden. Das hier erwähnte Beispiel der *A. berghi* beweist aber, dass sie auch fehlen können und systematisch verwerthbar sind.

Endlich besitzen die Janelliden noch ein charakteristisches Organ in dem Vestibulum (Fig. 53—55 *vest*), das bei manchen Arten (z. B. *A. berghi*) eine erstaunliche Länge aufweist, so dass es aussieht, als ob der Penis ein gutes Stück an der Vagina entlang nach hinten gerückt wäre. Bei andern Species (z. B. *J. schauinslandi*, Fig. 53, 54) ist seine Länge nicht so bedeutend, doch lässt sich aus der Literatur nicht genau entnehmen, wie sich die einzelnen Species hierin verhalten.

### IX. Blutgefäßsystem.

Ueber den Circulationsapparat ist, abgesehen von der Lage des Pericards, der Gliederung des Herzens in Vorkammer und Kammer und der Spaltung der Aorta an ihrer Wurzel gleich beim Austritt aus dem Ventrikel, nichts bekannt, es sei denn, dass wir einer Angabe SIMROTH's, der aus der Mittellinie der Fussdrüse 10—15 Gefäße heraustreten sah und hierin „eine Eigenart des Kreislaufs“ der Janelliden erblickt, noch gedenken wollen. Eine derartige Gefäßvertheilung an der Fussdrüse kommt übrigens bei den Pulmonaten vielfach vor, z. B. bei *Testacella*, und hat daher nicht den Werth, welchen SIMROTH ihr zuzuschreiben geneigt ist. Es bleibt also hinsichtlich des Gefäßsystems noch alles zu thun übrig, und für den, der an frischem Material Injectionsversuche anstellen kann, eröffnet sich hier noch ein Arbeitsfeld, das über kurz oder lang einmal betreten werden muss. An conservirten Exemplaren kommt man nicht allzu weit. Die folgenden Angaben sind daher keineswegs erschöpfend; immerhin werden sie zeigen, dass wenigstens in einem Punkt, nämlich in dem vollständigen Mangel einer Vena pulmonalis, die Janelliden von allen übrigen Pulmonaten abweichen.

Der Ventrikel besitzt wie gewöhnlich im Verhältniss zur Vorkammer eine sehr starke Musculatur (Fig. 22 *atr, ventr*), die gegen

das Lumen der Kammer zu mit zwei hohen Falten vorspringt. In das Atrium münden keine Gefässe ein, sondern der vollständige Verlust einer Gefässlunge und die Ausbildung einer Büschel-lunge haben zur Folge gehabt, dass die Vorkammer durch eine weite Oeffnung mit dem Sinus dorsalis communicirt (Fig. 21, 22 von *J. schauinslandi*, Fig. 29 von *Ancitella bergi*) und aus diesem direct das Blut empfängt. Die Lage dieser Atrialöffnung ist bei den beiden untersuchten Arten etwas verschieden. Bei *J. schauinslandi* liegt sie am rechten Seitenrand des Herzbeutels (Fig. 23, 24) fast in gleicher Querebene mit dem Athemloch (Fig. 21, 22) und so in nächster Nähe der Mantelhöhle, dass einzelne Atrialmuskeln (Fig. 22) an der Muscularis der Wand dieser Höhle inseriren. Bei *A. bergi* hingegen hat diese Oeffnung ihren Platz etwas weiter nach hinten (Fig. 40), dort, wo der rechte Seitenrand des Herzbeutels in den Hinterrand umbiegt, und ein gutes Stück entfernt von der Wandung der Mantelhöhle. Bei ersterer Art umgeben die Athemröhren die Atrialöffnung so vollständig, dass fast nur solches Blut, welches das Filzwerk dieser Röhren passiert hat und innerhalb desselben arteriell geworden ist, den Zugang zum Herzen gewinnt (Fig. 21, 22), und aus Fig. 26 ist weiter ersichtlich, dass die Athemröhren auf der pericardialen Seite der Mantelhöhle nur längs einer kleinen Strecke *intv*, die in Fig. 22 auf dem Querschnitt getroffen ist, fehlen. Durch diesen kleinen Zwischenraum *intv* kann auch solches Blut der linken Hälfte des Rückensinus, welches nicht durch die Athemröhren filtrirt wurde, dem Herzen zufließen und so venöses Blut in den Kreislauf einführen. Die Menge desselben kann jedoch, gemäss der geringen Ausdehnung dieses Spaltes (*intv*), nur unbedeutend sein, und sie muss fast gleich Null werden, wenn das Diaphragma sich häufig contrahirt und das Blut des Rückensinus gehörig durch einander mengt. Bei *A. bergi* (Fig. 29, 40) reichen nur wenige Athemröhren bis an die Atrialöffnung hinan, und eine Beimengung venösen Blutes in den Kreislauf ist hier schon eher möglich.

Die Aorta spaltet sich gleich an ihrer Wurzel in einen nach vorn und einen nach hinten ziehenden Ast, deren weitem Verlauf ich nur bei *J. schauinslandi* näher zu schildern brauche, da bei *A. bergi* die gleichen Verhältnisse obzuwalten scheinen. Bei jener Art verläuft die Aorta posterior (Fig. 44 *ao. post*) innerhalb der vom Magen und Darm gebildeten Spiralschlingen und giebt zahlreiche Seitenäste an sie ab. Ganz hinten versorgt sie die Vorderleber und dann die Hinterleber, zwischen deren Lappen sie endet. — Die Aorta anterior (*ao. ant*) wird zunächst eine Strecke von den Visceralnerven *II* und *IV* (Fig. 57)

begleitet, dann durchbohrt sie den von den Visceral- und den Pedalganglien gebildeten Ring und erweitert sich unmittelbar vor diesen Nervencentren zu einer rundlichen Blase, von der folgende Gefässe austreten. Erstens zwei unpaare mediane und zwar ein unteres nach unten und hinten zur Fussdrüse und ein oberes zum Pharynx. Jenes kann als *Arteria pedalis* (*a. ped*) bezeichnet werden, weil dieses in der Mediane der Fussdrüse von vorn nach hinten laufende Gefäss zahlreiche Seitenäste zur Fusssohle abgibt, wie schon SIMROTH gesehen hat. Die *Arteria pharyngealis* (*a. phar*) zieht nach oben an die Unterseite des Pharynx und gabelt sich hier in zwei Aeste, von denen einer in der Medianfurche nach vorn, einer nach hinten zieht. Zweitens sind paarige Gefässe hier zu erwähnen, von denen jederseits drei die Aortenerweiterung verlassen. Eins begleitet die Buccalconnective und dringt neben den Buccalganglien in die Pharynxwand ein, ein zweites versorgt die Stirnhaut, und ein drittes schmiegt sich an seiner Wurzel der Vorderseite der Gehirnganglien an und spaltet sich sodann in zwei Aeste, von denen einer zum Fühler, der andere auf der rechten Seite zu den Geschlechtsorganen (Penis, Vas deferens, Vagina) sich begiebt, während er links ebenfalls zur Stirnhaut zieht. Die einseitige Ausbildung der Genitalorgane hat also eine Asymmetrie der Arterien zur Folge gehabt, die sich auch darin ausspricht, dass das zweite und das dritte Gefäss links (ob immer?) sich an der Wurzel vereinigen, während sie rechts getrennt bleiben (Fig. 57).

Den Kreislauf der *Janella schauinslandi* wird man sich in folgender Weise vorzustellen haben. Nachdem das den einzelnen Organen zugeführte arterielle Blut venös geworden ist, sickert es aus diesen in die Leibeshöhle und von hier in die Lacunen und Spalten der Fusssohle. Von hier wird es durch Muskelcontractionen in die Rückenhaut getrieben, aus welcher es in den Sinus dorsalis und dann in das Herz übertritt.

Der Rückensinus kann seiner Lage nach nicht direct aus einer Verschmelzung der Gefässe und Lacunen der ursprünglichen Gefässlunge entstanden sein, denn bei den Pulmonaten liegt das Netzwerk der Lungengefässe immer unmittelbar unter dem Epithel der Mantelhöhle, während bei den Janelliden jener Sinus die Muscularis der Mantelhöhle von aussen umgiebt. Dieser Sinus und die Gefässlunge sind daher nicht homologe Bildungen, sondern sind ihrer Entstehung nach in morphologischer Hinsicht unabhängig von einander. Der Rückensinus ist anzusehen als eine enorm vergrösserte Lacune der Rückenhaut, deren Entstehung ich mir in der folgenden, durch die Schemata A, B, C illustrirten Weise vorstelle. In Fig. A ist die Mantelhöhle



röhren auszuwachsen. Damit ist das bei den Janelliden realisirte Stadium erreicht.

## X. Das Nervensystem.

Die Configuration der Ganglien ist durch frühere Untersucher, namentlich durch BERGH, festgestellt worden, und obwohl ihre Angaben nicht in allen Punkten übereinstimmen, bleibt hier nur für feinere histologische Studien noch ein Arbeitsfeld; dagegen fehlen Beobachtungen über Zahl und Vertheilung der Nerven fast vollständig.

BERGH bemerkt von den Cerebralganglien des *Trib. schüttei*, dass sie durch eine ziemlich tiefe, quer verlaufende Einsenkung in zwei Abtheilungen gesondert werden. Für *J. schauinslandi* möchte ich lieber sagen, dass jedes Gehirnganglion (Fig. 57, schwarz contourirt) an seinem Vorderrand einen grossen rundlichen Lappen bildet und dadurch in zwei Portionen zerfällt. Ein solcher Lappen kommt bekanntlich nach LACAZE-DUTHIERS auch am Gehirn der Basommatophoren vor und giebt einer Anzahl von Sinnesnerven den Ursprung. In dieser Hinsicht verhält sich *Janella* anders, indem hier die Cerebralnerven nach aussen von diesem Lappen entspringen. Die Cerebralkommissur ist verhältnissmässig kurz. In Fig. 57 ist sie in der Mitte durchschnitten, um die ventralen Ganglien nicht zu verdecken; aus der Zeichnung ist aber ersichtlich, dass ihre beiden Hälften zusammen noch nicht die Breite eines Gehirnganglions erreichen. Bei einem grossen Exemplar von 44 mm Länge mass sie  $1\frac{1}{2}$  mm und hatte eine Breite von  $\frac{1}{2}$  mm. Bei andern Janelliden scheint die Cerebralkommissur viel länger zu sein, soweit sich hierüber an der Hand der Abbildungen von BERGH und SIMROTH urtheilen lässt. Die Form der Gehirnganglien lässt sich schwer beschreiben. Es sind scheibenförmige Körper, die im Ganzen rundlich genannt werden könnten, wenn sie nicht an dem nach vorn und aussen gekehrten Rand jenen stark vorspringenden, fast halbkreisförmigen Lappen trügen.

An jedem Gehirnganglion habe ich nur 4 Nerven nachweisen können, eine im Vergleich mit andern Pulmonaten auffallend geringe Zahl. Sie wurzeln sämmtlich am Vorderende, und zwar sind es von unten nach oben resp. von innen nach aussen folgende Nerven (Fig. 57):

1) Das Buccalconnectiv. Es liegt dem Pharynx nur oberflächlich auf, ohne die Musculatur desselben zu durchbohren. Die Buccalganglien liegen so weit aus einander, dass sie vom Oesophagus bei Betrachtung von oben nicht verdeckt werden.

2) Zwei starke Nerven, welche mit gemeinsamer Wurzel ventral vom Cerebrallappen entspringen. Der innere versorgt die Umgebung des Mundes als Nervus labialis, der äussere als N. frontalis die Stirnregion zwischen den beiden Fühlern und mittels mehrerer kleiner Ganglien die Mundlappen (Fig. 2 ml).

3) Der sehr starke N. tentacularis, welcher dorsal von jenem Lappen entspringt und den Fühler innervirt. Auf der rechten Seite legt er sich über Vagina und Vas deferens hinüber und umgreift von aussen die Wurzel des Penis, ehe er in den Fühler eintritt. Ich vermuthete, dass ein Seitenzweig dieses Nerven die eben genannten Theile des Genitalapparats versorgt, da es mir nicht gelungen ist, einen besondern Genitalnerven zu finden. Bestätigt sich diese Vermuthung bei weiterer Nachforschung, so würde damit ein neues, für die Janeliden charakteristisches Moment gewonnen sein. HUTTON (1882) scheint den Fühlernerven für einen Pedalnerven gehalten zu haben, denn er schreibt: „Der rechte Fussnerv zieht über den Oviduct hinweg dicht bei der Genitalöffnung.“ — Der Ursprung des Acusticus aus dem Gehirn ist mir verborgen geblieben.

Hinsichtlich der Visceralganglien weiche ich erheblich von meinen Vorgängern ab. BERGH unterscheidet bei *Trib. schüttei* nur zwei derselben, und die gleiche Ansicht vertritt wohl SIMROTH, wenn er bei *J. marmorata* von einem „in der Mitte scheinbar symmetrisch getheilten Querwulst“ dieser Ganglien spricht. Beide zeichnen ferner die Pedal- und die Visceralcentren vollständig verwachsen bis auf ein kleines, für den Durchtritt der Aorta anterior bestimmtes Loch und stimmen in diesem Punkt überein mit KEFERSTEIN (für *Trib. krefftii* und *J. bitentaculata*), während HUTTON (für *J. bitentaculata* und *marmorea*) umgekehrt diese Knoten sich nur berühren lässt, ohne zu verschmelzen.

Bei *J. schauinslandi* (Fig. 57, braun contourirt) sind ganz deutlich 3 Visceralcentren zu unterscheiden, obwohl sie zusammen nur ungefähr die Breite eines Gehirnganglions haben. Durch einen medianen, tiefen Einschnitt zerfällt die ganze Masse zunächst in zwei Portionen, die nur am Hinterrand zusammenhängen; die linke wird dann weiter durch einen kurzen Spalt am Vorderrand in zwei Stücke getheilt, von denen das äussere das kleinere ist. Die drei Visceralganglien sind demnach nur am Vorderrand zu unterscheiden, während ihre hintern Hälften, von denen allein die Nerven ausstrahlen, eine einheitliche Masse bilden und mit den Cerebral- und Pedalganglien breit verwachsen. An dieser hintern und äussern Ecke der Viscerknoten



hängen demnach jederseits alle Centren breit mit einander zusammen, wobei aber dennoch der Gefässpalt zwischen den Eingeweide- und den Fussganglien so ansehnlich ist, dass man nicht von einer eigentlichen Verschmelzung derselben sprechen kann. Ich kann hierin nur HURTON beipflichten.

Ueber die Visceralnerven verdanken wir nur SIMROTH eine Angabe, die freilich nicht richtig ist. Er meint eine „beachtenswerthe Verschiebung“ darin zu finden, dass diese Nerven nicht vom Hinterrand der Ganglien, sondern seitlich entspringen. Er hat offenbar Fussnerven für Visceralnerven gehalten, diese selbst aber gar nicht gesehen, was bei Präparation des Thiers von oben leicht eintreten kann. Von den vier Visceralnerven (Fig. 57 *I, II, III, IV*) treten nämlich drei (*I, II, IV*) vom Hinterrand der Ganglien direct zwischen den Eingeweiden hindurch nach oben zur Rückenhaul, und da sie fest zwischen den Eingeweiden liegen, reissen sie leicht an der Wurzel ab und sind dann nicht mehr nachweisbar. Nur bei Eröffnung des Thiers von unten kann man ihren Verlauf studiren, wobei es zweckmässig ist, sie dicht unter der Rückenhaul resp. den Pallialorganen durchzuschneiden und die freien Enden mit Tusche in verschiedener Weise zu markiren, um sie hierdurch von einander zu unterscheiden. Die Nerven *I, II, IV* entspringen dicht neben einander von der Mitte des Hinterrands der Ganglien; *II* und *IV* werden durch Bindegewebe so eng an der Wurzel zusammengehalten, dass man sie leicht für einen Nerven hält<sup>1)</sup>. Nerv *I* verläuft Anfangs über dem Oesophagus und unter dem Penis, steigt dann hinter dem Penis nach oben, legt sich über (dorsal) den Enddarm hinüber und dringt deutlich in die Rückenhaul, um innerhalb derselben den rechten Nierenrand zu begleiten (Fig. 57, 25). Wahrscheinlich versorgt daher *I* nicht nur die Rückenhaul, sondern auch den rechten Nierenlappen.

Nerv *II* entspringt etwas nach rechts von *IV*, läuft ziemlich direct nach oben und hinten, passirt das Rectum ventral und durchbohrt dann gleich hinter der medianen Nierenbrücke das Diaphragma, um in dem eigenthümlichen subcutanen Sinnesorgan (*so*) und in dem Diaphragma zu enden.

Nerv *IV* bleibt zwischen den Eingeweiden und zieht nach hinten, nachdem er sich von *II*, mit dem er Anfangs in einer gemeinsamen bindegewebigen Scheide liegt, getrennt hat. Er giebt

---

1) In diesen Irrthum bin ich in meiner vorläufigen Mittheilung gefallen, in welcher ich nur von drei Visceralnerven sprach.

einen Ast an die Zwitterdrüse und versorgt im Uebrigen die Darm-schlingen.

Nerv *III* entspringt von der linken Hälfte der Visceralganglien, ungefähr gegenüber dem kurzen Spalt dieser Hälfte. Er verläuft zunächst nach hinten und aussen und schmiegt sich der Rückenfläche des linken Pedalganglions so eng an, dass er leicht für einen Fussnerven gehalten werden kann. Bei der linken Körperwand steigt er, dem Penis äusserlich sich anschmiegend, zum Rücken empor und liegt hierbei ventral von der hintersten Schlinge des Vas deferens. Er tritt dann nach rechts von diesem frei hervor und durchbohrt das Diaphragma in einer Längsebene mit der Aortenwurzel (Fig. 25) und ein wenig hinter dem Vorderrand des rechten Nierenlappens. Er versorgt in erster Linie die Niere. Ob er ausserdem, wie wahrscheinlich ist, den Herzbeutel und das Herz, vielleicht auch die Athemröhren innervirt, bleibt weitem Untersuchungen zur Feststellung vorbehalten.

Die zwei Pedalganglien liegen zwar theilweise unter den Visceralganglien, sind aber so gross, dass sie nach hinten diese weit überragen und daher zu zwei Drittel in situ von oben sichtbar sind. Beide sind bis auf ein kleines centrales Loch vollständig verwachsen, und diese Durchbohrung beweist, dass auch hier, wie bei so vielen Pulmonaten, ursprünglich zwei Commissuren, eine vordere und eine hintere, vorhanden waren. Von den Pedalnerven sind zwei (jederseits einer) auffallend stark und daher schon wiederholt gesehen worden. Sie verlaufen dicht über der Fussohle bis in den hintersten Winkel der Leibeshöhle hinein, wobei sie zahlreiche Nerven nach innen und aussen zur Körperwand abgeben, von denen einige merkwürdiger Weise auf die Hyponotalflächen übergreifen und dicht neben der Niere oder dem Pericard (Fig. 25 *ped*) in diese eindringen. Ich ziehe hieraus nicht den Schluss, dass die Hyponota als Theile des Fusses anzusehen sind, sondern erblicke hierin nur ein Beispiel für die häufiger zu beobachtende Thatsache, dass Nerven ihr eigentliches Innervationsgebiet verlassen und auf benachbarte Regionen übertreten können. KEFERSTEIN hebt hervor, dass bei *J. bitentaculata* der rechte grosse Fussnerv fast doppelt so stark sei wie der linke. Bei *J. schauinslandi* spricht sich eine Asymmetrie darin aus, dass der rechte grosse Fussnerv mit einzelnen Seitenzweigen sogar bis zum Notum sich fortsetzt (Fig. 57, wo die Grenzen des Hyponotums angedeutet sind) und auch in reicherem Maasse als der linke das Hyponotum versorgt. Er scheint auch der Fussfläche nicht immer so dicht anzuliegen wie der linke. — Weiter geben die Pedalcentren jederseits 4 seitliche Nerven

ab (Fig. 57), welche theilweise an den Hyponota enden, ja auch auf das Notum übergreifen können. Dies letztere gilt namentlich für den vordersten derselben auf der rechten Seite, welcher sich über die Vagina und das Vas deferens hinüberlegt und dann in die eigentliche Rückenhaut eindringt. Hier kann also gar kein Zweifel darüber sein, dass sich das Innervationsgebiet beträchtlich verschoben hat. Der Irrthum SIMROTH's, der diese 4 Paar Nerven als Visceralnerven auffasst, ist daher erklärlich. Endlich giebt noch jedes Pedalganglion einen sechsten Nerven nach vorn ab, der auf Fig. 57 nicht zu sehen ist, weil er durch die Visceralcentren verdeckt wird.

Auf eine Untersuchung des feinern Baus der Ganglien habe ich mich nicht eingelassen, doch fällt schon unter der Lupe die sehr beträchtliche Grösse vieler Ganglienzellen der Visceralcentren auf (Fig. 57), die wie parkettirt erscheinen können. Die Pedalganglien bestehen aus einer innern Zone mit grossen und einer etwas breitem äussern Zone mit kleinen Ganglienzellen.

*Aneitella berghi*. Das Nervensystem stimmt in allen wesentlichen Zügen überein mit demjenigen der vorigen Art. Die Buccalganglien sind etwas grösser, ihre Connective etwas kleiner. Auch hier gelang es mir nicht, einen besondern Genitalnerven des rechten Cerebralganglions zu beobachten. Der Fühler umgreift, wie Fig. 55 erkennen lässt, Penis und Vas deferens von oben. Die Visceralnerven *II* und *IV* entspringen mit gemeinsamer Wurzel. Die besondere Ausbildung des Excretionsorgans bedingt eine etwas andere Anordnung der Visceralnerven unter der Rückenhaut (Fig. 33). Nerv *I* könnte höchstens noch den Ureter versorgen, aber nicht mehr die Niere, obwohl er mit demselben Nerven der *J. schauinslandi* (Fig. 25) hinsichtlich der Lage am Rand des Dorsalsinus vollständig übereinstimmt. Die Nerven *II* und *III* heften sich durch Bindegewebe zusammen mit dem Retractor des Pharynx an die Aorta, und alle vier erscheinen auf eine lange Strecke als ein Strang. Die Nerven und der zwischen ihnen gelegene Retractor durchbohren dicht neben einander das Diaphragma und zwar (Fig. 33) am Vorderrand der Sinnesblase (*sbl*). Die beiden Nerven versorgen, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden soll, die Sinnesblase; vermuthlich giebt *III* aber auch Seitenäste an die Niere ab.

## XI. Die Sinnesorgane.

Die O to c y s t e n (Statocysten) der Janelliden besitzen, wie BERGH und SIMROTH nachgewiesen haben, zahlreiche Otoconien und die ge-

wöhnliche Lage am Aussenrand der Pedalganglien (Fig. 57). Ich habe sie nur bei *J. schauinslandi* etwas näher untersucht (Fig. 58). Sie haben hier einen Durchmesser von  $212 \mu$  und ihre Epithelzellen eine Höhe von  $17 \mu$ . Diese letztern zerfallen in zwei Arten, erstens in kleine, deren Protoplasma dicht körnig ist und deren Grenzen auch in Glycerin nicht immer zu erkennen sind. Ihre Kerne sind rundlich mit einem Durchmesser von  $12 \mu$ . Die zweite Sorte zeichnet sich durch eine wahrhaft monströse Grösse der oval-rundlichen, scheibenförmigen Kerne aus. Sie schwanken im Durchmesser zwischen  $49-63 \mu$  bei einer Dicke von  $11 \mu$  und sind dicht erfüllt von kleinen Nucleolen. Vermuthlich sind diese Zellen die eigentlichen percipirenden Elemente, obwohl die Conservirung meiner Präparate nicht genügte, um Hörhaare oder andere Einzelheiten zu erkennen. Jedes Gehörbläschen besitzt etwa ein Dutzend solcher Riesenzellen. Der an das Organ hinantretende Nerv (*n*) scheint sich an der ganzen Oberfläche auszubreiten und nach aussen von einer lockern Bindegewebsschicht bedeckt zu werden. Die in grosser Zahl vorhandenen Otoconien sind sehr klein ( $4-7 \mu$ ) und besitzen vielfach eckige Umrisse.

Die zwei an ihrer Spitze ein Auge tragenden Fühler sind, wie SIMROTH hervorgehoben hat, dadurch bemerkenswerth, dass mehrere Retractoren an ihnen angebracht sind. SIMROTH unterscheidet diese bei *J. verrucosa* als einen vordern, einen hintern und zwei äussere. Ich fasse die Verhältnisse bei *J. schauinslandi* (Fig. 57) etwas anders auf. An das Hinterende des eingestülpten Fühlers (*te*) setzen sich zwei Retractores posteriores, ein innerer und ein äusserer (*retr. post. int.* u. *ext.*), die auf der rechten Seite das Vestibulum des Genitalapparats zwischen sich fassen. Sie inseriren sich hinten an der Fusssole resp. dem Hyponotum. Nur diese zwei Muskeln entsprechen dem Fühlerretractor der übrigen Pulmonaten, wie aus ihrer Lage hervorgeht, und sind demnach durch ihre Duplicität jederseits charakterisirt. Hinzu kommen noch drei Retractoren, welche als accessorische, aus der Hautmusculatur abgegliederte Bildungen anzusehen sind, die von der Wurzel des Fühlers entspringen. Zwei ziehen dicht neben einander nach vorn und aussen zur Stirnhaut (Retractores anteriores, *retr. ant.*), der dritte läuft nach innen und kreuzt sich mit dem der Gegenseite (*cr.*), wobei der rechte unter dem linken liegt. Ziehen sich diese Kreuzmuskeln zusammen, so faltet sich die Stirnhaut, und die Fühler werden einander genähert.

Bei *Aneitella berghi* (Fig. 55) verhalten sich diese fünf Muskeln im Wesentlichen ebenso wie bei der vorigen Art, aber sie erscheinen da-

durch anders, dass der Fühler kürzer ist und im eingestülpten Zustand als kurzer dicker Knopf nach innen von der Stirnhaut vorspringt. Um die Peripherie dieses Knopfes ordnen sich nun die Muskeln an, so dass sie alle in einer Ebene entspringen. Dieser Zustand ist von dem der Gattung *Janella* abzuleiten und aus diesem dadurch entstanden zu denken, dass in Folge der Verkürzung des Fühlers die terminalen und die basalen Retractoren sich einander genähert haben.

Aus dem Gesagten folgt, dass ich mich SIMROTH's Schlussfolgerung, die Fühler von *Janella* hätten mit den Ommatophoren der Stylommatophoren nichts zu thun und seien Bildungen sui generis, nicht anschliessen kann. Sie scheint mir durch nichts bewiesen zu werden. Die Lage des Auges ist die gleiche, nämlich an der Spitze der Fühler <sup>1)</sup>, und die Spaltung des ursprünglich einheitlichen Rückziehers wird auch schon bei den übrigen Pulmonaten dadurch angedeutet, dass der Fühlernerv ihn durchbohrt. Jene drei accessorischen Muskeln können die von vorn herein gegebene Vorstellung, dass die Fühler der Janelliden den Ommatophoren der Landschnecken homolog sind, in keiner Weise erschüttern. Aus SIMROTH's Schilderung scheint hervorzugehen, dass die Zahl dieser accessorischen Muskeln bei *Triboniophorus* noch grösser wird, doch bedürfen die Verhältnisse noch weiterer Untersuchung.

Sehr eigenthümlich und unter den Pulmonaten, ja überhaupt unter den Mollusken einzig dastehend, ist das Sinnesorgan, welches der Innenfläche der Rückenhaut in der Mediane des Körpers und etwas hinter der Niere eingelagert ist. Ich habe es in meiner vorläufigen Mittheilung als subcutanes Sinnesorgan bezeichnet und die Vermuthung ausgesprochen, dass es dem Osphradium der Basommatophoren und der Gattung *Testacella* homolog sei. Bei *Janella schauinslandi* und *Aneitella berghi* tritt es im Wesentlichen in der gleichen Form auf, nämlich als ein Wulst hoher einschichtiger Epithelzellen, der an der dorsalen Wand einer geschlossenen, von niedrigen Epithelzellen gebildeten Blase liegt (Fig. 20, 61—63). Diese „Sinnesblase“ hängt in den Dorsalsinus hinein und wird von dessen Blut umspült. Da sie nahe der hintern Grenze des Rückensinus an der Rückenhaut befestigt ist, so schmiegt sich ihr das Diaphragma nur in geringem Abstand an,

1) SIMROTH legt Werth darauf, dass die Augen bei den Janelliden in der Mitte, bei den übrigen Stylommatophoren an der Seite des Fühlerknopfs liegen, und unterscheidet darnach jene als Mesommatophora, diese als Pleurommatophora. Ich muss bekennen, dass mir diese Differenz doch zu geringfügig erscheint, um ihr eine grössere Bedeutung beizulegen.

und das Organ schimmert daher in der Regel durch das Diaphragma als ein weisslichgelber Fleck hindurch, der dadurch leicht ins Auge fällt, dass bei *Janella* ein Nerv (Fig. 57 II, so), bei *Aneitella* sogar zwei Nerven der Visceralkette an ihn hinantreten.

Bei *Janella schauinslandi* hat diese Sinnesblase eine rundlich-ovale Form und liegt gerade hinter der Brücke der beiden Nierenlappen (Fig. 57 *sbl*). Bei 2 ungefähr gleich grossen Exemplaren mass die eine in der Längsrichtung 1,2 mm, die andere in der Quere 0,9 mm. Die Höhe beträgt 0,1—0,2 mm. Sie scheint im Leben mit einer schwach eiweisshaltigen Flüssigkeit erfüllt zu sein, denn die Blase erscheint auch im conservirten Zustand prall gefüllt, und dem Epithel liegt stellenweis ein feinkörniges Gerinnsel auf (Fig. 60 bei *v. ep*, dem ventralen Epithel). Die Sinnesplatte in der Rückenwand der Blase scheint bei den einzelnen Individuen nicht immer völlig gleich gestaltet zu sein; wenigstens gewann ich diesen Eindruck aus drei Schnittserien, von denen eine längs, die beiden andern quer geführt worden waren. Bei einem Thier zog sie sich nach hinten in der Mitte spitz aus (Fig. 57). An Canadabalsam-Präparaten ist nur so viel zu ermitteln, dass in der Sinnesplatte die kleinen rundlichen Kerne in 3—5 Ebenen angeordnet sind, als ob hier ein vielschichtiges Epithel vorläge, während das Epithel der Blase an allen andern Stellen sehr niedrig und deutlich einschichtig ist. In Glycerin lassen sich weitere Einzelheiten feststellen. Das Sinnesepithel ist ebenfalls einschichtig (Fig. 60 *s. ep*), aber die Zellen bestehen aus einem fadenförmigen und einem verdickten, den Kern umfassenden Abschnitt; manche sind auch spindelförmig. Dadurch erklärt es sich, dass sich Kerne auf mehrere Lagen vertheilen können. Am freien Rand der Zellen finden sich zwei verschiedene Arten von Anhängen: erstens sehr kleine, dicht stehende, gerade Borsten, die wie locomotorische Cilien aussehen, zweitens lange, häufig etwas geschlängelte Wimpern (Fig. 60), die ungefähr so gross sind, wie das Sinnesepithel hoch ist. Beide Sorten von Anhängen halte ich für unbewegliche Sinneshaare, die aber in ihrer Stellung durch den Druck resp. durch die Bewegung der in der Blase befindlichen Flüssigkeit verändert werden und dadurch auf die zugehörigen Zellen einen Reiz ausüben können. Dieser Punkt lässt sich aber natürlich an conservirtem Material nicht entscheiden. An der ventralen Wand der Blase finde ich ebenfalls auf den Epithelzellen sehr zarte gerade Borsten, die etwas weiter aus einander stehen, so dass in demselben Schnitt auf 1 Zelle nur etwa 10 Borsten fallen. Sie sind nur mit den stärksten Vergrösserungen sichtbar, aber ihre regel-

mässige Anordnung schliesst jede Täuschung aus. Wahrscheinlich haben daher auch diese ventralen niedrigen Zellen eine sensible Function, wengleich in geringerm Grade als diejenigen der Sinnesplatte. Nur zu diesen letztern habe ich einen Nerven (No. *II* der Visceralplatte) verfolgen können. Er tritt von rechts an die Platte hinan (Fig. 57), breitet sich über derselben aus und verlässt sie wieder am linken Rand, um in das Diaphragma überzutreten und hier eine Strecke weit nach links zu ziehen. Dieser Nerv regulirt also auch die Bewegungen des Diaphragmas. Ueber der Platte bildet der Nerv entweder eine querfasrige, dicke Schicht (Fig. 60 *n*), von der einzelne Fasern schräg abbiegen und an die Sinneszellen hinantreten, oder er löst sich stellenweis auch in ein wirres, von kleinen Ganglienzellen durchsetztes Geflecht auf. Ueber der Sinnesblase bildet das Bindegewebe der Rückenhaut einen breiten Streifen lymphatischen Gewebes (Fig. 59 *ly*). Reticuläre Zellen verbinden sich unter einander zu einem weitmaschigen Netzwerk, das auffallend viele Blutkörperchen enthält. Dieses Schwammwerk scheint demnach zur Aufspeicherung einer grössern Blutquantität zu dienen und somit für die Ernährung der Sinnesplatte bestimmt zu sein.

Die Sinnesblase der *Aneitella berghi* ist in den Figg. 61—63 in drei von rechts nach links auf einander mit weiten Abständen folgenden Längsschnitten dargestellt worden. Rechts (Fig. 61) liegt die Sinnesplatte an der Vorderkante der Blase, greift aber schon etwas auf die Dorsalseite hinauf. Sie empfängt hier den starken Nerven *II*, der sich in mehrere (2—3) Aeste spaltet, die sich zu einem gangliösen Flechtwerk über der Platte auflösen. Das Sinnesepithel breitet sich dann (Fig. 62) nach links zu auf der Dorsalwand aus, Anfangs als ein breiter, später als ein schmaler medianer Wulst (Fig. 63). Am linken Seitenrand geht der starke Visceralnerv *III* in das gangliöse Geflecht über der Platte über, so dass also bei dieser Art zwei ansehnliche Nerven dieses Organ versorgen. Wie aus Fig. 33 ersichtlich ist, verläuft zwischen diesen beiden Nerven der Pharynxretractor (Fig. 61, 62 *retr.phar*). Er verwächst theils mit der bindegewebigen Umhüllung der Vorderkante der Blase, theils setzt er sich bis in das eigentliche Gewebe der Rückenwand fort (Fig. 62). Auch bei dieser Art breitet sich über der Sinnesblase ein breiter Streifen von Lymphgewebe (*ly*) aus.

Ueber die Function dieses eigenartigen Sinnesorgans wage ich mich nicht bestimmt zu äussern. In seiner Histologie gleicht es zwar auffallend dem einzigen Osphradium, welches wir von Landpulmonaten

kennen und das sich, wie ich früher nachgewiesen habe (PLATE, 1891, p. 596 ff.), bei den Testacellen erhalten hat. Aber da bei den Janelliden das Organ der Einwirkung der äussern Luft nicht zugänglich ist, so kann es hier nicht als Geruchsorgan fungiren. Es muss ein Functionswechsel eingetreten sein, der vielleicht dazu führte, dass das Organ jetzt irgend welchen auf die Rückenhaul ausgeübten Druck zur Empfindung bringt. Diese Hypothese befriedigt mich selbst nur in geringem Maasse, weil nicht einzusehen ist, weshalb für derartige Sinneswahrnehmungen nicht das Rückenepithel ebenso ausreichen sollte wie bei andern Schnecken. Möglicher Weise hat daher dieses Organ eine ganz andere Bedeutung; es dient vielleicht dem Temperaturgefühl und veranlasst das Thier, das directe Sonnenlicht zu meiden und sich möglichst unter schützenden Blättern oder andern Substanzen zu verbergen. Es wäre wünschenswerth, dass ein neuseeländischer Forscher am lebenden Thier Beobachtungen und Versuche anstellte, die etwas Licht auf diese dunkle Frage zu werfen geeignet sind. — Ueber die morphologische Deutung kann jedoch meines Erachtens kein Zweifel sein: es ist das Homologon des Osphradiums der Gattung *Testacella* und der Familie der Basommatophoren. Dass das Organ zum Pallialcomplex gehört, folgt schon aus seiner Lage, und dass es innerhalb einer geschlossenen Blase liegt, ist so zu erklären, dass es mit der allmählichen Verkleinerung der ursprünglichen Lungenhöhle zunächst in ein besonderes Divertikel gedrängt wurde und dass sich später dieser Blindsack zu einer geschlossenen Blase umbildete. Da Pericard, Schalenhöhle, Niere und Ureter bei den Janellen den Zusammenhang mit der Wand der Mantelhöhle ganz aufgegeben haben, so ist es nicht weiter befremdlich, dass das Osphradium den gleichen Process durchgemacht hat. Bei *Planorbis corneus* tritt ferner das Geruchsorgan in Form einer kleinen Einstülpung auf, so dass auch für diese Prämisse ein Beleg aus der vergleichenden Anatomie verwandter Formen erbracht werden kann. Auffallend ist besonders, dass das Organ trotz dieser Umbildungen nicht verkümmerte. Da es bei *Janella* von einem, bei *Aneitella* sogar von zwei starken Nerven versorgt wird, kann von einer functionellen Rückbildung nicht die Rede sein. Die Lage dieser Nerven spricht ebenfalls für eine Homologisirung des subcutanen Sinnesorgans mit dem Osphradium, obwohl dieser Beweis nicht ganz zwingend geführt werden kann, weil bei *Testacella* und den Basommatophoren die 5 Ganglien der Visceral-kette getrennt, bei den Janelliden schon theilweise vereinigt sind. Bei *Testacella* (siehe LACAZE DUTHIERS, 1887, und PLATE, 1891) finden



sich 6 Visceralnerven, von denen die beiden äussern die seitlichen Körperwände und die Luftreservoirsäcke der Mantelhöhle versorgen. Diesen beiden entsprechen die Nerven *I* und *III* von *Janella* (Fig. 57), wobei zu berücksichtigen ist, dass Nerv *III* zum Nierennerven wurde, weil dieses Organ sich nach rechts und links weit auf die Seitenwand des Körpers ausgedehnt hat. Auf den rechten äussern Parietalnerven folgt bei *Testacella* nach links der Nerv der Lungenhöhle und des Geruchsorgans, und in gleicher Weise bei *Janella* der Nerv *II* des subcutanen Sinnesorgans, der bei *Aneitella* als Doppelnerv auftritt. Weiter folgt bei *Testacella* nach links ein Nerv (No. 5 bei LACAZE-DUTHIERS), der für den Darm und Theile des Genitalapparats bestimmt ist. Ihm entspricht Nerv *IV* von *Janella*. Zwei weitere Nerven von *Testacella* (No. 3 und 4 bei LACAZE-DUTHIERS), welche Mantel und Lungenhöhle versorgen, fehlen bei *Janella*. Da bei den Basommatophoren die Verhältnisse nach den schönen Untersuchungen von LACAZE-DUTHIERS (1872) im Wesentlichen ebenso liegen, so verzichte ich auf einen nähern Vergleich.

Die Thatsache, dass ein Sinnesorgan der Mantelhöhle bei so differenteren Formen wie Basommatophoren, *Testacella* und Janelliden vorkommt, beweist die Richtigkeit des früher von mir gezogenen Schlusses, dass dieses Organ ursprünglich allen Pulmonaten zukam. Durch den Landaufenthalt wurde es fast stets zum völligen Schwund gebracht; nur bei den Testacellen erhielt es sich, weil diese als Raubschnecken eines besonders entwickelten Geruchsapparats bedurften, und bei den Janelliden, ohne dass zur Zeit ermittelt wäre, welche physiologischen Gründe bei dieser letztern Gruppe seine Erhaltung bestimmten.

## XII. Die Fussdrüse.

Dieses Organ ist bei allen Janelliden vorhanden (Fig. 57 *gl. ped*) und mässig stark entwickelt. Es reicht nach hinten nicht ganz bis zur Mitte des Körpers und liegt der Fusssohle frei auf. Ganz vorn erweitert es sich etwas bei *J. schauinslandi*. Die Arteria pedalis verläuft im Dach der Drüse nach hinten und heftet sie durch zahlreich austretende Seitenzweige an der Fussmuskulatur an. Auf ihren feinern Bau bin ich nicht eingegangen.

## XIII. Allgemeine Charakteristik der Janelliden.

Um die wichtigsten Resultate dieser Untersuchung kurz zusammenzufassen, gebe ich zum Schluss eine gedrängte Zusammenstellung der allgemeinen Charaktere der Familie der Janelliden.

Terrestrische Nacktschnecken von Neu-Seeland, Australien und Polynesien. Zwei Ommatophoren, von denen jeder bei *Janella* und *Aneitella* durch mehrere Retractoren eingestülpt werden kann, tragen die Augen am Seitenrand des Endknopfes. Zwei kleine Mundlappen (Mundsegel). Ein dreieckiges, hinten spitz auslaufendes Kopfschild. Genitalöffnung gleich hinter dem rechten Fühler. Athemloch auf dem Rücken, häufig in der Nähe der Mediane. Es führt in eine sehr kleine Mantelhöhle, welche mit den Divertikeln einer „Büschellunge“ communicirt. Das Athemloch liegt bei vielen Arten auf einem dreieckigen, von drei Furchen umgrenzten Mantel; bei andern fehlen die Mantelfurchen oder sind nur undeutlich, so dass dann das Manteldreieck nur durch die Pigmentirung angedeutet wird oder vollständig fehlt. Die Nieren- und Afteröffnung können mit dem Athemloch in einer gemeinsamen Renoanalarinne des Mantels liegen, oder alle drei Oeffnungen sind getrennt. In letzterm Fall liegt die Nierenöffnung an der Vorderspitze des Manteldreiecks und der After ausserhalb desselben auf dem Notum. In der Rückenhaut befindet sich ein sehr grosser Blutsinus, welcher direct mit dem Atrium communicirt und in welchem die Büschellunge, die Niere mit dem Ureter, die Schalenbläschen und eine Sinnesblase liegen. Alle diese Organe des Pallialcomplexes liegen ausserhalb der Mantelhöhle, doch können der Athemgang und der Ureter sich an ihrer Mündung vereinigen. Ureter mit sehr complicirtem Verlauf und mit langen Divertikeln. Schale rudimentär, in Form von Kalkstückchen, welche von zahlreichen isolirten Schalenbläschen umschlossen werden. Der Kiefer setzt sich nach hinten in eine grosse Chitinplatte fort. Pharynx mit einer am blinden Ende scheinbar gespaltenen Radulapapille. Magen einfach oder gegliedert. Die Vorder- und die Hinterleber münden getrennt oder vereinigt in den Pylorus. Die Lebern umschliessen nicht die Zwitterdrüse. Der Darm zerfällt in Mittel- und Enddarm. Radula mit sehr zahlreichen Querreihen. Jede Querreihe mit gut entwickeltem oder verkümmertem Rhachiszahn und jederseits desselben mit über 200 Seitenzähnen. Pharynxretractor vorhanden oder fehlend. Die Zwitterdrüse liegt in der mittlern Körperregion auf der rechten Seite der Darmschlinge. Meist keine Vesicula seminalis. Spermoviduct fehlend oder gut ausgebildet. Eine Eiweissdrüse und ein sitzendes oder ganz kurz gestieltes Receptaculum seminis sind stets vorhanden, dazu kommen häufig accessorische Geschlechtsdrüsen. Penis im Innern mit Reizpapillen oder glatt. Die äussere Geschlechtsöffnung führt zunächst in ein stark entwickeltes gemeinsames Vestibulum. Eiweissdrüse compact oder perlschnur-

förmig. Centralnervensystem mit stark genähernten, theilweis verschmolzenen Visceralganglien. Für zwei Arten ist ein subcutanes, dorsales, in einer geschlossenen Blase liegendes Sinnesorgan unbekannter Function nachgewiesen worden, das vermuthlich allen Janelliden zukommt und als ein modificirtes Osphradium anzusehen ist.

#### XIV. Versuch einer Revision der Systematik.

Die Systematik der Janelliden bedarf noch einer gründlichen Durcharbeitung, weil fast sämmtliche Autoren, welche neue Arten aufgestellt haben, ganz ungenügende Diagnosen gegeben haben. Es ist ein Irrthum, zu glauben, eine Nacktschnecke lasse sich bloss auf Grund äusserer Merkmale so sicher beschreiben, dass spätere Verwechslungen ausgeschlossen seien. Um dieses Ziel zu erreichen, sind gewisse Daten aus der innern Anatomie unerlässlich, und wer sich ausser Stande fühlt, diese beizubringen, sollte darauf verzichten, eine Form als neu in die Wissenschaft einzuführen. Er läuft sonst Gefahr, mehr Unheil als Nutzen zu stiften. Da ich selbst nur Species aus den Gattungen *Janella* und *Aneitella* kenne, bin ich ausser Stande, eine Revision der Systematik mit der wünschenswerthen Ausführlichkeit vorzunehmen; im Folgenden soll aber wenigstens der Versuch mit einer solchen gemacht werden; um zu zeigen, auf welche Verhältnisse unbedingt geachtet werden muss, sollen die aus dem Studium der Literatur sich ergebenden Widersprüche, Unklarheiten und Lücken beseitigt werden.

##### A. Die Gattungsdiagnosen.

Nur *Janella* und *Aneitella* lassen sich zur Zeit als Gattungen sicher charakterisiren. Ob *Aneitea* und *Triboniophorus* verschieden sind oder als synonym zu gelten haben, lässt sich erst durch weitere Untersuchungen feststellen. Ich persönlich neige der Ansicht zu, dass sie sich als gut unterschiedene Gattungen herausstellen werden. Die Gattung *Neojanella* COCKERELL (1891) kann vorläufig unberücksichtigt bleiben, da ihre ganz ungenügend charakterisirte einzige Art *N. dubia* wahrscheinlich identisch mit *J. bitentaculata* Q. G. ist.

##### *Janella* GRAY, 1850.

Der Rücken zerfällt in Notum und Hyponotum. Die Medianfurche ist gut entwickelt und reicht bis zum hintern Körperende. Mit Lateralfurchen. Athenloch, Nierenporus und Anus getrennt. Das Kopfschild erreicht nicht die vordere Mantelspitze. Athenloch auf

dem Mantel, welcher von drei Mantelfurchen deutlich umgrenzt oder beim Fehlen dieser Furchen nur undeutlich markirt sein kann. Niere zweilappig. Die 3 Ureterdivertikel (von *J. schauinslandi* und wahrscheinlich auch der andern Arten) sind blind geschlossen am freien Ende. Sehr zahlreiche Schalenkalkstückchen. Magen einfach. Die zwei Leberpori fallen zusammen. Kiefer mit stark entwickeltem Mittelzahn. Radulazähne nur mit hinterer Basalplatte. Rhachiszahn einheitlich, gut entwickelt. Ohne Pharynxretractor. Eiweissdrüse compact. Spermoviduct fehlend oder vorhanden. Das subcutane Sinnesorgan wird nur von einem Nerven der Visceralkette versorgt.

Neu-Seeland.

### *Ancitella* COCKERELL, 1891.

Kein Hyponotum. Medianfurchung fehlend oder nur sehr undeutlich. Ohne Lateralfurchen. Athemloch in der Renoanalrinne. Das Kopfschild reicht nach hinten bis an das undeutlich umgrenzte Manteldreieck, auf dem die gebogene Renoanalrinne liegt. Niere einlappig. Die Enden der Ureterdivertikel communiciren mit einander. Zahlreiche Schalenkalkstückchen. Magen einfach. Die zwei Leberöffnungen sind getrennt. Kiefer mit schwachem Mittelzahn. Radulazähne mit vorderer und hinterer Basalplatte. Rhachiszahn zweitheilig, gut entwickelt. Pharynxretractor vorhanden. Eiweissdrüse compact. Ohne Spermoviduct. Das subcutane Sinnesorgan wird von 2 Nerven der Visceralkette versorgt.

Polynesien: Neu-Pommern, Admiralitäts-Inseln.

Anmerk.: Die vorstehende Gattungsdiagnose ist aufgestellt nach *A. bergi*; da die innere Anatomie der *A. virgata* zur Zeit noch nicht bekannt ist, so bleibt abzuwarten, ob sie nicht in einzelnen Punkten mit Rücksicht auf diese Art verändert werden muss.

Die Gattungen *Ancitea* (GRAY, 1860) und *Triboniophorus* (HUMBERT, 1863) stimmen, wie es scheint, in folgenden Punkten mit einander überein:

Kein Hyponotum. Das Kopfschild reicht nach hinten bis an das deutlich von Furchen umgrenzte Manteldreieck. Niere wahrscheinlich einlappig. Radulazähne mit vorderer und hinterer Basalplatte. Eiweissdrüse entweder compact oder perlschnurförmig. Ohne Spermoviduct. Ureterdivertikel? Pharynxretractor? Leberöffnungen?

Dagegen scheinen beide Gattungen in folgenden Punkten von einander abzuweichen (siehe nebenstehende Tabelle).

	<i>Aneitea</i>	<i>Triboniophorus</i>
Medianfurche	deutlich	schwach entwickelt
Athemloch und After	getrennt	in einer gebogenen Renoanalrinne
Lateral-furchen	zahlreich, deutlich ausgeprägt	schwach entwickelt oder fehlend
Kalkstückchen der Schale	nur eins (?)	zahlreich
Magen	zweitheilig (eigentlicher Magen und Blindsack)	dreitheilig (Vormagen, Magen, Blindsack)
Rhachiszahn	rudimentär	gut entwickelt, einheitlich
Kiefer	ohne Mittelzahn	mit kleinem oder ohne Mittelzahn
Verbreitung	Neu-Hebriden, Neu-Caledonien	Australien

Selbst wenn die Liste dieser Differenzpunkte bei weitem Untersuchungen einer Einschränkung unterzogen werden müsste, was z. B. hinsichtlich der Zahl der Kalkstücke sehr wahrscheinlich ist, so ist dennoch anzunehmen, dass sie nicht so sehr verkleinert werden wird, um FISCHER'S Ansicht zu rechtfertigen, dass *Aneitea* und *Triboniophorus* synonym sind.

Zur raschen Bestimmung der Gattungen diene folgende Clavis:

- a) Mit Hyponotum. Das Kopfschild erreicht nicht die Vorderspitze des Manteldreiecks. Athemloch und After getrennt *Janella*.
- b) Ohne Hyponotum. Das Kopfschild berührt hinten die Vorderspitze des Mantels.
  - aa) Manteldreieck undeutlich von Furchen umgrenzt, mit Renoanalrinne *Aneitella*.
  - bb) Manteldreieck deutlich von drei Furchen umgrenzt.
    - α) Athemloch und After getrennt. Rhachiszahn rudimentär *Aneitea*.
    - β) Athemloch in einer Renoanalrinne. Rhachiszahn gut entwickelt *Triboniophorus*.

## B. Die Diagnose der Arten.

Die folgende tabellarische Uebersicht (S. 268 u. 269) lässt an der grossen Zahl der ?? sofort erkennen, wie viele Elemente noch zur sichern Abgrenzung der Species fehlen.

Aus diesen zwei Tabellen lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1) Innerhalb der Gattung *Janella* sind 3 Arten unsicher: *papillata*, *marmorea*, *maculata*<sup>1)</sup>. *J. papillata* steht der *J. schauinslandi*

1) Vergl. hierzu den Zusatz S. 272.

Arten der Gattung *Janella* (vergl. auch Abschnitt II)

	<i>schauslandi</i>	<i>papillata</i>	<i>bidentaculata</i>	<i>verrucosa</i>	<i>marmorata</i>	<i>marmorea</i>	<i>maculata</i>
Kopfschild	ohne Medianfurche	mit Medianfurche	mit Medianfurche	Medianfurche un- deutlich	ohne Medianfurche, mit der Hinterspitze fast bis zum Nieren- porus reichend	?	?
Manteldreieck	von 3 Furchen um- grenzt, die vor- dere = $\frac{1}{2}$ der hintern Mantel- furche	von 3 Furchen um- grenzt, die vor- dere = $\frac{1}{3}$ der hintern	nicht von Furchen um- grenzt, wird aber zu- weilen durch Ein- senken des Daches der Mantelhöhle mar- kirt	von 3 Furchen um- grenzt, die vor- dere = der hin- tern	nicht von Furchen, deutlich, die Nierenöffnung in einiger Ent- fernung vor der Mantel- spitze 1)	?	?
Lateralfurchen jederseits	ca. 15, davon etwa 7 postpalliale; viele sind ge- gabelt	ca. 20, davon etwa 12 postpalliale; einzelne gegabelt	ca. 15 seicht und un- gegabelt	ca. 20 ungegabelte; die pallialen stehen besonders dicht	ca. 13 schwach aus- geprägte	?	?
Pränalfurche	deutlich	deutlich (?)	fehlt	fehlt	fehlt	?	?
Rückensculp- tur	2—4 helle Warzen auf jedem Seiten- feld	meist 2 Warzen auf jedem Seiten- feld	glatt	überall ganz klei- ne, dicht stehende Warzen	glatt	?	?
After	näher dem Peri- notum als der rechten Mantel- ecke	dicht am Peri- notum 1)	ganz dicht am Peri- notum	ganz dicht an der rechten Mantel- ecke	dicht an der durch Pigment markirten rechten Mantel- ecke	licht am Peri- notum 1)	?
Rhachiszahn	3 spitzig	7 spitzig	5 spitzig	?	4 spitzig	7 spitzig	?
Spermoviduct	fehlt	?	vorhanden	vorhanden	fehlt	fehlt	vorhanden
accessorische Geschlechts- drüsen	Knollendrüse, Knäueldrüse	?	fehlen	fehlen	Knäueldrüse, Prostata	Knollendrüse? Knäueldrüse?	fehlen
Anheftung des Recept. sem.	distal	?	proximal	proximal	distal	proximal	proximal
Penis	mit Reizpapillen	mit Papillen (Su- TER) <sup>1)</sup>	mit Papillen (Su- TER)	?	mit Reizpapillen	?	?

1) Während der Correctur eingetragen nach SUTER (1897)

Arten der Gattungen

	<i>Aneitella</i>		<i>Aneitea</i>		<i>Triboniophorus</i>	
	<i>berghi</i> PLATE	<i>virgata</i> SMITH	<i>macdonaldi</i> GRAY	<i>hirado</i> FISCHER	<i>krefftii</i> KFST.	<i>schättes</i> KFST.
Länge	34 mm (nicht aus- gewachsen)	27 mm	62 mm	63 mm	45 mm	72 mm
Manteldreieck	undentlich um- grenzt; die Me- dianfurche fehlt; die vordere Man- telfurche ist voll- ständige, die hin- tere nur in der vordern Hälfte entwickelt, dehnt sich aber nach hinten noch etwas aus (Fig. 4). Keine Seitenfurchen	wie bei <i>A. berghi</i> , doch ist auf der Abbildung nichts von der hintern Mantelfurche zu sehen	deutlich	deutlich	deutlich von drei Furchen umgrenzt	35 mm
Mediaufurche		keine	zabirreich, unge- gabelt	zabirreich, unge- gabelt	„kurz und unbe- deutend“ häufig deutlich	
Seitenfurchen		keine	zabirreich, unge- gabelt	zabirreich, unge- gabelt	oder vorhanden, aber fehlen	
After	in einer Renoanal- rube	?	in der Nähe des Athemlochs? wahr- scheinlich keine Renoanalrinne		in einer Renoanalrinne	Renoanalrinne oder vielleicht ge- trennt neben dem Athemloch?
Kiefer		mit Mittelzahn	ohne Mittelzahn	ohne Mittelzahn	mit kleinem Mit- telzahn	?
Rhachiszahn		zweitheilig, mit 7 Spitzen	?	rudimentär	gut entwickelt, mehrspitzig	?
Eiweissdrüse		compact	compact	compact	perlschnurförmig	compact
accessorische Geschlechts- drüsen		bläschenf. Drüse und Prostata compact	bläschenf. Drüse Prostata (com- pact?)	bläschenf. Drüse Prostata (perlschnurförmig)	bläschenf. Drüse Prostata (perlschnurförmig)	Drüse Prostata (com- pact)
Anheftung des Rec. sem.		distal	distal	am mittlern Theil der Vagina?	distal	am mittlern Theil der Vagina?
Penis		glatt	?	?	?	mit Reizpapillen
Fundort		Kalum (Neu-Pom- Admiraltäts-Ins. mern)	Neue Hebriden.	Neu-Caledonien	Sydney	Sydney

GRAY's Beschrei- bung eines Ex. von Neu-Caledo- nien bezieht sich vielleicht auf ein- andere Art.

offenbar sehr nahe, und letztere ist vielleicht nur eine für Stephens-Island charakteristische Localform der erstern. Wegen *Neojanella dubia* siehe S. 206.

2) Die 3 *Triboniophorus*-Arten stehen sich offenbar im Habitus so nahe, dass man sie für synonym halten könnte. Weitere Untersuchungen werden zu zeigen haben, ob eine perlschnurförmige Eiweissdrüse und Prostata thatsächlich vorkommt. HEDLEY's Aufsatz über *Trib. graeffei* (in: Proc. Roy. Soc. Queensland, V. 5, p. 162—173) stand mir nicht zur Verfügung und konnte daher nicht berücksichtigt werden.

Die von FISCHER u. CROSSE (1870) beschriebene *Aneitea modesta* aus Neu-Caledonien habe ich in die Tabelle nicht aufgenommen, weil die Diagnose zu unvollkommen ist.

### XV. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Janelliden.

Ueber die Stellung der Janelliden im phylogenetischen System sind zwei verschiedene Ansichten bis jetzt vertreten worden.

1) FISCHER (1867) stellt die Reihe auf: *Succinea*, *Omalonyx*, *Hyalimax*, *Janella*. Nach den Untersuchungen von FISCHER (1867) über *Hyalimax maillardi* von Bourbon und GODWIN-AUSTEN (1882) über die indische *H. adamanica* hat nun in der That die Gattung *Hyalimax* manche Aehnlichkeit mit *Janella*: die Schale ist eine vollständig innere, der Kiefer ist gebogen und läuft nach hinten in eine grosse Chitinplatte aus, das Athemloch liegt in der Mitte des Körpers, ist etwas auf den Rücken hinaufgerückt und entfernt sich ein gutes Stück von der Horizontalebene der Genitalöffnung, die Geschlechtsorgane sind einfach, ohne besondere Anhangsdrüsen in der Nähe der äussern Oeffnung. Dazu kommt, dass bei *H. andamanica* die Radulapapille an ihrem freien Ende sich in der für *Janella* charakteristischen Weise in zwei Spiralen auflöst, dass der After sich schon von der Mantelhöhle emancipirt hat und hinter dem Athemloch sich öffnet, dass die Radula eine grosse Aehnlichkeit mit der von *Janella* aufweist und dass die vordern Tentakel mindestens sehr klein sind, vielleicht sogar fehlen<sup>1)</sup>. Leider besitzen wir keine nähern Angaben über den Bau der Pallialorgane, und damit ist die Möglichkeit genommen, die Frage zur Zeit weiter zu discutiren. Jeden Falls war es ein glücklicher Griff des verdienstvollen französischen Malakozoologen, auf die Gattung

1) Bei der nahestehenden *Neohyalimax brasiliensis* SIMROTH (in: Proc. malac. Soc. London, II, p. 39—45) fehlen die vordern Tentakel, die Lunge ist eine typische Gefässlunge.



*Hyalimax* hinzuweisen. Ob diese nun weiter als ein Seitenzweig der Succineiden aufgefasst werden kann, lässt sich gegenwärtig kaum entscheiden. Die bei *Succinea* rudimentär entwickelten vordern Fühler und die Form des Kiefers sprechen dafür, können aber allein nicht als beweisend gelten.

2) SIMROTH (1889, p. 84) tritt den Ausführungen FISCHER's entgegen. Er hält die Janellen für eine isolirt stehende Gruppe, die sich selbständig aus Opisthobranchiern entwickelt hat und in phylogenetischer Hinsicht von den übrigen Pulmonaten abzutrennen ist. Er schlägt deshalb vor, die Stylommatophoren in 2 grosse Abtheilungen zu zerlegen, in die

Pleurommatophoren = echte Landpulmonaten, mit den Augen auf der Seite des Fühlerknopfes;

Mesommatophoren = Janelliden, mit den Augen in der Mitte des Fühlerknopfes.

a) Für die Verwandtschaftsbeziehungen der Janelliden zu den Opisthobranchiern führt SIMROTH ein positives Moment ins Feld, die Form der Radula, und eine Anzahl negativer; die Janellen sollen in folgenden Punkten wesentlich von den übrigen Pulmonaten abweichen:

- 1) in dem Mangel eines Columellaris;
- 2) in der „metameren“ Furchung der Haut;
- 3) in dem Bau der Fussdrüse;
- 4) in dem hauptsächlich unter dem Oesophagus entwickelten Schlundring;
- 5) in den sehr wechselnden Genitalien;
- 6) in den Tentakeln;
- 7) in den Mantelorganen.

Ich halte diese Anschauung für unrichtig und möchte gegen sie auf Folgendes hinweisen. In der Form der Radulazähne stimmen echte Stylommatophoren, nämlich die Achatinellen (siehe HEYNEMANN, 1867) fast vollständig mit den Janellen überein. Aber selbst wenn sie Anklänge an diesen oder jenen Opisthobranchier zeigten, wäre hieraus allein nichts zu folgern. — Der Mangel eines Spindelmuskels findet sich auch bei echten pulmonaten Nacktschnecken, z. B. den Testacellen und Vaginuliden; er fehlt auch bei den Oncidien (PLATE, 1894). Da der Columellaris der typischen Lungenschnecken nach vorn den Pharynxretractor abgibt, so kann dieser Muskel, der sich bei *Aneitella berghi* erhalten hat, als letzter Rest des Spindelmuskels angesehen werden. — Die Lateralfurchen der Haut der Janelliden sind natürlich nicht „metamer“ angeordnet. Sie entsprechen den Hautfurchen der

übrigen Styломmatophoren und sind nur etwas regelmässiger als diese angeordnet. — Schlundring und Fussdrüse bieten keine Besonderheiten dar. — Die Genitalien sind zwar sehr wechselnd, halten sich aber doch vollständig in dem bei den Pulmonaten üblichen Rahmen. Auffallend ist an ihnen nur die Lage der Zwitterdrüse und das Verhalten des Spermoviducts, der innerhalb derselben Gattung fehlen oder vorhanden sein kann. — Die Tentakel sind nur durch eine Vermehrung der Retractoren durch secundär angegliederte Hautmuskeln ausgezeichnet, aber es liegt nicht der geringste Grund vor, sie nicht mit den Ommatophoren der übrigen Styломmatophoren zu homologisiren, denn die Lage des Auges (ob central oder etwas seitlich) ist doch gar zu irrelevant. — Die Pallialorgane der Janelliden sind freilich höchst eigenartig, aber da ihre Besonderheiten: die Büschellunge, die Emancipation von Pericard, Niere, Ureter und After von der Mantelhöhle, die Schalenbläschen und die subcutane Sinnesblase sich sämtlich von den typischen Verhältnissen durch allmähliche Verkleinerung der ursprünglich mit einer Gefässlunge ausgerüsteten Lungenhöhle ableiten lassen, so liegt kein Grund vor, die Janelliden in phylogenetischer Hinsicht von den übrigen Landpulmonaten zu trennen.

b) Dagegen ist es angebracht, diesen weitgehenden Differenzen in der Ausbildung des Pallialcomplexes dadurch Rechnung zu tragen, dass die Janelliden als Tracheopulmonata den übrigen Styломmatophoren als Vasopulmonata gegenüber gestellt werden. Von welcher Familie der letztern die erstern abzuleiten sind, bleibt vorläufig eine offene Frage. Mit den Oncidien oder den Vaginuliden, welche beide auch ein Hyponotum besitzen, haben sie sicherlich keine nähere Verwandtschaft.

---

### Nachträglicher Zusatz.

Während der Correctur der vorstehenden Arbeit ist mir eine soeben erschienene, verdienstvolle Publication von H. SUTER (A revision of the New Zealand Athracophoridae, in: Proc. Malac. Soc. London, V. 2, No. 6, ausgegeben Nov. 1897) zu Gesicht gekommen, zu der ich mir einige Bemerkungen erlaube.

1) *J. maculata* COLLINGE soll nach SUTER identisch sein mit *J. bitentaculata* Q. G., womit ich vollständig übereinstimme (siehe S. 205).

2) *J. antipodum* GRAY halte ich für eine unpigmentirte Varietät von *J. bitentaculata* Q. G., von der SUTER selbst angeht, dass junge

Exemplare, welche in der Nähe von Auckland gefunden wurden, kein Pigment besaßen. Weshalb sollte sich dieser Pigmentmangel nicht unter Umständen bei einer Art erhalten, die überhaupt in der Färbung sehr variabel ist? Jeden Falls sind die andern zur Zeit bekannten Differenzen nicht genügend, um eine solche Abtrennung zu rechtfertigen. Ein geringer Unterschied in der Wölbung des Rückens wird häufig nur durch die Conservirung veranlasst. Die Differenzen, welche COLLINGE hinsichtlich des Baus der Genitalorgane nachweist (wobei er nach SUTER's Auffassung *J. bitentaculata* als *maculata*, *J. antipodum* als *bitentaculata* bezeichnet) sind ebenfalls zu geringfügig. Das Aussehen des Penis wechselt, je nachdem er vollständig ausgestreckt ist oder sich der innere Canal innerhalb des äussern Muskelmantels in Schlingen zusammengelegt hat, wodurch das Organ viel dicker erscheint. Die Differenzen im Oviduct erklären sich so, dass bei der *J. maculata* COLL. ein geschlechtsreifes Thier mit stark entwickeltem Eileiter vorlag, während er im andern Falle, wie auch aus der Eiweissdrüse hervorgeht, noch nicht ausgebildet und daher dünn war.

3) *Neojanella dubia* COCK. erklärt SUTER jetzt für eine gute, von *bitentaculata* verschiedene Art der Gattung *Janella*. Was er über die Geschlechtsorgane sagt, scheint mir diese Ansicht nicht zu unterstützen, da die Form des Penis, wie eben ausgeführt wurde, erheblich wechseln kann, und dasselbe gilt für die Grösse der Zwitterdrüse. Erweist sich der Rhachiszahn hingegen thatsächlich stets als asymmetrisch, so würde dieser Unterschied zur Begründung einer neuen Art genügen, die aber jeden Falls der *bitentaculata* sehr nahe steht.

4) Aus den Maassen, welche SUTER für *J. papillata* angiebt, folgt, dass der Anus bei dieser Art dicht am Perinotum liegen muss, wie ich dies schon oben (S. 203) vermuthungsweise ausgesprochen habe. Daraus allein ergibt sich, dass sie nicht, wie SUTER meint, mit *J. verrucosa* identisch sein kann.

5) *J. simrothi* SUTER (in: Proc. Zool. Soc. London, V. 2, No. 1, April 1896, p. 34, zuerst publicirt) ist zur Zeit noch nicht genügend bekannt, um als sichere Art zu gelten. Es könnte eine Jugendform von *J. papillata* oder *J. schauinslandi* sein.

6) *J. dendyi* SUTER. Diese neue Art steht der *J. schauinslandi* in der Grösse, in der dunklen Rückenfärbung, in der Lage und Grösse der Rückenwarzen, in der Lage des Afters dicht am Fussrande und im Besitz eines distalen Receptaculum seminis offenbar sehr nahe. Sie unterscheidet sich aber von ihr durch das mit einer medianen Furche versehene Kopschild und durch den Bau der Radula. Der Mittelzahn ist sehr zart und trägt nur einen asymmetrisch, meist auf die linke Seite gestellten Haken. Die Seitenzähne haben nur 4 Haken, von denen der innerste der grösste ist.

7) Nach SUTER's neuen Angaben ist nicht zu bezweifeln, dass *J. marmorea* HUTTON verschieden ist von *J. marmorata*. Die auffallend abweichende Lage der Renalöffnung macht eine Untersuchung der Niere besonders erwünscht.

### Literaturverzeichnis.

---

- ANDRÉ, E., 1894, Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés, in: Revue suisse Zool., V. 2, p. 291—348.
- BERGH, K., 1870, Anatomische Untersuchung des Triboniophorus schüttei KFST., in: Verhdlg. zool.-bot. Ges. Wien, Jg. 20, p. 843—854, tab. 11—13.
- BROCK, J., Die Entwicklung des Geschlechtsapparats der stylommatophoren Pulmonaten, in: Z. wiss. Zool., V. 44, p. 333—395.
- COCKERELL, T. D. A., 1891, On the geographical distribution of slugs, p. 215 (*Ancitella n. g.*, Typus: *A. virgata* SMITH).
- 1892, Remarks on Australian slugs, in: Ann. Mag. Nat. Hist., (6) V. 9, p. 371—372.
- COLLINGE, WALTER E., 1894, Description of a new species of slug of the Genus Janella, in: Proc. Zool. Soc. London, p. 526—30.
- CROSSE et FISCHER, 1870, Faune conch. de Nouv. Calédonie, in: J. Conch., V. 18, p. 238.
- FISCHER, PAUL, 1867, Anatomie de deux Mollusques pulmonés terrestres appartenant aux genres Xanthonyx et Hyalimax, in: J. Conch., V. 15, p. 213—221.
- 1868, Anatomie de l'Athoracophorus hirudo, *ibid.*, V. 16, p. 225—234.
- FLEMMING, W., Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken, in: Arch. mikr. Anat., V. 6, p. 439—471.
- 1877, Ueber Binde substanz und Gefässwandung im Schwellgewebe der Muscheln, *ibid.*, V. 13, p. 818—867.
- GODWIN-AUSTEN, 1882, Land Mollusca of India, Gattung Hyalimax, p. 55—60.
- GOULD, A., 1856, Mollusca, in: United States Exploring Expedition, p. 2, tab. 1, fig. 6, 6 a—c.
- HEDLEY, F. L. S., 1892, Remarks on Australian slugs, in: Ann. Mag. Nat. Hist., (6) V. 9, p. 169—171 und p. 370—372.
- 1893, An enumeration of the Janellidae, in: Trans. New Zealand Inst. V. 25, p. 156—162.
- HEYNE MANN, 1867, Die Zungen von Partula und Achatinella, in: Malakozool. Bl., V. 14, p. 146—150.

- HUMBERT, A., 1863, Etudes sur quelques Moll. terrestres nouveaux ou peu connus. § 2 Description d'un nouveau genre de Pulmoné terrestre, bitentaculé (*Triboniophorus*), in: Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, V. 17, Fac. 1, p. 116—120.
- HUTTON, F. W., 1878, Description of some new slugs, in: Trans. New Zealand Inst., V. 11, p. 331—332.
- 1881, Notes on the anatomy of the bitentaculate slugs of New Zealand, *ibid.*, V. 14, p. 158—161, tab. 5.
- JACOBI, A., 1895, Anat. Unters. an malayischen Landschnecken, in: Arch. Naturg., Jg. 61, V. 1, p. 293—318.
- KEFERSTEIN, W., 1865, 1) Ueber die zweitentakeligen Landschnecken (*Janella*, *Aneitea*, *Triboniophorus*), in: Z. wiss. Zool., V. 15, p. 76—86, tab. 6, fig. 1—13. 2) Ueber die Anatomie der *Janella bitentaculata* Q. et G. von Neuseeland, *ibid.*, p. 446—449, tab. 34.
- KNIGHT, CHARLES, 1859, Observations on the „Bitentaculate Slugs“ of New Zealand (*Limax bitentaculatus* QUOY et GAIMARD; *Janella antipodarum* GRAY; „Aneiteum Slug“? MACDONALD), in: Trans. Linn. Soc. London, V. 22, p. 381—382.
- LACAZE-DUTHIERS, H. DE, 1872, Système nerveux des Moll. gastéropodes pulmonés aquatiques, in: Arch. Zool. expér., V. 1.
- 1887, Hist. de la Testacelle, *ibid.*, (2) V. 5.
- LEYDIG, FR., 1876, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, in: Arch. Naturg., Jg. 42, V. 1, p. 209—292.
- LIST, J. H., 1887, Zur Kenntniss der Drüsen im Fusse von *Tethys fimbriata* L., in: Z. wiss. Zool., V. 45, p. 308—326.
- MACDONALD, J. D., 1856, Observations on the external characters and internal anatomy of a bitenticulate slug found at the island of Aneiteum, New Hebrides, in: Ann. Mag. Nat. Hist., (2) V. 18, p. 38—42.
- PLATE, L., 1891, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen *Daudebardia* und *Testacella*, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat., p. 505—630.
- 1894, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Onchidiiden, *ibid.*, V. 7, Anat., p. 93—234.
- 1897, Ueber einen neuen Typus der Lungenathmung, die Niere und ein subcutanes Sinnesorgan bei Nacktschnecken aus der Familie der Janellen, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, p. 141—145.
- 1898, Ueber regenerative Amitose, Degenerationserscheinungen und Phagocytose in den Athemröhren der Janellen, in: Arch. mikr. Anat., V. 5, p. 839—856.
- QUOY et GAIMARD, 1832, Voyage de l'Astrolabe, Mollusques, V. 2, p. 148, 149, tab. 13, fig. 1—3.
- RAWITZ, B., 1887, Die Fussdrüse der Opisthobranchier, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin.
- 1888, Der Mantelrand der Acephalen, I, in: Jena. Z. Naturw., V. 22, p. 415—556.
- SEMPER, C., 1870—94, Reisen im Archipel der Philippinen, V. 3, Landmollusken, p. 108, 109.

- SEMPER, C., 1894, Die Niere der Pulmonaten, in: Reisen im Archipel der Philippinen 2. Ergänzungsheft (herausgegeben von H. SIMROTH), p. 81—85.
- SIMROTH, H., 1876, Die Sinneswerkzeuge der einheimischen Weichthiere, in: Z. wiss. Zool., V. 26, p. 227—349.
- 1889, Beiträge zur Kenntniss der Nacktschnecken, in: Nova Acta Acad. Leop., V. 54, p. 69—86 mit Abbildg.
- SMITH, EDGAR A., 1884, An account of the land and freshwater Mollusca collected during the voyage of the „Challenger“ from December 1872 to May 1876, in: Proc. Zool. Soc. London, p. 263 (*Athoracophorus virgatus*, tab. 22, fig. 1, 1 a).
- SUTER, H., 1893, 1) Further contributions to the knowledge of the Molluscan fauna of New Zealand, in: Trans. N. Zealand Inst., V. 26, p. 123—125, *Athoracophorus*. 2) Checklist of the N. Zealand land and freshwater Mollusca, *ibid.*, p. 142, 143.
- 1896, New Land Mollusca from New Zealand. *Athoracophorus Simrothi n. sp.*, in: Proc. Malac. Soc. London, V. II, p. 34.
- 1897 Revision of Athoracophoridae, *ibid.*, p. 245—257.
- THIELE, J., 1897, Beiträge zur Kenntniss der Mollusken, III. Hautdrüsen, in: Z. wiss. Zool., V. 62, p. 632—670.

### Figurenerklärung.

Tafel 12—17.

#### Erklärung der Abkürzungen in den Figuren.

<i>a</i> Arteria	<i>d</i> <sup>1-6</sup> Darmschlinge
<i>alb</i> Eiweissdrüse	<i>d</i> Dorsalplatte des Kiefers
<i>a. ped</i> Arteria pedalis	<i>d. her</i> Zwittergang
<i>a. phar</i> „ pharyngealis	<i>dia</i> Diaphragma
<i>atg</i> Athemgang der Mantelhöhle	<i>div</i> Divertikel der Mantelhöhle, des Ureters
<i>atl</i> Athemloch „ „	<i>dr, dr'</i> Drüsen der Rückenhaut
<i>atr</i> Atrium, Vorkammer, des Herzens.	<i>Dr</i> Schlauchdrüsen derselb.
<i>bi</i> Bindegewebe	<i>ep</i> Epithel
<i>bik</i> Bindegewebskern	<i>gl</i> Drüse
<i>cav. pall</i> Mantelhöhle	<i>gl. her</i> Zwitterdrüse
<i>cer</i> Cerebralganglion	<i>gl. ped</i> Fussdrüse
<i>concr</i> Concrement	<i>gr</i> Grube der Mantelhöhle.
<i>cut</i> Cuticula	<i>h</i> hintere Basalplatte des Radulazahns
<i>cr</i> gekreuzter Fühlerretractor.	

<i>hep.</i> ( <i>ant.</i> , <i>post.</i> ) (Vorder-, Hinter-) Leber	<i>pig</i> Pigment
<i>hyp</i> Hyponotum.	<i>pigz</i> Pigmentzelle
<i>intv</i> Intervall zwischen den Athemröhren	<i>prost</i> Prostata
<i>Ksch</i> Kopfschild	<i>protr</i> Protractor
<i>kz</i> Calottenzelle	<i>pul</i> Athemröhre
<i>lf</i> Lateralfurche des Rückens	<i>re</i> Niere
<i>ly</i> Lymphraum	<i>reca</i> Receptaculum seminis
<i>ma</i> Mantel	<i>rect</i> Rectum
<i>mf</i> Medianfurche des Rückens	<i>reper</i> Renopericardialgang
<i>ml</i> Mundlappen, Mundsegel	<i>ret</i> reticuläre Muskelschicht der Rücken- haut
<i>mu</i> Muskel	<i>rh</i> Rhachiszahn der Radula
<i>musc</i> straffe Muskelschicht der Haut	<i>rr</i> Renoanalrinne
<i>n</i> Nerv oder Kern	<i>rw</i> Rücken- haut
<i>nk</i> Kern einer Nerven- faser	<i>sal</i> Speicheldrüse
<i>not</i> Notum	<i>sbl</i> Sinnesblase
<i>o</i> Mundöffnung	<i>sch</i> , <i>sch'</i> Schalenbläschen
<i>oes</i> Oesophagus	<i>s.ep</i> Sinnesepithel
<i>o.ge</i> Genitalöffnung	<i>sin</i> Sinus
<i>o.hep</i> Leberöffnung	<i>sin.dors</i> Rückensinus
<i>o.int.re</i> innere Nierenöffnung	<i>so</i> Sinnesorgan
<i>o.re</i> äussere „	<i>spov</i> Spermoviduct
<i>ovd</i> Oviduct	<i>sto</i> Magen
<i>pap</i> Papille des Radulasackes	<i>te</i> Tentakel, Fühler
<i>pe</i> Penis	<i>ur</i> Ureter
<i>ped</i> Fussnerv	<i>v</i> vordere Basalplatte des Radula- zahns, Ventralplatte des Kiefers
<i>per</i> Pericard	<i>vdv</i> Vas deferens
<i>perinot</i> Perinotum	<i>ves</i> Vesicula seminalis
<i>pes</i> Fuss	<i>vest</i> Vestibulum genitale
<i>pes'</i> Seitenkante des Fusses	<i>ventr</i> Ventrikel, Kammer des Her- zens.
<i>phar</i> Pharynx	

*J. sch.* = *Janella schauinslandi*. *A. b.* = *Aneitella berghi*. \* = beliebige Vergrößerung. s. s. V. = sehr starke Vergrößerung mittels ZEISS Apochromat 2 mm und den Ocularen 6, 8.

#### Tafel 12.

Fig. 1. *J. sch.* Alkoholexemplar nach Formolconservierung, von oben gesehen. Vergr. 2.

Fig. 2. *J. sch.* Alkoholexemplar nach Formolconservierung von der rechten Seite. Vergr. 1.

Fig. 3. *J. sch.* Querschnitt durch die mittlere Körperregion. Vergr. 1.

Fig. 4. *A. b.* Alkoholexemplar, von oben gesehen. Vergr. 2.

Fig. 5. *A. b.* Alkoholexemplar, von der rechten Seite gesehen.  
Vergr. 1.

Fig. 6. *A. b.* Alkoholexemplar, von unten gesehen. Vergr. 1.

Fig. 7. *A. b.* Renoanalrinne des Mantels von oben. Vergr. 12.

Fig. 8. *A. b.* Querschnitt durch die mittlere Körperregion hinter dem Diaphragma. Vergr. 2.

Fig. 9. *Janella bitentaculata* Q. G., von oben und rechts gesehen. Vergr. 2. Nach einem gelblich-weissen, ungefleckten Exemplar des Berliner Museums.

Fig. 10. *Janella verrucosa* v. MARTENS. Typisches Exemplar der *var. nigricans* aus dem Berliner Museum, von oben gesehen, weshalb die Perinotalregion etwas verkürzt erscheint. Vergr. 2.

Fig. 11. *Janella verrucosa* v. MARTENS. Typisches Exemplar der *var. fasciata*, von oben und rechts gesehen, um die natürlichen Grössenverhältnisse zu zeigen. Vergr. 5.

Fig. 12. *Janella marmorata* v. MARTENS. Typisches Exemplar des Berliner Museums. Mantelregion, von oben und rechts gesehen, um die natürlichen Proportionen zu zeigen. Vergr. 3.

Fig. 13. *Janella bitentaculata* Q. G. Ein Theil der Fusssole des Exemplars der Fig. 9 von unten. Vergr. 5.

Fig. 14, 15. *J. sch.* Querschnitt durch die Rückenhaut. \*

Fig. 16. *J. sch.* Querschnitt durch die Rückenhaut in der Höhe der Oeffnungen der schlauchförmigen Drüsen (*Dr*).

Fig. 17. *J. sch.* Schlauchförmige Drüse (*Dr*), Schalenbläschen (*sch*) und Athemröhre (*pul*) auf einem Schnitt getroffen. \*

#### Tafel 13.

Fig. 18. *A. b.* Längsschnitt durch die Rückenhaut mit Athemgang und Rudimenten der schlauchförmigen Drüsen (*Dr*). Vergr. 70.

Fig. 19. *J. sch.* Längsschnitt durch die Rückenhaut in der Ebene der äussern (*o. re*) und innern Nierenöffnung (*o. int. re*) (combinirt aus 3 Schnitten). Vergr. 28.

Fig. 20. *J. sch.* Längsschnitt durch die Rückenhaut (Mantelhöhle) in der Ebene des Athemgangs. Vergr. 28.

Fig. 21. *J. sch.* Querschnitt durch Athemgang und Mantelhöhle. Vergr. 28.

Fig. 22. *J. sch.* Desgl. wie Fig. 21, aber etwas weiter nach hinten, um das Intervall (*intv*) zu zeigen. Vergr. 28.

Fig. 23. *J. sch.* Schema der Pallialorgane, von der Leibeshöhle aus gesehen. Vergr. 7.

#### Tafel 14.

Fig. 24. *J. sch.* Pallialorgane, von der Leibeshöhle aus gesehen, halbschematisch. Vergr. 7.

Fig. 25. *J. sch.* Natürliche Ansicht der Pallialorgane eines 40 mm langen Thieres von der Leibeshöhle aus. Vergr.  $3\frac{1}{2}$ .



Fig. 26. *J. sch.* Mantelhöhle von unten nach Entfernung des ventralen Filzwerks der Athemröhren. Die Lage des Athemgangs ist mit schwarzer Punktlinie eingetragen worden, ebenso diejenige der ventralen Divertikel (*div*) und zwar beides unter Benutzung einer Querschnittsreihe. Vergr. 7.

Fig. 27. *J. sch.* Epithel der Mantelhöhle aus einem Querschnitt, um den Uebergang des dorsalen Epithels (*a*) in das seitliche (*c*) zu zeigen. s. s. V.

Fig. 28. *J. sch.* Querschnitt durch die Rückenhaut etwas hinter der Mantelhöhle. Vergr. 13.

Fig. 29—32. *A. b.* Längsschnitte durch die Pallialorgane, deren Lage in Fig. 40 durch Pfeile angedeutet worden ist. Vergr. 28.

## Tafel 15.

Fig. 33. *A. b.* Pallialorgane in situ, von der Leibeshöhle aus gesehen. Vergr.  $6\frac{1}{2}$ .

Fig. 34. *J. sch.* Situs viscerum von oben nach Entfernung der Rückenhaut. Die von oben nicht sichtbaren Darmschlingen sind durch Punktlinien angedeutet. Vergr. 2.

Fig. 35. *J. sch.* Ureterepithel auf dem optischen Schnitt in Glycerin. \*

Fig. 36. *J. sch.* Schalenbläschen bei schwacher Vergrößerung mit Kalkpulver.

Fig. 37. *J. sch.* Epithel derselben in Glycerin. s. s. V.

Fig. 38. *A. b.* Pharynx von hinten und unten. Vergr. 5.

Fig. 39. *J. papillata* HUTTON. Vergr. 1. Copie der SUTER'schen Zeichnung (SUTER, 1893).

Fig. 40. *A. b.* Schema der Pallialorgane, von der Leibeshöhle aus gesehen, unter Benutzung von Fig. 33 nach einer Serie von Längsschnitten reconstruirt. Vergr. 13.

## Tafel 16.

Fig. 41. *J. sch.* Nierenepithel aus einem Schnitte in Glycerin. s. s. V.

Fig. 42. *J. sch.* Ureterepithel aus einem Schnitte in Glycerin. Vergr. ca. 300.

Fig. 43. *J. sch.* Ureterepithel von der Fläche in Glycerin. s. s. V.

Fig. 44. *J. sch.* Darmcanal und Fühler. Vergr.  $2\frac{1}{2}$ .

Fig. 45. *J. sch.* Hinterende des Pharynx, von oben gesehen. Vergr. 5.

Fig. 46. *J. sch.* Radula, Rhachiszahn (*rh*) und benachbarte Schneidezähne. Vergr. 460.

Fig. 47. *A. b.* Kiefer von unten gesehen. Vergr. 14.

Fig. 48. *A. b.* Radula, Rhachiszahn ( $r^1 + r^2$ ) und erster Seitenzahn. Vergr. 690.

- Fig. 49. *A. b.* Radula, Rhachiszahn (*rh*) und Seitenzähne 1, 2, 3 und 6. Vergr. 500.  
 Fig. 50. *A. b.* Radula, Seitenzahn 26.  
 Fig. 51. *A. b.* Seitenzähne am äussern Rande.  
 Fig. 52. *J. sch.* Kiefer, von unten gesehen. Vergr. 14.  
 Fig. 53. *J. sch.* Genitalorgane eines jugendlichen Thiers. Vergr. 3.  
 Fig. 54. *J. sch.* Genitalorgane eines ausgewachsenen Thiers. Vergr. 1.  
 Fig. 55. *A. b.* Genitalorgane eines jugendlichen Thiers. Vergr. 9.

## Tafel 17.

- Fig. 56. *J. sch.* Epithel des Receptaculum seminis. \*  
 Fig. 57. *J. sch.* Nervensystem und Gefässe der Aorta anterior, von oben gesehen. Vergr. 8.  
 Fig. 58. *J. sch.* Gehörbläschen in Glycerin. Vergr. 150.  
 Fig. 59. *J. sch.* Rückenhaut und Sinnesblase auf einem Querschnitt in Glycerin. Vergr. 40.  
 Fig. 60. *J. sch.* Epithel der Sinnesblase auf einem Querschnitt in Glycerin. s. st. V.  
 Fig. 61—63. *A. b.* Längsschnitte durch die Rückenhaut und die Sinnesblase. Fig. 61 vom rechten Seitenrand. Vergr. 32. Fig. 62 etwas weiter nach links als Fig. 61. Vergr. 24. Fig. 63 vom linken Seitenrand. Vergr. 24.

# Studien zur Naturgeschichte der Protozoen.

## III. Ueber Myxosporidien.

Von

Dr. Franz Doflein.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

---

Hierzu Tafel 18—24 und 20 Textfiguren.

### I. Einleitung.

Die Untersuchungen, welche ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe, sind etwas vorzeitig abgebrochen worden, da ein Reiseplan, den ich schon lange hegte, unerwartet rasch seiner Verwirklichung entgegengeführt wurde. Dennoch besteht eine gewisse Abrundung der behandelten Stoffe; ich konnte dies erzielen, indem ich eine Reihe von Fragen, deren Bearbeitung sich noch nicht in hinreichend vorgerücktem Stadium befand, unerörtert liess.

Im Vordergrund meines Interesses stand die Frage nach einer zweiten Vermehrungsart neben der Sporenbildung, insbesondere bei den Gewebe bewohnenden Myxosporidien; die Lösung, welche ich für dieselbe gefunden habe, wirft zugleich Licht auf die Art und Weise der krankheitsregenden Wirkung dieser interessanten Parasiten. Eine Reihe von Beobachtungen über die Entwicklung der Sporen bestätigen und ergänzen die Angaben BÜTSCHLI'S, BALBIANI'S und THÉLOHAN'S. Die Bedeutung der Disporie bei vielen Arten in ihrem Verhältniss zur Polysporie scheint nach meinen Beobachtungen eine grössere für die Systematik und Phylogenie der Gruppe zu sein, als man bisher annahm. Jedoch sind meine Erfahrungen zur vollständigen Aufklärung dieser Beziehungen nicht ausreichend. Von neuen Arten und Gattungen habe ich hier nur diejenigen beschrieben, welche mir zu den

in dieser Arbeit niedergelegten Beobachtungen als Material dienten. Jede Untersuchung fast, von marinen wie von Süsswasserfischen, ausserdem von vielen Arthropoden, liefert neue und interessante Formen schmarotzender Sporozoen. Wie alle diese Formen systematisch unterzubringen sind, das wird erst die Zeit lehren. Denn alle bisherigen Classificationsversuche tragen noch durchaus das Gepräge des Provisorischen.

Die letzten Jahre haben uns eine reiche Literatur aus dem Gebiet der Sporozoenkunde geschenkt; doch überwiegen hierbei leider gelegentliche Beobachtungen gar zu sehr über systematische Untersuchungen.

Von hervorragenden grössern Arbeiten, welche speciell die Myxosporidien angehen, ist vor allen Dingen das grundlegende Werk von THÉLOHAN (1895) zu erwähnen. Dieser hervorragende Forscher wurde leider durch seinen frühen Tod am Abschluss seiner Arbeiten verhindert, so dass sein Buch, von HENNEGUY redigirt, in manchen Punkten unvollständig dem Druck übergeben werden musste. Die „Recherches sur les Myxosporidies“, in fast monographischer Breite angelegt, bringen über die verschiedensten Gebiete der Myxosporidienkunde reiche und neue Aufschlüsse; sie werden für immer eine Grundlage der Erforschung dieser Gruppe bilden.

Die fast gleichzeitig erschienene Arbeit von GURLEY (1894) ist ebenso verdienstlich, wenn auch nicht so reich an eigenen Beobachtungen. Zu seinem Buche bringt dieser Autor eine compilatorische Zusammenfassung unserer gesammten bisherigen Kenntnisse von den Myxosporidien.

Ueber einzelne interessante Punkte aus der Naturgeschichte unserer Gruppe belehren uns Arbeiten von COHN (1896) und HOFER (1895—1897).

Auf die speciellen Angaben der genannten Forscher werde ich weiter unten jeweils in Zusammenhang mit meinen eignen Beobachtungen eingehen.

## II. Material. Technik.

Meine Untersuchungsobjecte entstammen sowohl marinen Fischen als auch Süsswasserbewohnern. Die Untersuchungen wurden theils in Rovigno, theils in Neapel in den Frühjahrs- und Herbstferien 1896 und 1897 ausgeführt; Material an Sporozoen-kranken Süsswasserfischen stand mir in grosser Menge durch die biologische Station des Deutschen Fischereivereins zur Untersuchung von Fischkrankheiten in München

zur Verfügung. Dem Leiter dieser Station, Herrn Dr. BRUNO HOFER, welchem ich in diesem Zeitraum als Assistent beigegeben war, schulde ich vielen Dank, ebenso den Behörden der erwähnten Zoologischen Stationen. Eine Zusammenstellung über die Herkunft meines Materials werde ich im Abschnitt VIII geben.

Viele meiner Beobachtungen waren nur durch das Studium der lebenden und frischen Objecte möglich. Vor allen Dingen ist es bemerkenswerth, dass die feinere Morphologie der Sporen in aufhellenden Medien sehr erschwert ist. Selbstverständlich konnten andere Erkenntnisse nur mit Hülfe der Schneide- und Färbemethode gewonnen werden.

Zum Conserviren verwendete ich vielfach und mit besonders gutem Erfolg FLEMMING'sche Lösung. Doch habe ich auch mit andern Flüssigkeiten gute Resultate gehabt, im Gegensatz zu THÉLOHAN, welcher nur die FLEMMING'sche Lösung empfehlen zu dürfen glaubt. Ich verwandte mit Vortheil Sublimat, Pikrinessig- und besonders Pikrinschwefelsäure; die letztern Conservierungsmittel boten den grossen Vortheil, dass nach ihnen Karminfärbungen gut anzuwenden waren, was ja nach FLEMMING'scher Flüssigkeit nur in beschränktem Maasse möglich ist.

Um gute Präparate der Harn- oder Gallenblasen bewohnenden Formen zu erhalten, wandte ich eine besondere Methode an. Ich strich einen Tropfen der betreffenden Flüssigkeit, in welcher die Myxosporidien suspendirt waren und welche ich dem Wirthsthier soeben entnommen hatte, in ganz dünner Schicht auf einem Objectträger aus und fixirte die ganze Masse mit der erwünschten Conservierungsflüssigkeit; coagulirte die Galle z. B. für sich allein nicht, so vermischte ich sie mit etwas Blut. Ich erhielt so in einem dünnen Häutchen eine Menge von Individuen eingeschlossen, und da die coagulirte Masse sich nicht mit färbte, so konnte ich das Object wie einen aufgeklebten Schnitt weiter behandeln. Ich nahm die ganze Procedur sehr rasch vor, so dass Veränderungen am Object ausgeschlossen waren. Ich kann die Methode, welche sehr gute Resultate ergab und sich, modificirt, auch für allerlei andere kleine Objecte anwenden lässt, sehr empfehlen.

Farbstoffe habe ich eine grosse Menge angewandt und mit vielen derselben brauchbare Resultate erzielt. Ich erwähne nur diejenigen, welche sich am besten bewährten. Nach FLEMMING'scher Flüssigkeit gaben hervorragende Präparate: Safranin und Gentianaviolett, welche beiden Farbstoffe THÉLOHAN auch am besten bewährt fand. Mir leistete ausserdem noch die Eisenhämatoxylinmethode hervorragende Dienste.

Nach den andern erwähnten Fixierungsmitteln waudte ich Boraxkarmin, MAYER'sches Karmin, verschiedene Hämatoxyline, Hämalaun, Hämatoxylin + Eosin oder Orange G je nach dem Object mit wechselndem Erfolg an.

Ebenso waren Bismarckbraun und Methylgrün in manchen Fällen von Nutzen. Combinirt wurden Farbstoffe in verschiedener Weise; Speciellles ist im Text darüber bemerkt.

Zur Darstellung von Zellgrenzen war mir neben dem Eisenhämatoxylin besonders auch die Anwendung von Indulin werthvoll und von gutem Erfolg.

### III. Diagnosen neuer Formen<sup>1)</sup>.

#### A. Phaenocystes.

##### a) Myxidien.

#### 1. *Ceratomyxa inaequalis* n. sp.

(Fig. 8—10, 27—29, 36—38, 47.)

Gewöhnlich keulenförmiges Myxosporidium; das Plasma ist lebhaft beweglich, Ekto- und Entoplasma deutlich zu unterscheiden. Färbung durch Granula im Entoplasma gelblich braun. Schwache Pseudopodienbildung; bewegt sich hauptsächlich amöboid oder sich mit Hülfe des Schwanzfortsatzes vorwärts stemmend.

Mittlere Breite des Plasmaleibes 5—10  $\mu$

„ Länge „ „ 20—40  $\mu$

Länge des Schwanzfortsatzes bis zu 30  $\mu$

Die Art ist dispor. Nach der Entstehung der Sporen bleiben im Plasma nur 2 Kerne übrig, welche scheinbar degeneriren (Reductionskerne?).

Sporen sehr durchsichtig; nach dem Typus der Gattung, doch sehr massig und gedrunge gebaut. Die Enden sind abgestumpft und ungleichmässig ausgebildet, indem das eine Ende kolbenförmig angeschwollen ist. Die Spore ist ziemlich flach.

Die Polkapseln sind in der Aufsicht so ziemlich kreisrund, jede offenbar mit der Sporenwand durch eine Plasma(?)brücke verbunden.

Die Fäden der Polkapseln sind in frischem Zustand nicht sichtbar; bei Zusatz von Salpetersäure (verdünnt) werden sie ausgestossen; sie sind ziemlich kurz und erreichen nur die halbe Länge der Spore.

Maasse der Spore:

Länge 31  $\mu$

1) Wegen der Systematik vgl. Abschnitt IX.

Breite (zwischen den Polkapseln gemessen)  $6 \mu$

Durchmesser der Polkapseln  $2\frac{1}{2}$ — $3 \mu$

Vorkommen: Gallenblase von *Crenilabrus mediterraneus* und *pavo*. Neapel.

## 2. *Ceratomyxa linospora* <sup>1)</sup> n. sp.

(Fig. 11, 34, 39—46.)

Gestalt keulen- oder spindelförmig; Plasma stark granuliert, weisslich grau, doch sehr durchsichtig.

Pseudopodien sehr fein, werden nur am vordern Ende gebildet (Fig. 45).

Länge des Körpers  $30$ — $35 \mu$

Breite „ „  $16$ ,  $18 \mu$

Disporie.

Sporen mit ausserordentlich langen, fadenförmigen Fortsätzen der Schalenhälften. Im Sporoblasten sind die Fortsätze um den Sporenkörper herum aufgewickelt. Während der Entwicklung sich aufrollend pflegt zunächst der eine Fortsatz weit in den Schwanzfortsatz hineinzuzugan. Jeder der Fäden ist doppelt so lang wie der eigentliche Sporenkörper. Die fertige Spore ist durchaus symmetrisch gebaut.

Polkapseln kuglig-birnförmig; gross. Die Sporenwand doppelt contourirte Membran.

Maasse der Spore:

Länge (Gesamtlänge)  $50 \mu$

Länge des Körpers allein  $10$ — $12 \mu$

Länge der fadenförmigen Fortsätze je  $20 \mu$

Breite des Körpers  $5 \mu$

Die Fäden sind sehr dünn; ihre Dicke mit dem Mikrometer in ihrer distalen Partie nicht zu bestimmen.

Vorkommen: Gallenblase von *Labrus turdus*. Neapel.

## 3. *Myxidium giganteum* n. sp.

(Fig. 18—20, 30, 31, 48.)

Rundliches Myxosporid mit lappigen, langsam fliessenden Pseudopodien, welches sehr bedeutende Dimensionen erreicht. Kleine Exemplare auch keulenförmig (Fig. 18—20).

Das Entoplasma zeigt eine gelbliche Färbung.

Körpermaasse:

Grosse Exemplare Durchmesser  $500 \mu$

1) Von τὸ λίνον, der Faden.

Mittlere Exemplare Durchmesser	200 $\mu$
Kleine „ „	70—90 $\mu$
Ganz junge „ „	8—40 $\mu$

Längliche Exemplare fanden sich bis zu 700  $\mu$  lang und dabei 180  $\mu$  breit.

Die Art bildet cystenartige, bewegungslose Zustände, wobei mehrere Exemplare in einer gemeinsamen, gallertartigen Hülle sich zu vereinigen scheinen (Fig. 19). Die kleinen Exemplare sind sehr polymorph. Bildung von Stammseudopodien.

Sporen durchsichtig, länglich, mit den Polkapseln an den entgegengesetzten Enden. Polkapseln gross, mit deutlichem Spiralfaden. Die Sporen werden zu je zweien in einem Kernsporoblasten gebildet (Fig. 30, 48 c).

Von der Nahtebene gesehen, ist die eine Seite flach, die andere bauchig gewölbt; von der Fläche gesehen zeigt die Spore symmetrische Bildung (Fig. 48 a—b).

Maasse der Spore:

Länge 28  $\mu$

Breite 8  $\mu$

Länge der Polkapsel 8  $\mu$

Breite der Polkapsel 4  $\mu$

Vorkommen: Gallenblase von *Raja asterias*. Neapel.

#### 4. *Sphaeromyxa incurvata* n. sp.

(Fig. 13, 32, 33, 49, 81—84, 134, 135.)

Diese von mir einmal gefundene Form bildet in der Gallenblase von *Blennius ocellatus* grosse zusammenhängende Massen (ob Plasmodien?); dabei stellt sie eine dünnschichtige, rings geschlossene Hohlkugel dar. Diese Kugel mass 5—7 mm im Durchmesser, und ihre Wandung war, da ihre Oberfläche grösser als die Innenfläche der Gallenblase geworden war, zum Theil in Falten gelegt. Die Färbung war bläulich weiss, durchsichtig. Das Plasma enthielt zahlreiche Fettkugeln.

Das Plasma ist in grossen Maschen angeordnet, zwischen welchen starke Vacuolen entwickelt sind. In den Plasmamaschen Kerne und Sporen. Die Art ist polyspor.

Sporen mit Polkapseln an den beiden entgegengesetzten Enden (Myxidium-artig); die Form derselben weist eine complicirte Krümmung auf, indem sie sowohl in der Ebene der Sutura als auch senkrecht darauf gekrümmt sind. Die Biegung ist also ähnlich wie die-



jenige der menschlichen Clavicula. Amöboidkeim mit 2 Kernen, gegen die Polkapseln ausgebuchtet. Spiralfaden scheinbar etwas unregelmässig aufgewickelt, jedoch immer deutlich in Touren, welche zur Längsaxe der Kapsel parallel laufen (also senkrecht zur sonst regelmässigen Richtung). Der Spiralfaden selbst ist relativ dick, jedoch bei weitem nicht von dem Volumen wie bei *Sphaeromyxa balbianii* THÉL.

Maasse der Spore:

Länge der Spore (d. h. der an den innern Bogen gelegten Sehne) 30–35  $\mu$

Breite der Spore 8  $\mu$

Abstand der Polkapseln 12–15  $\mu$

Länge 12–15  $\mu$

Breite 4–5  $\mu$

Vorkommen: Gallenblase von *Blennius ocellatus*. Neapel.

### *Myxoproteus n. g.*

Diese Gattung wird errichtet für die von THÉLOHAN als *Myxosoma ambiguum* beschriebene Art. Der Autor hatte die Art nach seiner eigenen Angabe nur provisorisch untergebracht. Er macht nur sehr spärliche Angaben über dieselbe; es ist jedoch daraus zu entnehmen, dass es sich um die hier zu beschreibende Form handelt. Die sehr abweichende Gestalt der Spore macht eine Abtrennung von der Gattung *Myxosoma* nothwendig.

Sporen ungefähr pyramidenförmig mit zackenartigen Fortsätzen am obern Ende. Zwei sehr grosse Polkapseln an diesem Ende, welche durch einen Zwischenraum getrennt sind, so gross wie ihr eigener Durchmesser oder grösser.

#### 5. *Myxoproteus ambiguus* (THÉL.).

(Fig. 12, 50–56, 59–67.)

Sehr polymorphe Art von bleich milchweissem Aussehen. Plasma mit zahlreichen Granulen und Fetttropfen erfüllt. Pseudopodien kurz, eigenthümlich zackig gelappt (Fig. 51, 53, 56).

Es scheinen bei dieser Art häufig plasmogame Verschmelzungen vorzukommen. Sicher findet häufig knospenartige, einfach plasmotome Zerstückelung grösserer Individuen statt.

Die Art findet sich häufig in zusammengeballten Klumpen von kleinen, offenbar durch solche Vorgänge entstandenen Individuen.

Schon THÉLOHAN erwähnt, dass es schwer zu entscheiden ist, ob die Art dispor oder polyspor ist.

Die Spore ist von THÉLOHAN offenbar in nicht vollständig entwickeltem Zustand studirt und demgemäss nicht richtig beschrieben worden. Amöboidkeim mit 2 Kernen.

Sporendiagnose diejenige der Gattung.

Sporenmaasse:

Länge 25  $\mu$

Breite 18—20  $\mu$

Durchmesser der Polkapseln 7  $\mu$ .

Vorkommen: Harnblase von *Lophius piscatorius*. Le Croisic (THÉLOHAN); Rovigno, Neapel (DOFLEIN).

b) Myxobolidae.

6. *Myxobolus cyprini* n. sp.

(Fig. 14, 85—98, 109—119, 142—145.)

Diese Art, welche vielleicht identisch ist mit dem von THÉLOHAN für den Karpfen erwähnten, aber nirgends beschriebenen *Myxobolus inaequalis*<sup>1)</sup>, wurde durch HOFER (1895, 1896) als Erreger der Pockenkrankheit der Zuchtkarpfen nachgewiesen.

Ueber allgemeine Verhältnisse vgl. Abschnitt VI und VII.

Das Myxosporid kommt vor im Zustand der sog. „diffusen Infiltration“.

Die Spore findet sich im Parenchym der Karpfenniere.

Die Naht zwischen den Schalenhälften ist zu einem ziemlich breiten Rand ausgezogen. Sonst weist die Spore kein auffallendes Merkmal auf, ausgenommen die natürlich vorhandene iodophile Vacuole.

Maasse der Spore:

Länge 21  $\mu$

Breite 15  $\mu$

Breite des Randes 1½  $\mu$

Länge der Kapsel 6  $\mu$

Vorkommen: In Karpfen- und Zuchtteichen Deutschlands, Oesterreichs, Russlands und der Schweiz. Wahrscheinlich ebenso weit verbreitet wie die Karpfenzucht selbst.

*Hoferia* n. g.

Diese Gattung wurde aufgestellt für eine Art, welche sich in Karpfen aus Böhmen in den Nierenanälchen vorfand. Flüchtige

1) Diese Bezeichnung war auf alle Fälle von GURLEY (1893) bereits für eine andere Species vergeben.

Prüfung mit Iodwasser liess durch Färbung der Vacuolen die Art als einen Myxoboliden bestimmen. Ich benenne die Gattung zu Ehren Dr. BRUNNO HOFER's, welcher sich durch die Feststellung der pathogenen Bedeutung von *Myxobolus cyprini* bedeutende Verdienste um die Myxosporidienkunde erworben hat.

Ausser durch die iodfärbbare Vacuole zeichnet sich die Spore durch ihre breite, gedrungene Form, die Rillung ihrer Oberfläche und zwei schwanzartige Fortsätze am Hinterrand aus.

Nach welchen Grundsätzen ich die Aufstellung von Gattungen beurtheile, ist in dem Abschnitt IX (über Systematik und Phylogenie der Myxosporidien) auseinandergesetzt.

### 7. *Hoferia cyprini* n. sp.

(Fig. 105—108.)

Mit den Merkmalen der Gattung.

Das Myxosporid findet sich in ausgewachsenem Zustand frei in den Nierenanälchen des Karpfens. Es bildet rundliche bis eiförmige Körper, an denen, nach dem conservirten Material zu urtheilen, Ekto- und Entoplasma nicht sehr scharf geschieden sind. Pseudopodien wurden nicht beobachtet. Im Entoplasma finden sich zahlreiche Granula und eine grössere Anzahl von Kernen. Dieselben sind klein und von dichtem Gefüge.

Die Sporen werden zu je zweien in Sporoblasten gebildet, welche sich in der üblichen Weise vom Entoplasma abheben (Fig. 105, 106).

Die Form der Spore ähnelt einer abgestumpften Pyramide; sie ist plump und gedrunge (Fig. 107, 108). Das Hinterende setzt sich in zwei schwanzartige Anhänge fort, welche Bildungen der Schalenhälften sind und ähnlich wie der Schwanzfortsatz der Spore von *Henneguya* von beiden Schalenhälften gebildet zu sein scheinen.

Zwischen denselben sieht man manchmal zipfelförmige kleinere Anhänge; diese sind plasmatischer Natur und nur zufällige Vorkommnisse. Sie sind wohl darauf zurückzuführen, dass die Spore vor völliger Reife aus dem Sporoblasten gerissen wurde.

Die Spore besitzt am Vorderrand zwei Polkapseln mit deutlichem Spiralfaden. Das Sporoplasma weist 2 Zellenkerne und eine iodophile Vacuole auf. In meinem Material konnte man häufig zwischen den zwei Kernen noch die Reste der Theilungsspindel erkennen.

Das Sporoplasma erstreckt sich zipfelförmig zwischen die Polkapseln aufwärts.

Die Sporenschalen sind mit feinen Längsrillen versehen, welche

besonders bei Färbung mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin deutlich hervortreten. Es entfallen ihrer 9—10 auf eine Schalenhälfte.

Bei kleinen Exemplaren misst der Plasmakörper 20—30  $\mu$  im Durchmesser.

Maasse der Spore:

Länge 10—12  $\mu$  (mit den Schwänzen)

Breite 8  $\mu$

Polkapsellänge 3  $\mu$

Länge der Schwänze 2  $\mu$ .

## B. Cryptocystes.

### a) Polysporea.

#### 8. *Glugea lophii* n. sp.

(Fig. 15, 16, 121—133, Taf. 24, I, II.)

Diese Art kommt in den Spinalganglien und in den Hirnnerven von *Lophius piscatorius* vor. Ueber die Bildung der Tumoren und Cysten vgl. Abschnitt VII. Die Art entwickelt sich als Zellschmarotzer. Die Cysten werden sehr gross und auffallend. Im frischen Zustand sind dieselben milchweiss. Sie enthalten reichlich Fett, welches mit der Reifung der Sporen abnimmt.

Die Tumoren haben unregelmässige Formen, mit zahlreichen, rundlichen Höckern, welche ihnen ein traubenartiges Aussehen geben. Dieselben sind durch darunter liegende Cysten veranlasst (vgl. Fig. S).

Die Sporen liegen in grösserer Anzahl (mehr als zehn) in einem Pansporoblasten; derselbe ist vergänglich. Sie sind oval, oft gekrümmt, etwa bohnenförmig (Fig. 123). Die Form ist offenbar durch die sehr dichte Aneinanderlagerung der Sporen beeinflusst.

1 Polkapsel vorhanden. Ausstossung des Spiralfadens nicht beobachtet.

Länge der Sporen 3,5  $\mu$

Breite „ „ 1,5  $\mu$

Vorkommen: Rovigno (DOFLEIN), Neapel (LO BIANCO), Le Croisic (HENNEGUY, Anmerkung in THÉLOHAN, 1895, p. 128).

### b) Oligosporea.

#### *Gurleya* n. g.

Diese Gattung wird aufgestellt für eine Glugeide aus *Daphnia* aus der Umgebung von München.

Das Charakteristische für die Abgrenzung der Gattung besteht in der Bildung der Sporen zu je viere in einem vergänglichen Pansporoblasten. Ich benenne sie zu Ehren GURLEY's, des verdienten amerikanischen Myxosporidienkenners.

### 9. *Gurleya tetraspora* n. sp.

(Fig. 146—153.)

Die Art schmarotzt im hypodermen Gewebe von *Daphnia maxima*; sie ist von aussen zu erkennen durch das Auftreten von trüben, bräunlichen Flecken.

Zupfpräparate zeigen zahlreiche Sporen, zum Theil noch in den Pansporoblasten eingeschlossen, und Pansporoblasten mit allen möglichen Stadien der Sporenbildung.

Die Art ist ein typischer Zellschmarotzer.

Sporen oval, an einem Ende breit und stumpf abgerundet, am andern Ende zugespitzt. Die Oberfläche der Schale ist mit feinen Rillen bedeckt. Am stumpfen Ende eine grosse, helle Vacuole.

Ich habe leider versäumt, am frischen Material die Spore zu messen.

Vorkommen: in *Daphnia maxima*, Umgegend von München.

## IV. Plasmaverhältnisse.

Ektoplasma. Wie alle bisherigen Beobachter hervorgehoben haben, ist bei den frei lebenden Myxosporidien das Ektoplasma als gesonderte Schicht fast regelmässig sehr deutlich sichtbar. Nur bei kleinen, jüngern Exemplaren ist die Erkennung desselben oft mit Schwierigkeiten verknüpft oder unmöglich. THÉLOHAN hat nach meiner Ansicht mit Recht die Ursache davon darin erkannt, dass bei diesen jüngern Exemplaren noch keine Differenzirungen im Entoplasma vorhanden sind, in Folge wovon sich beide Schichten nicht so deutlich scheiden.

COHN (1895) glaubte bei *Myxidium* eine dritte Körperschicht unterscheiden zu müssen; dieses sein Mesoplasma rechne ich zum Entoplasma und werde es daher im Zusammenhang mit demselben besprechen.

Ausser den von THÉLOHAN hervorgehobenen Functionen des Ektoplasmas 1) als Hüllschicht, 2) als Sitz der activen Bewegung und damit als Organ der Locomotion und Fixation, kommt ihm durch seine Fortsatzbildungen auch noch die Vermittlung des Flottirens bei

den Arten, welche mit Flüssigkeit erfüllte Hohlräume im Innern ihrer Wirthe bewohnen, zu.

Was zunächst die Function als schützende Hüllschicht anlangt, so konnte ich bei verschiedenen Arten die Beobachtung THÉLOHAN's bestätigen, dass nämlich bei Zerreißung des Ektoplasmas die Körperflüssigkeiten, in denen die Thiere normaler Weise wohnen und welche das Ektoplasma in keiner Weise beeinflussen, beim Eindringen in das Entoplasma dasselbe in erheblicher Weise angreifen und selbst zu zerstören vermögen.

Bei einigen Arten konnte ich Zustände auffinden, in welchen dem Ektoplasma als schützende Hülle eine besondere Rolle zuzukommen schien. Sowohl bei *Leptotheca agilis* als auch bei *Chloromyxum leydigii* sah ich Exemplare in einer Art von Ruhezustand, d. h. sie waren kuglig abgerundet, und das Ektoplasma umgab sie als gleichmässige Schicht, etwas stärker das Licht brechend als bei den Exemplaren mit Pseudopodien. Die Thiere waren gänzlich unbeweglich; trotzdem glaube ich nicht von einer Cystenbildung reden zu dürfen, sondern erblicke in dieser Einkuglung den Ausdruck einer Verdauungsruhe, wie wir sie von Amöben und andern Protisten kennen. Doch lässt sich dies bei unserm geringen Wissen vom Stoffwechsel der Myxosporidien nicht nachweisen.

Eigenartiger ist eine Erscheinung, welche mir bei grossen Exemplaren von *Myxidium giganteum* wiederholt aufstiess. Während diese Art, vor allen die kleinern Exemplare, eine lebhafte Beweglichkeit an den Tag legen und insbesondere das Ektoplasma von Moment zu Moment seine Configuration wechselt, finden wir bei jenen grossen Thieren das gelbliche Endoplasma von einer breiten hyalinen Zone umgeben, welche keinerlei Bewegungen nachweisen lässt. Im Innern dieser Hülle, welche sich in Kernfarben leise mitfärbt, während das Entoplasma ungefärbt bleibt, liegt das letztere oftmals in merkwürdiger Gestalt. Bald ist es nämlich unregelmässig gelappt, bald in Form eines Bandes angeordnet und korkzieherartig aufgerollt, bald auch wieder in mehreren Klumpen isolirt, so dass man den Eindruck erhält, als sei das ganze Gebilde aus mehreren Individuen zusammengesetzt, d. h. ein Plasmodium.

Auch hier können wir zunächst nur Vermuthungen über das Zustandekommen der Erscheinungen aussprechen. Die fast nur in derartigen Exemplaren oder doch wenigstens in solchen in besonders grosser Anzahl vorkommenden Sporen machen es wahrscheinlich, dass wir hierin eine Art von Ruhezustand erblicken dürfen,

in welchen sich ein Individuum (vielleicht auch mehrere gemeinsam) zurückzieht, um ungestört die Sporenbildung zu vollziehen. Die äussere Hülle wird wohl zum Theil aus einer gallertartigen Substanz bestehen, denn das optische und färberische Verhalten der Hülle sowie ihr grosses Volumen machen es unwahrscheinlich, dass sie rein aus Ektoplasma besteht (vgl. Fig. 18, 19, 20).

Das Zustandekommen von Bildern, wie Fig. 20 sie darstellt, kann ich mir nur vorstellen, indem ich annehme, dass das Endoplasma eine Zeit lang sein Volumen zu vergrössern fortfuhr, nachdem das Ektoplasma schon äusserlich die besprochene starre Form angenommen hatte. Wenn man nun Druck und Gegendruck in Rechnung zieht, so kann man sich wohl die Entstehung einer solchen spiralen Aufrollung der entoplasmatischen Masse vorstellen. Diese Erscheinungen habe ich übrigens wiederholt an frischem Material von *Myxidium giganteum* beobachtet; man kann daher nicht an Schrumpfungsercheinungen unter dem Einfluss der Conservierungsflüssigkeiten denken.

Als Sitz der Bewegungsfähigkeit documentirt sich das Ektoplasma vor allem durch die Bildung der Pseudopodien.

THÉLOHAN (1895) und auch COHN (1895) nehmen an, dass die Pseudopodienbildung nur vom Ektoplasma ausgeht; letzterer gesteht höchstens eine Betheiligung seines sog. Mesoplasmas zu. Dieses ist sicher richtig für alle diejenigen Arten, welche jene feinen, faden-dünnen Pseudopodien bilden und damit so sehr an verschiedene Rhizopoden des Meeres und süssen Wassers erinnern, an Bildungen, wie wir sie von *Polystomella*, *Peneroplis* oder den Gromien kennen.

Jedoch habe ich bei einigen Formen auch breite, lappige Pseudopodien kennen gelernt, welche durch amöboide Bewegungen der gesammten Körpersubstanz zu Stande kamen, so besonders bei *Ceratomyxa inaequalis* und *Leptotheca agilis*. Bei diesen Formen strömt das gesammte Plasma manchmal in breiten Lappen vorwärts, in derselben Weise, wie wir es bei den meisten Amöben beobachten; dabei geht selbstverständlich das Ektoplasma in der Bewegung voran; trotzdem hat es nicht den Anschein, als ob das Entoplasma rein passiv an diesen Bewegungen theilnahme. Ruckweise Veränderungen im Bereich des letztern, welche nicht immer im Sinne der Ektoplasma-bewegung erfolgen, lassen darauf schliessen; übrigens kann man Derartiges auch bei den Amöben beobachten. Es ist ja auch theoretisch nicht nothwendig, anzunehmen, dass im Ektoplasma die gesammte contractile Substanz des Thieres localisirt sei. Viel eher scheint es

mir, dass das Ektoplasma eine Anhäufung einer im Entoplasma viel lockerer angeordneten Substanz ist; diese Auffassung wird auch durch die Auffassung BÜTSCHLI'S von der Schaumstructur des Protoplasmas erfordert.

Dass Ekto- und Entoplasma bei den von mir beobachteten Formen nicht einer constanten scharfen Trennung unterliegen, dafür spricht der Umstand, dass die Körner und Granula des Entoplasmas bei Bewegungen des Thieres nicht selten in das Gebiet des körnerfreien Ektoplasmas getrieben werden.

Ausser der amöboiden Bewegung und der unten zu besprechenden Rhizopodenbewegung besitzt speciell *Leptotheca agilis* noch die Fähigkeit, Gestaltveränderungen auszuführen, welche ganz analog den eigenthümlichen Bewegungen der Monocystiden verlaufen. Ich sah Exemplare dieser Art häufig plötzlich an einem Ende keulenförmig anschwellen, indem das Plasma von dem einen sich stark verschmälern- den Ende hinweg stürzte; dann kehrte die Strömung um, und so schwoilen in stürmischer Bewegung abwechselnd beide Enden des Thieres an. Dieses Spiel setzte sich eine Zeit lang fort (Fig. A).

Fig. A.



Fig. B.



Fig. C.



Auch die plötzlichen Contractionen der Gregarinen finden bei unsern Formen, besonders *Leptotheca* und *Ceratomyxa*, ein Analogon. Nicht selten sieht man ein Individuum scharf einknicken und sich dann langsam wieder strecken. Einen besonders eigenartigen Eindruck macht es, wenn ein keulenförmiges Individuum, mit dem dünnen Schwanzende festgeheftet, heftige wackelnde oder besser pendelnde Bewegungen um dieses punctum fixum ausführt. Diese werden wohl



durch abwechselnde Contractionen der beiden Körperseiten ermöglicht; man hat dabei direct den Eindruck, als ob das betreffende Thier sich von der Anheftungsstelle losmachen wolle (Fig. B).

Sehr eigenartig war auch der Anblick eines Individuums mit zwei langen Fortsätzen am Hinterende, welches eine ähnliche wackelnde Bewegung ausführte, während es sich unter Streckung der Fortsätze zugleich langsam vorwärts bewegte. Da die Streckung der Pseudopodien bei vielen Arten regelmässig ruckweise erfolgt, so ist das eigenthümliche Wackeln in diesem Fall auf das abwechselnde Ausdehnungszucken der beiden Pseudopodien zurückzuführen (Fig. C).

Fig. D.



Fig. E.



Eine weitere Bewegungsform konnte ich einmal an einigen Exemplaren von *Ceratomyxa inaequalis* beobachten. Diese Fälle waren mir auffallend als Beispiele einer Vermischung von Rotation und amöboider Bewegung des Plasmas. Die Gesamtplasmamasse der betreffenden Exemplare befand sich in eifriger Bewegung, und es liess sich an den Körnchen nachweisen, dass die Bewegung oben nach vorn, unten nach hinten ging. Dadurch dass das Ektoplasma an der Unterlage leicht anhaftete, wurde eine Vorwärtsbewegung ermöglicht. Leider versäumte ich damals, die Bewegungsgeschwindigkeit der Rotation festzustellen; später habe ich dieselbe bei keiner andern Art in dieser Form wiederfinden können. Zum nähern Verständniss des Gesagten vergleiche man die Figg. D und E. Die Sache als solche ist ja bei andern Protisten und Pflanzen hinreichend bekannt, so dass ich nicht näher darauf einzugehen brauche. Bemerkenswerth ist nur die Mög-

lichkeit der Fortbewegung mit Hilfe von Plasmarotation; immerhin wurde sie nur als Ausnahmefall bei sehr kleinen Individuen beobachtet.

Bei fast allen in Körperhöhlen frei lebenden Myxosporidien ist jedoch die rhizopodoide Bewegung die herrschende Locomotionsweise; jeden Falls kann man sie bei ausgewachsenen Exemplaren der Gattungen *Leptotheca*, *Ceratomyxa*, *Myxosoma*, *Chloromyxium*, einigen *Myxidium*-Arten u. a. m. fast ausschliesslich beobachten. Bei dieser Bewegungsart bleibt die Hauptmasse des Körpers im Grossen und Ganzen in ihren innern Lagebeziehungen unverändert, abgesehen von etwaigen Plasmacirculationen, welche indes nicht beobachtet wurden. Nur das Ektoplasma entsendet, und zwar meist von bestimmten Stellen aus, mehr oder minder feine Pseudopodien. Dieselben entsprechen durchaus den Pseudopodien von Rhizopoden; sie vermögen sich mit einander der Länge nach zu vereinigen, doch kommt eine reticuläre Verschmelzung nach meinen Beobachtungen niemals vor. Man kann an denselben Körnchenströmung in manchen Fällen mit Mühe beobachten, doch besitzen sie meist die homogene Beschaffenheit der Gromienpseudopodien.

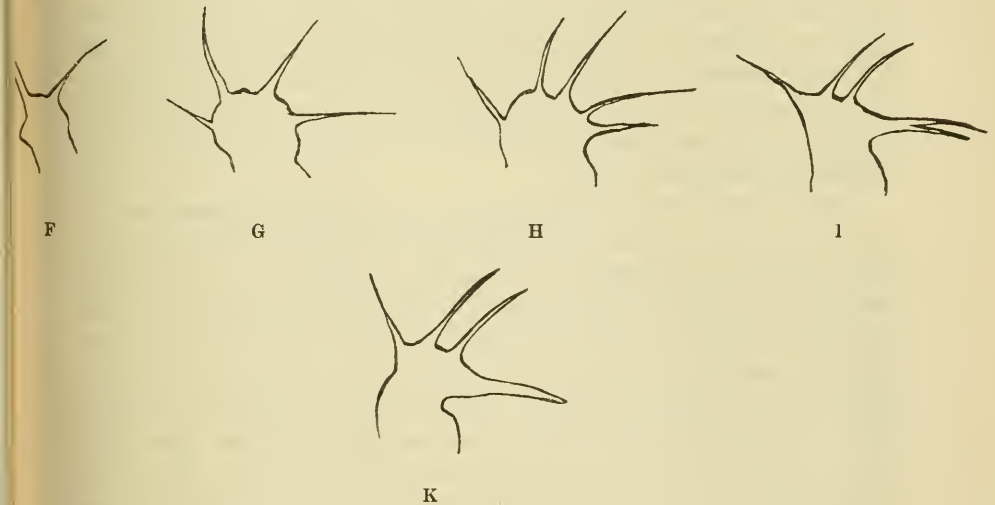
Der Aggregatzustand des Ektoplasmas ist sehr zähflüssig, und ihm entspricht eine ziemliche Starrheit der fadenförmigen Pseudopodien. Die Ausstossung der letztern geschieht häufig sehr heftig und mit plötzlichem Ruck. Doch erfolgt eine weitere Verlängerung dann in einem langsamern Tempo; dieses kann jedoch wieder von einem schroffen Weiterschliessen abgelöst werden, wobei sich das Pseudopodium erheblich verdünnt.

Bei einer grössern Anzahl von insbesondere disporen Arten zeigen sich die Pseudopodien auf das Vorderende des Thieres localisirt; hier finden wir dann in der Regel einen breitem hyalinen Saum von Ektoplasma, von welchem die Pseudopodien ihren Ursprung nehmen. Doch ist bei solchen Formen, welche eine keulenförmige Gestalt des Plasmakörpers haben, gewöhnlich das Hinterende in einen oder mehrere Fortsätze ausgezogen, welche THÉLOHAN als absolut starr auffasst; in der That entsprechen dieselben aber ebenfalls in ihrer distalen Partie Pseudopodien und unterliegen Bewegungen und Veränderungen. In diesem distalen Theil bestehen sie, so viel man an der Abwesenheit von Granulationen erkennen kann, ausschliesslich aus Ektoplasma.

Mit Hilfe dieser Pseudopodien bewegen sich nun einige Arten in der Weise, dass sie sich vorwärts stemmen. Ich habe diese Loco-

motionsweise vor allem bei *Leptotheca* und einer *Myxidium*-Art aus der Gallenblase von *Raja asterias* beobachtet. Betrachten wir zunächst den Vorgang bei *Leptotheca agilis*; es werden hier die Pseudopodien nach beliebigen Richtungen zunächst wie tastend ausgestossen, wie es oben geschildert wurde; die Figg. 1—6 und F—K geben eine Vorstellung davon. Sobald die Thiere sich vorwärts zu bewegen beginnen, tritt eine Umbiegung der vordern Pseudopodien ein, und während das Thier weiter kriecht, sieht man diese Organe sich im gleichen Maasse verlängern. Ist das Thier in sehr lebhafter Bewegung begriffen, so sieht man am Hinterende ein Pseudopodium sich bilden, welches viel kräftiger ist als die vordern; dieser „Schwanzanhang“ ist dann hauptsächlich der Vermittler der Vorwärtsbewegung des Thieres. Dabei kann er sich ganz fadendünn ausziehen.

Fig. F—K.



Noch zwei weitere Thatsachen sind bemerkenswerth. Erstens befindet sich an der Ursprungsstelle der Pseudopodien eine ziemlich bedeutende Anhäufung farblosen Protoplasmas (der übrige Plasmaleib ist mit zahlreichen gelben Körnern erfüllt, welche der Nahrung des Thieres entstammen dürften); die lichte Partie ist mit stark lichtbrechenden Granulen von verschiedener Grösse erfüllt, welche sich während der Locomotion des Myxosporids tanzend bewegen. Dies deutet darauf hin, dass im Plasma lebhaftere Strömungen stattfinden. Dabei ist es sehr auffallend, dass bei Thieren, welche in der Ruhe sich kuglig zusammengezogen haben, diese lichte Partie noch scharf

gesondert zu erkennen ist. Wir haben es hier also mit einer gewissen Localisation der Bewegungssubstanz zu thun (vergl. Fig. 2, 5, 6 und 7).

Der zweite Umstand, welcher mir auffiel, besteht darin, dass bei der Ausstreckung der stemmenden Pseudopodien zugleich eine Ausscheidung von Substanz stattzufinden scheint. Während nämlich jene fadenförmigen Gebilde sich überaus lang strecken, werden sie sehr dünn, schliesslich gänzlich unsichtbar. In grosser Entfernung von dem Thier sieht man aber häufig noch in geradliniger Fortsetzung der Pseudopodien längs einer schmalen Region kleine Partikelchen sich tanzend bewegen. Auch schien mir an manchen Stellen ein feiner Streifen von Granulis hinter dem Thier zurückzubleiben und gleichsam dessen Spur zu bilden. Diese feinen Streifen bildeten sich ebenfalls im Anschluss und in der Fortsetzung der Pseudopodien. Da diese Thiere jeden Falls in irgend einer Weise Excretstoffe ausscheiden müssen, so ist es vielleicht nicht ganz absurd, hierin eine Art von Defécation zu erblicken. Doch habe ich leider nicht Gelegenheit gehabt, den ganzen Vorgang ein zweites Mal zu verfolgen, so dass ich keine feinern Details beobachten und insbesondere keine Reactionen ausführen konnte.

In wie fern die eben geschilderten Bewegungsvorgänge mit der Bewegung bei Diatomeen und Gregarinen verglichen werden können, ob sie etwa einen Uebergang zu denselben darstellen, in dem Pseudopodienbildung und Ausscheidung eines Stoffwechselproducts zur Fortbewegung zusammenwirken, darüber will ich, ohne die Sache eingehender nochmals untersucht zu haben, keine Vermuthungen aufstellen. Jeden Falls konnte ich weder in Tusche-Emulsion noch mit Hülfe von Färbemethoden einen substantiellen Streifen hinter dem Thier nachweisen; dies ist übrigens bei der Kleinheit der Objecte und den ungünstigen Beobachtungsbedingungen auf alle Fälle schwer auszuführen.

Bei *Myxidium giganteum* sah ich die stemmenden Pseudopodien, wenn die Thiere auf dem Objectträger umher krochen, sehr wirksam bei der Richtungsänderung thätig. Ein Thier, welches sich geradeaus bewegte, konnte durch plötzliche seitliche Ausstossung eines Pseudopods eine scharfe Wendung nach der entgegengesetzten Seite machen. Der Vorgang ist durch Fig. L erläutert, in der die punktirte Linie die frühere Richtung bezeichnet.

Ich glaube mit dieser Darstellung zum ersten Mal die Fortbewegung eines Protozoons mit Hülfe der Expansionsphase der con-

tractilen Substanz geschildert zu haben. Jeden Falls ist ohne weiteres einzusehen, dass die Ausstossung der langen, dünnen Pseudopodien für die Thiere, welche in der Galle flottiren, von besonderm Vortheil sein muss.

Von einem contractilen Axenfaden, wie ihn M. SCHULTZE, BÜTSCHLI und SCHAUDINN für die Pseudopodien der Foraminiferen annehmen, habe ich nichts bemerkt. Auch macht die Beobachtung, dass bei Reizung die Pseudopodien sich nicht spiralig einrollen, sondern am Ende kuglig anschwellen, das Vorhandensein eines solchen nicht wahrscheinlich (s. Fig. M).

Es ist ohne weiteres einzusehen, dass je nach der Lage des Punctum fixum die Pseudopodien das Thier auch zu einem Ort hin ziehen können; ich habe dies auch in einigen Fällen beobachtet; doch ist Zug zum Punctum fixum gegenüber dem Druck von demselben hinweg ein Ausnahmefall.

Dass echte amöboide Bewegung den Myxosporidien zukommt, war ja durch die Untersuchungen von BÜTSCHLI, THÉLOHAN und andern Forschern schon längst bekannt; doch halte ich es für nicht ganz unnütz, diesen Punkt besonders zu betonen, da im Ganzen die Sporozoenforschungen des letzten Jahrzehnts bei den deutschen Morphologen merkwürdig wenig bekannt sind. Hat doch HAECKEL in seiner systematischen Phylogenie gerade aus der angeblichen Abwesenheit echter amöboider Beweglichkeit stammesgeschichtliche Schlüsse für die Sporozoen gezogen.

Die Functionen des Ektoplasmas haben in den letzten Jahren besonders COHN (1895) und THÉLOHAN (1895) studirt. Der Erstere hat eine Reihe von interessanten Angaben ins Besondere über die Festheftung von *Myxidium lieberkühni* an der Harnblasenwand des Hechts gemacht. Auch er hat die Bildung von lobosen Pseudopodien beobachtet. THÉLOHAN hat die von mir geschilderten Stempelpseudopodien bei *Leptotheca agilis* beschrieben und abgebildet, ohne jedoch ihre Function zu erkennen. Er hat weder ihre Bildung noch Zurückziehung beobachten können und hält sie für relativ starre Organe. Er vergleicht sie einmal in ihrer Function mit Rudern, ohne jedoch diesen Vergleich weiter auszuspinnen oder näher zu begründen. Dem

Fig. L.



Fig. M.



Körper von *Leptotheca agilis* schreibt er nur eine „certaine contractilité“ zu, während, wie wir sahen, eine erhebliche amöboide Veränderungsfähigkeit vorhanden ist.

Die Fortsätze von *Ceratomyxa appendiculata* schildert THÉLOHAN ebenfalls als starr und unbeweglich. Ich konnte dagegen an ihnen relativ nicht unbeträchtliche Formveränderungen wahrnehmen. Bei *Chloromyxum* hat er bereits die Beweglichkeit der ganzen Körpermasse festgestellt.

Bei einigen Arten konnte der eben genannte Forscher sehr eigenthümliche Structuren des Ektoplasmas zur Anschauung bringen. So beschreibt er besonders bei *Sphaeromyxa balbianii* einen sehr merkwürdigen Bau des Ektoplasmas, wobei Hohlräume und feste Substanz in der Art angeordnet sind, dass man den Eindruck einer Menge senkrecht zur Oberfläche gestellter Stäbchen erhält. Ich hatte Gelegenheit, eine andere Art der Gattung *Sphaeromyxa* (*Sph. incurvata* n.) zu untersuchen; bei derselben fand ich ebenfalls eine dicke consistente Aussenschicht, welche sich in Anilinfarben lebhaft färbte; doch konnte ich an derselben einen dem von THÉLOHAN geschilderten ähnlichen Aufbau nicht erkennen. Vielmehr nahm ich in dieser Schicht nur eine gleichmässige Körnelung wahr (Fig. 33), welche bei starken Vergrößerungen sich als Ausdruck einer feinen Reticulation ergab. Diese geht continuirlich in die Structur des Entoplasmas über, welche als Schaumstructur in Folge der größern Verhältnisse leicht festzustellen ist. Indem nun die Netzmaschen sich an einzelnen Stellen geradlinig anordneten, ergab sich hier und da das Bild einer zur Oberfläche senkrechten Strichelung. Mit der THÉLOHAN'schen identische Bilder habe ich jedoch nie erhalten.

Wie schon oben erwähnt, habe ich reticuläre Verschmelzung von Pseudopodien nie beobachtet; auch habe ich gleich THÉLOHAN niemals Umfließung von festen Körpern irgend welcher Art durch die Pseudopodien wahrgenommen. Ich muss daher die Angaben PFEIFFER's für irrthümlich halten; da er nur von jungen Individuen spricht, so ist vielleicht anzunehmen, dass eine Verwechslung mit Leukocyten vorgelegen hat.

Bei einigen Arten habe ich die Schnelligkeit der Bewegung gemessen; dieselbe kann bei verschiedenen Arten sehr verschieden sein, schwankt aber bei derselben Art auch je nach der Temperatur oder dem Zustand, in welchem sich das Exemplar gerade befindet. Am raschesten bewegte sich unter den von mir beobachteten Arten das

grosse *Myxidium giganteum*, welches in der Minute bis zu 80  $\mu$  zurücklegte. Bei *Ceratomyxa inaequalis* wurde 18—22 Minuten- $\mu$  beobachtet, während *Chloromyxum leydigi* deren gar nur 6 erreichte.

### Das Entoplasma und seine Einschlüsse.

Das Entoplasma zeigt eine gröbere Vacuolisirung als das Ektoplasma und ist ins Besondere durch zahlreiche Granulationen und Einschlüsse ausgezeichnet. Diese sind es meist, welche, durch das Ektoplasma durchschimmernd, Farbe und optisches Verhalten des Thieres bedingen. Ehe wir uns jedoch zur Besprechung derselben wenden, will ich in Kürze diejenigen Beobachtungen mittheilen, welche ich über die Structur des Protoplasmas im Allgemeinen machen konnte.

Die Structur des Protoplasmas. Nur bei einer einzigen Art konnte ich am lebenden Thier deutlich eine feine Schaumstructur der gesammten Plasmamasse erkennen; es war dies bei *Ceratomyxa lino-spora*. Leider habe ich es versäumt, damals den Aufbau genauer zu studiren. Das Bild war sehr ähnlich der von THÉLOHAN abgebildeten Structur bei *Ceratomyxa reticularis*.

Bei mehreren andern Formen konnte ich jedoch an conservirten Exemplaren derartige Structures in der schönsten Ausbildung finden; einige Erscheinungen, welche mir dabei aufgefallen sind, dürften ein allgemeineres Interesse verdienen.

Mit leichter Mühe sind bei verschiedenen Arten Bilder zu finden, wie sie in Fig. 31 für ein jüngeres Exemplar von *Myxidium giganteum* wiedergegeben sind. Wir finden ein zart reticulirtes Plasma, wobei die Netzbalken durchaus nach den von BÜTSCHLI formulirten Gesetzen der Schäume angeordnet sind. Einen eigentlichen Alveolar-saum, welcher die Aussenschicht des Ektoplasmas umfasste, habe ich allerdings niemals beobachtet. Dies mag in speciellen Verhältnissen seinen Grund haben. In Fig. 31 sehen wir ferner die Kerne in kleinen Plasmanhäufungen an der Vereinigungsstelle mehrerer Wabenkanten liegen. Um jeden Kern sind die Alveolen radiär angeordnet; gegen das Hinterende hin sind sie in die Länge gestreckt.

Die Figg. 34 und 35 zeigen uns von *Ceratomyxa lino-spora* ähnliche Anordnungen, zum Theil sogar in viel schönerer Ausbildung. Vor allem fällt hier die Streckung der Alveolenzüge gegen das Hinterende zu auf. Das Ektoplasma stellt sich als eine breite homogene Schicht dar, bei welcher ich eine feinere Structur nicht nachweisen konnte. Den Alveolensaum, welcher in Fig. 35 ja so überaus deutlich ausgebildet ist, fasse ich nicht als durch den Aussenrand bedingt auf;

vielmehr beziehe ich ihn auf die von ihm umschlossene ovale, abgegrenzte Partie des Entoplasmas. Dieselbe stellt einen Pansporoblasten dar, welcher hier den grössten Theil des Entoplasmas des Thiers verbraucht.

Schon THÉLOHAN hat die Vacuolisirung des Entoplasmas von *Sphaeromyxa balbianii* als äusserst regelmässig und auffallend geschildert. Ich habe dieselbe Erscheinung bei *Sph. incurvata* festgestellt (Fig. 33). Indessen ist wohl zu bemerken, dass diese Vacuolisirung nicht einer feinern Structur im Sinne BÜTSCHLI's entspricht. Diese lässt sich feststellen, wenn man die noch relativ starken intervacuolären Plasmabrücken bei stärkern Vergrösserungen untersucht. Dabei findet man, dass diese wieder in ein neues, feines Maschennetz zerfallen; die Plasmafäden, welche diese Structur erzeugen, gehorchen nun in ihrer Anordnung durchaus den BÜTSCHLI'schen Gesetzen (Fig. 32).

Die Alveolen sind um die grossen Vacuolen in Alveolarsäumen angeordnet. Granula finden sich vor allem in den Wabenwänden, doch auch in den Hohlräumen.

Von Wichtigkeit ist folgende Erscheinung: in diesem Wabenwerk legen sich Sporoblasten und späterhin die Sporen in der Weise an, dass eine Anzahl von Alveolen sich zusammenschliessen und durch chemische Veränderung ihrer Grenzschicht sich nach aussen hin scharf abgrenzen. Dabei kann man noch lange Zeit erkennen, in welcher Weise die dabei betheiligten Alveolen dem Gesamtwabenwerk angehörten. Die chemische Veränderung dieser Grenzschicht giebt sich zuerst durch das Auftreten eines feinen Pulvers relativ stark färbbarer Substanz kund; diese feinen Körner werden allmählich immer dichter, bis eine Wand gebildet ist (Fig. 32).

An diese Erscheinungen anknüpfend, liessen sich vielleicht sehr interessante Forschungen über den Stoffwechsel im Protoplasma anstellen.

#### Einschlüsse im Entoplasma.

Einschlüsse im Entoplasma sind Bestandtheile des Stoffwechsels, Kerne und Sporen, sowie deren Entwicklungsstadien. COHN (1895) hat, wie ich schon oben erwähnte, zwischen dem Ekto- und Entoplasma eine weitere Zone bei *Myxidium lieberkühni* unterschieden, welche er Mesoplasma nennt und welche er sogar „als einen Hauptbestandtheil des Myxidienkörpers“ bezeichnet, „der selbst da auftritt, wo man ein Ektosark vermisst“.

Ich glaube, das heisst dem Befunde gar zu viel Bedeutung zu-



schreiben. COHN beschreibt das Mesoplasma als eine Substanz von Eigenschaften, welche die Mitte halten zwischen denjenigen des Ekto- und des Entoplasmas. Das Entoplasma scheidet sich nach ihm von dem Mesoplasma vor allem durch gröbere Körnelung und stärkere Färbung. Seinen Abbildungen ist ausserdem weiter zu entnehmen, dass das Entoplasma allein Kerne und Sporen enthält.

Nun habe auch ich einen ähnlichen Fall beobachten können und zwar gerade bei der eben besprochenen *Sphaeromyxa incurvata*. Hier finden wir zwischen den oben besprochenen Schichten, dem grobschaumigen Entoplasma und dem fein structurirten Ektoplasma eine weitere Schicht, welche von der einen zur andern überleitet. Wir haben hier ein mittelfeines Schaumgefüge, und vor allem fällt uns auf, dass Kerne und Sporen auf die innere, grob vacuolisirte Schicht beschränkt sind, während die als Stoffwechselendproducte aufgespeicherten Oeltropfen, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch vorherrschend in der Aussenschicht zu finden sind. Ich ziehe daraus den Schluss, dass hier in primitiver Weise eine Art von Arbeitstheilung innerhalb des Entoplasmas eingetreten ist: der innere Theil hat vorwiegend die Reproduction, der äussere den Stoffwechsel zu leiten. Eine scharfe Abgrenzung existirt jedoch weder morphologisch noch physiologisch. Die erwähnte Vertheilung der Oeltropfen ist übrigens auch THÉLOHAN bei *Sph. balbianii* aufgefallen.

Ich vermüthe, mutatis mutandis werden sich die Verhältnisse bei *Myxidium lieberkühni* ebenso oder ähnlich erklären lassen.

Immerhin will ich es nicht in Abrede stellen (und darauf weisen wohl auch einige meiner Befunde hin), dass bei manchen Formen eine mehr specialisirte Leistung des Ektoplasmas sich anzubahnen scheint. Es wäre durchaus möglich und unsern theoretischen Anschauungen entsprechend, wenn in der äussern Schicht des Myxosporidienkörpers sich bei manchen Arten eine mehr differenzirte contractile Substanz nachweisen liesse, wie wir sie von Infusorien und Gregarinen kennen.

---

Bei weitem die auffallendsten und verbreitetsten Einschlüsse im Entoplasma sind Tropfen öl- oder fettartiger Substanzen. THÉLOHAN unterscheidet nach dem mikrochemischen Verhalten zwei Hauptgruppen dieser Substanzen: erstens echte Fette, welche nach Fixirung und Schwärzung mit Osmiumsäure in Alkohol u. s. w. unlöslich bleiben, zweitens verwandte Stoffe, welche sich in Osmiumsäure nur dunkel

bräunen und auch dann noch in Alkohol, Aether, Benzin u. s. w. löslich bleiben.

Mir kamen nur Körper der ersten Gruppe, also Substanzen, welche wir unter die echten Fette zu rechnen pflegen, zur Beobachtung. Sogar bei *Sphaeromyxa incurvata* sind die Fetttropfen nach Schwärzung mit Osmium unlöslich gewesen, wiewohl THÉLOHAN diejenigen von *Sph. balbianii* zur zweiten Gruppe rechnet. Es ist sehr wohl möglich, dass wir es bei den verschiedenen Reactionen nur mit verschiedenen Momenten im Fortschritt des Stoffwechsels zu thun haben; dass z. B. die sich nur bräunende und dann noch lösliche Substanz eine Vorstufe der Fettbildung darstellt.

Bei andern Arten fand ich Fetttropfen im Plasma, z. B. bei *Ceratomyxa linospora*; hier sind sie ebenfalls in Form stark lichtbrechender Tropfen vertheilt und lösen sich rasch und deutlich beim Zusatz von Aether. Nach dem Zusatz dieses letztern Reagens fallen nach einiger Zeit aus dem Plasma zahlreiche mattglänzende Kugeln aus; dieselben werden wohl aus einer albuminartigen Substanz bestehen.

Weit weniger zahlreich sind die Fettkugeln bei *Ceratomyxa inaequalis*; um so auffallender stellen sie sich dagegen bei *Myxoproteus ambiguus* dar. In diesem Thier ist oft das ganze Plasma dicht mit grossen Kugeln erfüllt, welche merkwürdiger Weise die Osmiumreaction nur selten zeigen; einige Mal jedoch sah ich sie mit aller Deutlichkeit. Die Kugeln müssen aus einer relativ consistenten Substanz bestehen, denn bei dichter Lagerung sieht man sie oft gegen einander abgeplattet; beim Zerdrücken der Thiere bleiben sie erhalten und führen im Wasser tanzende Bewegungen aus. Sie verändern sich nicht in Iodwasser, ebenso wenig in Salpetersäure; in Ammoniak hellt sich das ganze Plasma stark auf, die Kugeln erhalten sich. Sie sind selbst in Canadabalsam-Präparaten noch zu sehen, wenn auch wegen der Lichtbrechungsverhältnisse nur mit Mühe, lösen sich also weder in Wasser, noch in Alkohol, noch in Xylol (Fig. 50).

Die Thiere sind manchmal so mit ihnen angefüllt, dass man vom übrigen Plasma kaum mehr etwas sieht. Die Grösse der Kugeln variiert natürlich sehr, offenbar entsprechend ihrem Wachsthum. Die meisten schwanken zwischen 1 und 4  $\mu$ ; doch habe ich einen Durchmesser bis zu 8  $\mu$  gefunden, und das in einem Thier, dessen eigener Durchmesser nur 8  $\mu$  betrug.

Interessant war der Befund in den Cysten von *Glugea lophii*, wo bei dem mit FLEMMING'scher Lösung conservirten Material deutliche

Schwärzung im Plasma sowohl als ins Besondere an den Sporen wahrgenommen wurde. Dabei war zu erkennen, dass mit zunehmender Ausbildung der Sporen die Osmiumreaction abnahm; dies liess sich leicht verfolgen, da die Sporenreife um gewisse Centren zonenweise erfolgt, wie wir später sehen werden.

Von weitem, dem Stoffwechsel angehörenden Einschlusskörpern des Myxosporidienkörpers will ich jetzt nur eine Gruppe kurz besprechen; ich habe noch weiter eine Reihe von Untersuchungen über den Chemismus des Myxosporidienkörpers angestellt; diese will ich aber jetzt noch nicht mittheilen, da sie unzusammenhängend und nicht abgeschlossen sind.

Die Stoffe, welche ich noch besprechen will, finden sich im Körper der die Galle bewohnenden Arten und verrathen sich als Derivate der Gallenflüssigkeit dadurch, dass sie stets dem Parasiten die Farbe der Galle seines Wirthes mittheilen. Ja, bei Arten, welche in verschiedenen Wirthen vorkommen, schwankt die Färbung, indem sie sich in jedem Fall nach der Farbe der Galle des Wirthsthieres richtet.

Derartige Gebilde enthält z. B. das Plasma von *Ceratomyxa inaequalis*. Dieselben bleiben in abgestorbenen Thieren unverändert, ebenso in starker Salpetersäure. Bei *Leptotheca agilis* sind diese Körper in auffallender Weise in Reihen angeordnet (vgl. besonders Fig. 1).

Die Plasmaverhältnisse der Glugeiden und einzelner *Myxobolus*-Arten sind complicirter Natur und werden in einem besondern Abschnitt (VII. Pathologie und Zellparasitismus) behandelt werden.

Kerne. Wenn wir uns nunmehr zur Betrachtung der im Entoplasma liegenden Kerne wenden, so ist vor allen Dingen hervorzuheben, dass alle Beobachtungen an denselben durch ihre geringe Grösse sehr erschwert werden. Im Durchschnitt übersteigt der Durchmesser der durchweg kugligen Kerne kaum 1—2  $\mu$ .

Nur selten und bei besonders günstigen Objecten kann man feinere Details erkennen; jedoch hatte ich von vorn herein kein specielles Augenmerk auf diese Dinge gerichtet; wenn man besonders günstige Arten zu diesem Zweck gleich an Ort und Stelle präpariren kann, so wird man ohne allzu grosse Schwierigkeiten die Einzelheiten der Kernmorphologie feststellen können. Immerhin konnte ich an meinem Material nachweisen, dass der Aufbau des ruhenden Myxosporidienkerns nichts Ungewöhnliches zeigt; er erinnert sehr an die bekannten Kernbilder von Rhizopoden. Jeden Falls kann man allgemein eine deutliche Abgrenzung durch eine Kernmembran (bei gefärbten Exemplaren) wahrnehmen. An lebenden Thieren sind die Kerne kaum zu

erkennen; jeden Falls muss man sie immer mit den vielerlei Granulen im Plasma verwechseln. Wenn man jedoch Säuren oder andere Gerinnungsmittel auf die lebenden Thiere einwirken lässt, so werden mit dem eintretenden Tod vielfach die Kerne sehr deutlich; dies ist insbesondere der Fall im Innern der Sporen.

An einem gefärbten Kern kann man eine Kernmembran, ein achromatisches Kerngerüst und Chromatin in Form von Körnchen unterscheiden. Wie es mit echten Nucleolen sich verhält, konnte ich bei der Kleinheit der Objecte nicht entscheiden; ich habe nichts derartiges gesehen.

Die Kernmembran ist im Allgemeinen deutlich gefärbt, scheint also reich an chromatischen Partikeln zu sein. Das Kerngerüst ist in Form eines Netzwerks angeordnet; ob diese Anordnung einer alveolären Structur entspricht, war nicht zu erkennen.

Das Chromatin war theils diffus auf dem achromatischen Netz vertheilt; fast immer jedoch war die Hauptmenge in einer grossen centralen Kugel vereinigt, also einem Gebilde, welches man in der Regel als „chromatischen Nucleolus“ bezeichnet. Da diese Ausdrucksweise jedoch immer missverständlich ist, schlage ich vor, den „chromatischen Nucleolus“, wie er in Protozookernen ja so häufig vorkommt, als Chromatosphäre von allen andern Nucleolen vorläufig zu unterscheiden.

Die Chromatosphäre liegt also in Myxosporidienkernen gewöhnlich central, und das chromatische Kerngerüst gruppirt seine Stränge radienartig um dieselbe. (Vergl. Fig. 27, 28, 31, 38, 59, 65, 76 a, 82.)

Wir finden aber auch Zustände, wo die Chromatosphäre aufgelöst und das Gesamtchromatin auf dem Kerngerüst fein vertheilt ist; darin wird man wohl die ersten Anfangsstadien der Kerntheilung erkennen dürfen (Fig. 81).

Ein sehr auffallender Umstand ist im Myxosporidienkörper die oft ganz ausserordentliche Grössenverschiedenheit der Kerne im selben Individuum. Besonders trifft das zu in den Figg. 38 und 80. Ob diese Grössenverschiedenheit auf unmittelbar vorhergegangene Theilungen (vergl. Fig. 71) zurückzuführen ist oder ob hier andere Vorgänge zu Grunde liegen, konnte ich noch nicht entscheiden; wahrscheinlich ist dies jeden Falls. Ganz ähnliche Grössenverschiedenheiten der Kerne weisen ja auch die Foraminiferen auf.

Was ich von Bildern der Kerntheilung zu Gesicht bekam, wich nicht unwesentlich von dem ab, was THÉLOHAN für *Myxobolus pfeif-*

*feri* angiebt. Leider hatte ich gerade bei dieser Species nicht das Glück, Theilungsstadien der Kerne aufzufinden.

Es ist ja sehr schwer, bei der ausserordentlichen Kleinheit der Objecte feine morphologische Details an den Kernen zu unterscheiden. Bei aller Anstrengung habe ich aber niemals einen so metazoenartigen Kerntheilungstypus auffinden können, wie ihn THÉLOHAN beschreibt. Sowohl bei *Chloromyxum leydigi* als auch bei *Sphaeromyxa incurvata* fand ich Bilder, welche durchaus einfach waren und den Mitosen anderer Protozoen sehr ähnelten; ebenso bei *Myxoproteus ambiguus*, hier schien jedoch der Modus ein wenig abweichend zu sein.

Am zusammenhängendsten unter meinen lückenhaften Beobachtungen sind diejenigen bei *Chloromyxum* (Fig. 76 a—e). Fig. 76 a stellt den ruhenden Kern mit seiner Chromatosphäre, seiner Membran, seinem Kerngerüst und den darauf vertheilten Chromatinpartikeln dar. Die erste sichtbare Veränderung, welche die Mitose einleitet, besteht in der Auflösung der Chromatosphäre, das Chromatin ballt sich zusammen, bildet eine Anzahl unregelmässiger Körner. Indem es sich auch von der Innenfläche der Membran zurückzieht, wird dieselbe undeutlicher, besteht aber unverändert weiter (Fig. 76 b). Chromatin und Achromatin sammeln sich im weitem Verlauf in einer Masse zusammen, welche sich quer durch den Kernraum spannt (Fig. 76 c). Dann sammelt sich das Chromatin in einer Aequatorialplatte, während nach beiden nun entstehenden Spindelpolen hin die achromatische Substanz sich haubenförmig ausdehnt. Fig. 76 d und (bei stärkerer Vergrösserung) Fig. 77 erinnern in auffallender Weise an die Kernbilder von Amöben und Heliozoen. Indem die Aequatorialplatte sich spaltet und die Tochterplatten aus einander rücken, entsteht das Bild der Fig. 76 e. Die Tochterkerne beginnen bereits wieder bläschenförmig zu werden, während sich zwischen ihnen ein achromatischer Verbindungsstreif noch erhalten hat. Am häufigsten findet man Bilder, wie Fig. 70 deren zwei zeigt, wo das den Tochterkernen zufallende Chromatin, in zwei dichten Klumpen geballt, die Enden einer tönchenförmigen achromatischen Spindel einnimmt. Diese Spindel zeigt sich gewöhnlich structurlos; doch lassen gut erhaltene Exemplare häufig eine deutliche feine Längsstreifung erkennen.

Diese letztere war besonders deutlich zu erkennen bei *Sphaeromyxa incurvata* (Fig. 83 u. 84). Bei dieser Art fand ich nur späte Stadien der Karyokinese. Besonders auffallend ist hier die lange Persistenz der sehr deutlichen Polplatten. An den letztern war keine

Spur von Structur zu erkennen; sie färbten sich selbst mit Eisenhämatoxylin kaum.

Strahlungen im Plasma oder centrosomenartige Bildungen habe ich niemals gesehen.

## V. Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Sporen.

In der vergleichenden Orientirung der Sporenaxen schliesse ich mich vorläufig THÉLOHAN an, da dessen Anschauungen am engsten und besten an genetische Beziehungen anknüpfen.

Die Entwicklungsgeschichte der Sporen ist schon von verschiedenen Forschern bei verschiedenen Arten geschildert worden; trotzdem hoffe ich in meinen nachfolgenden Darstellungen einiges Neue zu bringen.

Bei allen bisher untersuchten Arten aus der Abtheilung der Phaenocystes entstehen die Sporen zu je zweien in einem von dem übrigen Plasma sich scheidenden Plasmatheil. Dieser, welcher im Schooss des Entoplasmas sich bildet und vom umgebenden Plasma durch einen hellen Raum, eine „Lücke“, getrennt erscheint, stellt einen Sporoblasten höherer Ordnung dar; seine Masse theilt sich weiterhin in zwei Sporoblasten niederer Ordnung, aus welchen die Sporen direct hervorgehen. Den Sporoblasten erster Ordnung bezeichne ich mit GURLEY als Pansporoblasten, während für die Abkömmlinge die Bezeichnung als Sporoblasten reservirt bleibt. (Die Pansporoblasten entsprechen den Primitivkugeln THÉLOHAN's.)

Nach THÉLOHAN isolirt sich die Plasmamasse des Pansporoblasten stets um einen Kern, welcher dann durch Theilungen die sämtlichen zur Sporenbildung nothwendigen Kerne aus sich hervorgehen lässt. Obwohl ich häufig frühe Stadien der Pansporoblastenbildung sah, habe ich den einkernigen Zustand selten beobachtet; er scheint rasch vorüber zu gehen. Es fiel mir auf, dass die Plasmawaben um einen werdenden Pansporoblasten sich merkwürdig regelmässig anordnen, so dass man von einem aussen an denselben angrenzenden Alveolarraum sprechen kann (Fig. 32 rechts unten, Fig. 35). Bei manchen Arten, so besonders bei *Chloromyxum leydigi*, konnte ich im Umkreis einer Kernanhäufung die Bildung des Pansporoblasten an einer besondern Verdichtung des Plasmas erkennen (Fig. 68, 69). Die Entstehung der beiden Specialsporoblasten bahnt sich dadurch an, dass in einer ungefähr den Pansporoblasten halbirenden Ebene die einander gegenüber liegenden Wände einer Wabenlage sich verdicken, während die Verbindungswände dünn bleiben. Dies ist sehr deutlich zu verfolgen bei *Sphaeromyxa*. In diesen Scheidewänden sowie in

den ebenfalls verdickten Aussenwänden der Sporoblasten beginnt nun allmählich, wie es scheint, zuerst in Form eines ganz feinen Staubes, ein Stoff sich abzulagern, welcher diesen Wänden ein anderes Verhalten gegen verschiedene Farbstoffe verleiht, als es die übrigen Plasmazüge besitzen (vgl. Fig. 32). Besonders auffallend zeigt sich dieses Verhalten in Präparaten, welche mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind.

Die Theilung des Pansporoblasten in die beiden Sporoblasten kann zu sehr verschiedener Zeit erfolgen, und zwar schwankt der Zeitpunkt sogar bei der nämlichen Art. So sehen wir z. B. von *Myxoproteus ambiguus* in Fig. 65 einen noch ungetheilten Pansporoblasten mit wahrscheinlich 8 Kernen (der eine Kern ist etwas zerdrückt, so dass fast 9 Kerne vorhanden zu sein scheinen), während in Fig. 60 bei derselben Art die erst je zweikernigen Sporoblasten bereits vollständig getrennt sind.

Die äussere Plasmagrenze des Pansporoblasten erfährt keinerlei Verdickung oder Verdichtung; sie ist daher ziemlich hin-fällig, und ihr Verschwinden ist offenbar nur von äussern Einflüssen abhängig, wie z. B. heftigen Bewegungen und Strömungen im Plasma. So ist es wohl zu erklären, dass ebenfalls bei *Myxoproteus* in dem Fall der Fig. 60 die Sporoblasten nackt im Körperplasma liegen, während in Fig. 63 die schon fast fertigen Sporen noch deutlich von der Hülle des Pansporoblasten umschlossen sind.

Bei den Phaenocystes mit zwei Polkörpern ist im Allgemeinen 10 die höchste in einem Pansporoblasten erreichte Kernzahl. Von diesen kommen je 4 auf einen Sporoblasten, während 2 in das umgebende Plasma ausgestossen werden. Wie jedoch schon THÉLOHAN bemerkt, kann die Kernzahl in den Sporoblasten auch erst im Verlauf der Entwicklung die Zahl 4 erreichen. Vor dem Beginn der Umwandlung der Sporoblasten zur ausgebildeten Spore werden jedoch stets 2 Kerne ausgestossen. Die Regelmässigkeit des letztern Vorganges, den auch COHN schon beobachtet hatte, kann ich bestätigen; ich glaube, dieses regelmässige Vorkommen im Verein mit dem unten geschilderten Verhalten verschiedener diporen Formen erlaubt uns, in dieser Kernausstossung den Ausdruck einer Reduction zu erblicken, und ich werde die beiden Kerne in dem Nachfolgenden als „Restkerne“ bezeichnen.

Die äusserlich vollendete Spore kann ausser den 2 Kernen, welche die Polkapseln erzeugt haben, 1 oder 2 Kerne im Sporenplasma enthalten. Ich kann jedoch die Beobachtung THÉLOHAN's bestätigen,

dass, wenn zunächst nur 1 Kern vorhanden ist, dieser sich theilt (ich habe oft in Sporen Mitosen gefunden), so dass der reife Amöboidkeim immer zweikernig ist.

Auf ihre Sporenbildung sind bisher ausführlich nur Myxoboliden und das *Myxidium lieberkühni* untersucht worden. Ich habe vor allen Dingen *Myxoproteus ambiguus*, *Chloromyxum* und einige dispoire Arten untersucht. Für *Myxoproteus* kann ich meine Ergebnisse darin zusammenfassen, dass der Vorgang fast genau wie bei den Myxoboliden verläuft. Das Plasma des Sporoblasten wird in 3 Theile getheilt, von denen der eine sich abrundet und zum Amöboidkeim wird, während die beiden andern (Protocysten nach GURLEY) die Bildung der Polkapseln zu übernehmen haben. Nach BÜTSCHLI werden die Spiralfäden der Polkapseln in ausgestrecktem Zustand angelegt und erst nachträglich aufgerollt. THÉLOHAN konnte die Bildung der Fäden nicht verfolgen, und auch COHN, welcher auf diese Dinge „nur ganz kurz eingeht“, scheint nichts davon gesehen zu haben. Diese Vorgänge sind jeden Falls nicht leicht zu beobachten, und man muss ihre Auffindung einem günstigen Zufall verdanken. Was ich an *Myxoproteus* beobachtete, spricht gegen die Anlage in ausgestrecktem Zustand, ohne sie jedoch zu widerlegen. Ich konnte bei ziemlich jungen Stadien, wo die Polkapseln ihren definitiven Ort noch gar nicht eingenommen hatten, bereits Spuren einer Spirale sehen. Es kann aber auch der Zeitpunkt der Aufrollung nach den verschiedenen Arten schwanken.

Von einigem Interesse war es, zu erfahren, wie die Kernzahlen bei Chloromyxideen, Arten mit 4 Polkapseln, sich verhielten. THÉLOHAN hat die Zahl der Kerne u. s. w. bei dieser Gruppe nicht genau studiren können und glaubt mit LEYDIG annehmen zu müssen, dass hier in einem Pansporoblasten nur eine Spore gebildet werde. Meine Beobachtungen an einer *Chloromyxum*-Art aus der Gallenblase von *Trygon violaceus*, welche ich für *Chloromyxum leydigi* halte, sprechen nicht für diese Auffassung.

Wie zu erwarten war, konnte ich feststellen, dass jede ausgebildete Spore 4 Kerne an den Polkapseln und ausserdem 2 solche im Amöboidkeim besitzt. Nun fand ich zahlreiche Pansporoblasten mit 14 Kernen. Davon 2 als Restkerne gerechnet, bleiben für je einen Sporoblasten 6 Kerne. Ferner konnte ich fast regelmässig in einem Exemplar eine gerade Zahl von Sporen zählen. Und schliesslich fand ich Bilder wie Fig. 75, wo deutlich in einem Pansporoblasten 2 Kerne eng zusammenliegen; hier besitzt der Amöboidkeim erst einen Kern, somit müssen die Sporen aus einem Pansporoblasten mit



höchstens 12 Kernen entstanden sein; diese Zahl findet sich nun in der That nicht selten in den Pansporoblasten (s. Fig. 69).

Aber ähnlich wie bei *Myxoproteus* werden hier häufig die Sporoblasten in frühen Entwicklungsstadien aus einander gerissen, so dass die Beobachtung von LEYDIG leicht erklärlich ist. So finden wir in Fig. 68 zwei wohl kaum getrennte Sporoblasten, zwischen denen noch die zugehörigen Restkerne liegen.

Sehr bemerkenswerth sind die Verhältnisse bei den von mir untersuchten disporen Formen (ob der schon besprochene *Myxoproteus ambiguus* eine dispore Form ist, ist schwer zu entscheiden; ich werde diese Frage im nächsten Abschnitt erörtern). Auf die Sporenbildung wurden von mir untersucht *Leptotheca agilis*, *Ceratomyxa appendiculata*, *C. inaequalis*, *C. linozpora*.

Schon beim ersten Anblick einer gefärbten *Leptotheca* ist die äusserst geringe Menge von chromatischen Substanzen in dem relativ grossen Plasmaleib sehr in die Augen fallend (Fig. 21, 23, 24). Wir bemerken gefärbte Partikeln in den Kernen der beiden auch hier meist schon früh aus einander gerissenen Sporen (vgl. Fig. 25), und ausserdem konnte ich höchstens noch 2 Kerne beobachten. Diese waren noch dazu in den meisten Fällen in irgend einer Weise abnorm, entweder blasenartig aufgetrieben oder geschrumpft. Dieser Augenschein veranlasst mich, im Verein mit dem analogen Verhalten der andern Formen, diese beiden Kerne als die in frühern oder spätern Stadien der Degeneration befindlichen Restkerne zu bezeichnen. Ich muss ausdrücklich bemerken, dass ausser diesen Kernen alle Bestandtheile des Myxosporidienkörpers vorzüglich conservirt erschienen.

Fig. 26 stellt ein Exemplar von *Ceratomyxa appendiculata* dar, welches genau dieselben Verhältnisse aufweist. Ebenso steht es bei *C. inaequalis*; Fig. 29 stellt die heraus präparirten Sporoblasten mit den anhängenden Restkernen dar, Fig. 28 ein etwas späteres Stadium der Sporenbildung.

Die Consequenzen aus diesen Befunden ergeben sich von selbst Ein Plasmaleib, welcher nach dem Ausstossen der Sporen nur noch 2 degenerirende Kerne enthält, kann nach allen unsern Erfahrungen nicht weiter leben. Somit müssen diese Arten an den Folgen der Sporenbildung eines natürlichen Todes sterben.

Zunächst aber wächst, während des Wachsthums der Sporen, der Plasmaleib kräftig mit; er muss dabei also assimiliren. Ob er bei diesen Thätigkeiten von den Sporenkernen oder von seinen Restkernen regiert wird, ist wohl schwer zu entscheiden.

Das Wachsthum der Sporenschalen ins Besondere ist bei den *Ceratomyxa*-Arten von grossem Interesse. Wie schon THÉLOHAN erwähnt, sind die jungen Sporen einfach, oval und gleichen sehr den Sporen von *Leptotheca*. Erst wenn die innere Organisation fertig gestellt ist, beginnen die Verlängerungen und Verzierungen der Schalenhälften auszuwachsen. Ob wir darin einen eigenartigen Ausdruck des biogenetischen Grundgesetzes zu erblicken haben, werden erst genauere vergleichende Untersuchungen feststellen können. Jeden Falls ist es bemerkenswerth, dass diejenigen Gebilde, deren Auffassung als Anpassungen wir weiter unten beleuchten werden, in der Entwicklung zuletzt auftreten (Fig. 27, 28, 29).

Schon THÉLOHAN hat darauf hingewiesen, dass bei allen Sporen, welche fadenförmige Anhänge irgend welcher Art besitzen, dieselben in frühern Stadien der Entwicklung umgeschlagen dem Sporoblasten anliegen. Am auffallendsten wird diese Erscheinung durch die von mir entdeckte *Ceratomyxa linospora* vertreten.

Die ausgebildete Spore dieser Art besitzt am distalen Ende jeder Schalenhälfte einen langen, fadenförmigen Fortsatz, welcher an Länge den Sporenkörper selbst übertrifft (Fig. 39). Dieser Faden ist während der Entwicklung eingeschlagen und zwar in einer ganz regelmässigen, höchst eigenartigen Weise (Fig. 11, 41, 42, 43, 44). Die Sporen liegen im Pansporoblasten so gelagert, dass sie die den Polkapseln abgewandte Seite einander zukehren. Die Fäden sind nun so eingeschlagen, dass von jeder Spore immer der eine in den Zwischenraum zwischen den beiden Sporen gelagert ist, während der andere von aussen die Schwesterspore umgreift (Fig. 42). Im Verlauf der Sporenentwicklung entrollen sich nun regelmässig zuerst die Fäden der einen Seite, und zwar die dem Schwanzfortsatz des Myxosporidienkörpers zugewandten; denn die Spore ist immer der Länge nach im Körper orientirt.

Bei der Aufwicklung der Fäden der einen Seite (Fig. 11, 43) kommen nun schon häufig Verletzungen des Plasmakörpers vor, indem die Fäden hier und da aus demselben durchbrechen. Ganz regelmässig kommen jedoch bedeutendere Zerreibungen bei der Entrollung der beiden anderseitigen Fäden vor. Dabei wird eine so grosse Federkraft frei, dass der Körper richtig zerrissen wird. So erklärt es sich auch, dass man manchmal in einer Gallenblase nur Detritus und viele Sporen, aber keine lebenden Thiere mehr findet. Hier haben wir also einen Fall, wo die Nachkommenschaft direct zur Mörderin der Mutter wird.

Welchen Zweck haben aber derartige Sporenformen mit langen

Fortsätzen oder solche mit der keulenförmigen Anschwellung, wie sie *Ceratomyxa inaequalis* aufweist? Ueberlegen wir den Weg, auf welchem die Sporen die propagative Fortpflanzung der Art vermitteln, so wird eine Erklärung nicht allzu schwer fallen. Die Sporen der Myxosporidien gelangen aus ihren Wirthen in das freie Wasser und vermitteln die Neuinfection direct, indem sie von einem neuen Wirth der männlichen oder einer verwandten Art mit der Nahrung aufgenommen werden. Nun werden die Sporen gerade der Gallen- und Harnblasenbewohner, welche ihrem Wirth keine nachweisbare Schädigung bringen, während dessen Leben von Zeit zu Zeit mit dem Koth ausgestossen werden. Die Sporen nun, welche nicht bodenbewohnende Fischformen inficiren sollen, werden zu diesem Zweck am besten ausgerüstet sein, wenn sie möglichst lange im Wasser sich schwebend erhalten können. Um so eher werden sie dann mit dem Athemwasser oder mit irgend welcher planktonischen Nahrung von ihrem Wirth aufgenommen werden. Somit neige ich mich der Ansicht zu, dass die Verzierungen an den Myxosporidiensporen in ähnlicher Weise aufzufassen seien wie etwa die Sculpturen und Ornamente vieler Pflanzensamen. Wie diese für die Bewegung durch den Wind, so sind jene ähnlich den Planktonorganismen für das Schweben im Wasser eingerichtet. Für die Verbreitung der Art werden in jedem Fall schwebende Sporen besser sorgen als solche, die rasch zu Boden fallen.

Betrachten wir z. B. die ungleichmässig ausgebildete Spore von *Ceratomyxa inaequalis*! Welche Bedeutung mag die keulenförmige Anschwellung des einen Endes haben (Fig. 10 u. 37)? Sehen wir uns Fig. 37 genau an, so werden wir bemerken, dass die beiden Kerne und damit der Haupttheil des Amöboidkeimes in der einen Hälfte der Spore enthalten sind. Auch THÉLOHAN hat bereits bei *Ceratomyxa*-Arten die Localisirung des Amöboidkeimes in der einen Sporenhälfte angegeben. Nun würde bei dieser Vertheilung und gleichmässiger Ausbildung eine Spore im Wasser sich ohne weiteres auf die Spitze stellen und rasch zu Boden sinken, da sie damit dem Wasser den möglichst geringen Widerstand bietet. Hat daher die Art irgend einen Vortheil davon, wenn die Spore möglichst lange im Wasser schwebt, so wird dieser durch eine Belastung der leichtern Sporenhälfte zu erreichen sein; und dies wird in der Natur durch die keulenförmige Anschwellung des einen Sporendes erreicht.

Vielleicht lassen sich in ähnlicher Weise die Formen der Sporen von vielen *Ceratomyxen*, *Myxidien*, auch von *Myxobolus zschokkei*, *creplini*, *macrurus* u. a. erklären.

Besonders bei *Myxobolus zschokkei* GURLEY, welcher mit langen Schwänzen an den Sporen behaftet ist, wäre zu bemerken, dass sein Wirth, eine *Coregonus*-Art, wenigstens einen Theil des Jahres hindurch Plankton frisst. Diese Auffassung, welche uns die Morphologie der Myxosporidien sporen als Anpassungen zu erklären sucht, wäre wohl im Stande, uns die Formverhältnisse bei vielen Sporozoen der verschiedensten Gruppen klarer zu machen. —

Die Sporen finden sich häufig in irgend einer Weise missgebildet; die Abnormitäten bestehen in der Regel in Verwachsungen von Sporen oder in Mehrbildungen der Polkapseln. Je nach dem Zeitpunkt, in welchem Verwachsungen eingetreten sind, entstehen die verschiedenartigsten Bilder. Sehr häufig findet sich die letztere Form der Missbildung bei *Ceratomyxa inaequalis* (vgl. Fig. 47). Es wäre interessant, festzustellen, ob z. B. bei dieser Art die relative Anzahl von Missbildungen schwankt je nach dem Aufenthaltsort der Art. Denn es schien mir, als ob gerade in Culturfischen die Myxosporidien eine ungewöhnlich grosse Anzahl missgebildeter Sporen hervorbrächten. Dies würde seine Erklärung darin finden, dass bei den gezüchteten Thieren die Infectionsbedingungen viel günstiger für den Parasiten sind als bei ganz frei lebenden Thieren. So würde auch häufigeres Vorkommen von Missbildungen in Fischen, welche Häfen und andere günstige Plätze in dichten Schaaren bewohnen, sehr verständlich sein. Denn unter den genannten Bedingungen würde ja eine viel weniger scharfe Auslese stattfinden, wie denn auch z. B. in Zuchtanstalten besonders häufig Missbildungen an den Fischen selbst vorkommen.

Die Ausstossung der Spiralfäden aus den Polkapseln habe ich häufig beobachtet; sie kann durch die verschiedensten Reagentien herbeigeführt werden, wie THÉLOHAN und Andere nachgewiesen haben. Normaler Weise wird sie, wie ich mit THÉLOHAN glaube, durch die Verdauungssäfte des Wirthsthieries hervorgerufen. Nachgeprüft habe ich seine Angaben noch nicht.

Zum Schluss dieser Erörterungen über den Bau und die Entwicklung der Sporen möchte ich eine Frage wenigstens aufrollen, deren experimentelle Lösung mir bis jetzt die Ungunst des Materials leider versagt hat. Die Erfahrungen der letzten Jahre drängen uns zu der Annahme, dass im Lebenscyclus aller Thierarten mit wenigen schwankenden Ausnahmen sich in gewissen Intervallen Conjugations- oder Befruchtungserscheinungen irgend welcher Art einschalten müssen. Wo müssen wir dieselben nun bei den Myxosporidien suchen?

Man kann eine Alternative stellen: entweder kommen derartige

Zustände mit grössern Unterbrechungen vor, oder sie sind in jedem einzelnen Lebenscyclus an irgend einer Stelle eingefügt. Einige Beobachtungen weisen auf das letztere hin. Wie wir oben sahen, findet bei der Sporenbildung stets durch Ausstossung von 2 Kernen, deren Zugrundegehen häufig beobachtet wurde, ein Reductionsvorgang statt. Nach unsern Erfahrungen pflegt aber jeder Reduction eine Befruchtung zu entsprechen. Man vergleiche nur die neuesten Befunde von SCHAUDINN u. SIEDLECKI (1897) bei Coccidien. Somit würden wir in den frühesten Infectionsstadien nach solchen Vorgängen zu suchen haben.

Ganz junge Thiere mit geringer Kernanzahl findet man nun im Allgemeinen nur selten und zufällig. Das Nähere werden wir im nächsten Capitel kennen lernen. Auf das Eine nur will ich hinweisen: Von allen neuern Beobachtern wurde als sehr auffallend bemerkt, dass jede Spore in ihrem Amöboidkeim 2 Kerne besitzt, eine Thatsache, welche ich ja auch bei allen untersuchten Arten bestätigen konnte. Nun haben die von mir gefundenen Stadien, welche ich als jüngste Myxosporidien deute, nur einen Kern. Dies kann nur durch die Annahme einer vorhergegangenen Befruchtung in einfacher Weise erklärt werden. Denn wozu sollten in der ganzen Ordnung der Myxosporidien 2 Kerne im Sporoplasma enthalten sein, wenn dies nur die Einleitung einer einfachen Theilung darstellen sollte?

Wie längst bekannt ist, beginnt bei den Myxosporidien die Sporulation stets schon sehr früh im Leben des Individuums. Nach SCHAUDINN u. SIEDLECKI schliesst bei den Coccidien die Sporulation an den Conjugationsvorgang an. Doch ich will mich nicht länger bei theoretischen Erörterungen aufhalten, zu deren Stütze ich nur spärliche Thatsachen anführen kann.

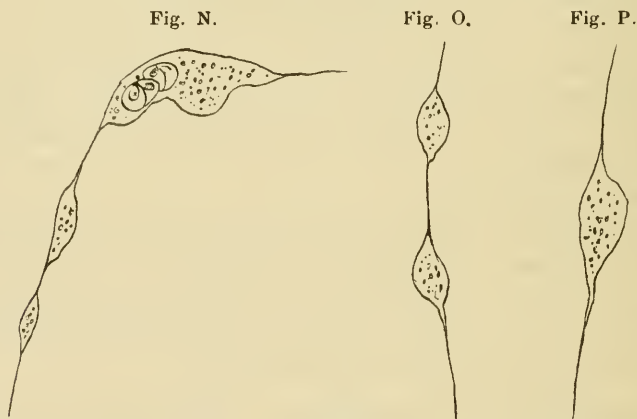
Der einzige Fall, welcher sehr an Conjugationen erinnernde Bilder bot, war ein Befund bei *Myxoproteus ambiguus*, wo ich mehrere Male an einander liegend 2 je dreikernige Individuen fand. Einmal zeigte der eine Kern sich in Mitose (Fig. 66). Doch könnten hier auch einfache Vermehrungsvorgänge zu Grunde liegen.

## VI. Multiplicative Fortpflanzung. Entwicklungsgeschichte.

Verschiedene Autoren haben schon die theoretische Nothwendigkeit einer zweiten Fortpflanzungsart bei den Myxosporidien festgestellt. Dieselben gingen vor allen Dingen von der Thatsache aus, dass, während einmal eine Keimung der Sporen innerhalb des Wirthstieres weder nachgewiesen noch überhaupt wahrscheinlich ist, andererseits die ungeheure Anzahl von Individuen, welche sich selbst von Disporeen

oft in einem Wirth vorfindet, kaum auf eine oder wiederholte Infectionen zurückgeführt werden kann. Dazu kommen directe Beobachtungen, welche eine zweite Art der Fortpflanzung, eine multiplicative Fortpflanzung im Gegensatz zur propagativen Fortpflanzung durch Sporen, theils wahrscheinlich machen, theils zu beweisen scheinen.

THÉLOHAN (1895) weist in seiner nachgelassenen Schrift auf verschiedene Erscheinungen hin, welche nach seiner Ansicht sich durch die Annahme einer multiplicativen Fortpflanzung erklären lassen, vor allen Dingen das Vorkommen von vielen kleinen Individuen neben Erwachsenen. Das erste Beispiel, welches er zur Illustrirung dieser Annahme wählte, erwies sich jedoch nicht als beweisend. Ich habe bereits oben auf die merkwürdigen Formen hingewiesen, welche bei Arten der Gattungen *Ceratomyxa*, *Leptotheca* u. a. vorkommen: auf jene eigenthümlichen, spindelförmigen Anschwellungen im Schwanzfortsatz kriechender Myxosporidien (vgl. Fig. 6 u. 21). Da jedoch die Abbildungen THÉLOHAN's ebenso wenig wie diejenigen meiner Tafeln die gemuthmaassten Beziehungen dieser Formen zu Theilungszuständen hinreichend deutlich versinbildlichen, füge ich hier als Textfiguren die Umrisslinien zweier solcher Formen bei (Fig. N u. O).



Ohne Untersuchung der Kernverhältnisse konnte THÉLOHAN nun leicht zu der von ihm ausgesprochenen Vermuthung kommen, dass die häufigen Jugendformen vom Typus der Fig. P von diesen spindelförmigen Anschwellungen, die später abgeschnürt wurden, abstammten.

Nach meinen eignen Erfahrungen findet man jedoch bei solchen Gebilden, was von Kernen vorhanden ist, nur in dem einen Theil des

Thieres; und wie wir oben sahen, ist der übrige Theil des Thieres, der nach der Sporenbildung ja nur noch zwei degenerirende Kerne besitzt, dem Untergang geweiht. Somit sind vorläufig unsere Kenntnisse über die Theilung bei diesen Formen noch ungemehrt geblieben.

Für die vielsporigen Formen jedoch steht es besser. Im Jahre 1895 bewies COHN für *Myxidium lieberkühni* das Vorkommen einer eigenthümlichen multiplen Knospungsform, welche zu einer Zerspaltung des Thieres in viele Tochterindividuen führt; diese geht in der Weise vor sich, dass ein vielkerniges Individuum eine grosse Anzahl von (ebenfalls mehrkernigen?) Knospen abschnürt. Das Mutterthier bleibt jeden Falls dabei grösser als alle entstehenden Abkömmlinge.

Einige Beobachtungen an andern Arten, welche ich zu machen Gelegenheit hatte, scheinen diese Angaben zu bestätigen. An sich ist ja das Vorkommen einer derartigen Fortpflanzungsform sehr wahrscheinlich. Wir kennen eine grosse Anzahl anderer mehrkerniger Protozoen, welche in dieser Weise sich zu vermehren vermögen. Auch künstlich können wir Thiere in dieser Weise wie durch „Stecklinge“ vermehren. In seinem eigentlichen Wesen ist dieser Vorgang jeden Falls von dem, was wir im Allgemeinen als Zelltheilung bezeichnen, verschieden. Es ist kein Fortpflanzungsact derselben Art wie die von directer oder indirecter Kerntheilung begleitete Theilung. Zelltheilung mit gleichzeitiger Kerntheilung kommt ja auch bei mehrkernigen Formen vor; ich erinnere nur an den bekannten Fall bei *Amoeba binucleata*.

Es ist daher wohl empfehlenswerth im Interesse einer kurzen und präzisen Ausdrucksweise, eine neue Benennung einzuführen und den Zerfall von vielkernigen Zellen in vielkernige Theilstücke ohne begleitende Kerntheilung als *Plasmotomie* zu bezeichnen. Man kann aber wiederum plasmotomische Theilung und Knospung unterscheiden. Derartige Erscheinungen finden wir bei vielen Rhizopoden; ich erinnere an die vielkernigen Amöben, an *Actinosphaerium* u. a.

Durch plasmotomische Zweitheilung sah ich nun Exemplare von *Chloromyxum* sich vermehren. Die Figg. 57 und 58 stellen zwei Phasen dieses Vorgangs dar. Ich brauche mich mit einer detaillirten Schilderung des Verlaufs nicht aufzuhalten; wer den Theilungsact einer Amöbe einmal verfolgt hat, kennt den Typus, von dem auch mein Fall nicht abweicht.

Verwickelter und weniger eindeutig sind die Beziehungen bei *Myxoproteus ambiguus*; zunächst scheinen die Figg. 55 u. 56 einfach auf eine plasmotomische Knospung hinzuweisen. Fig. 56 zeigt uns

ein Mutterthier, welches bereits zwei Knospfen entlassen hat und mit der Abschnürung einer dritten beschäftigt erscheint. In Fig. 55 erblicken wir einen ganzen Klumpfen solcher Derivate, welche theils getrennt sind, theils noch zusammenhängen.

Wenn wir jedoch die gesammten Lebensvorgänge dieser Art überblicken, so complicirt sich das Problem erheblich. Die Vorgänge der Sporenbildung lassen bei *Myxoproteus* die grösste Aehnlichkeit mit den analogen Erscheinungen bei den Disporeen erkennen; ja, ich glaube, die Art ist überhaupt eine dispore Form (man vergl. Fig. 60—63). Während man nun thatsächlich in der Regel nur Exemplare mit 2 Sporen auffindet, habe ich mehrmals solche mit 3, 4 und im höchsten Falle 5 Sporen entdeckt. Für meine Auffassung scheint es unbedenklich, diese Anomalien auf eine Verschmelzung mehrerer Individuen zurückzuführen. Mit der Betonung des Vorkommens einer derartigen Plasmobienbildung ist ja für die systematische Stellung unserer Organismen gar nichts gesagt, und die von GABRIEL seiner Zeit gemuthmaasste Verwandtschaft der Myxosporidien zu den Myxomyceten erhält hierdurch keine Unterstützung. Jedermann kennt die plasmogamischen Erscheinungen bei Foraminiferen und bei Heliozoen, und doch fällt es keinem Menschen ein, diese Protozoen deswegen der Verwandtschaft der Schleimpilze zuzuschreiben.

Vielleicht kommt noch bei mehreren Arten von Myxosporidien eine derartige mehr oder weniger vorübergehende Plasmogamie vor; genauere Untersuchungen über die tiefere Bedeutung der Disporie müssen auch über diesen Punkt Helligkeit verbreiten. Denn bei vielen Arten finden wir die von ihnen bewohnte Flüssigkeit erfüllt mit einer Unmenge kleiner zweisporiger Individuen, während nur wenige grössere Exemplare mit vielen Sporen vorhanden sind. Auf diesen Umstand machte seiner Zeit schon BÜTSCHLI bei *Myxidium lieberkühni* aufmerksam.

Bei *Myxoproteus* nun erklärt sich speciell das Vorkommen von nur einer einzigen Spore in einem Individuum durch im Laufe der Entwicklung eintretende plasmotomische Knospungen. Diese treten vorwiegend bei jüngern Individuen auf, welche noch keine Sporen gebildet haben. Jedoch die Tendenz zum Zerfall in Theilstücke scheint bei dieser Art sehr gross zu sein; denn man findet nicht selten Knospungserscheinungen, wie sie Fig. 59 zeigt, wobei die entstehende Knospe nur eine einzige Spore erhält. Auf analoge Vorgänge müssen wohl auch die einsporigen Exemplare zurückgeführt werden, welche THÉLOHAN (1895) unter anderm bei *Ceratomyxa pallida* beschrieb.



Welchen Sinn allerdings die Zertheilung bei fortgeschrittener Sporenbildung noch haben soll, wenn das Körperplasma doch später abstirbt, ist schwer zu sagen.

Weitere Beispiele von multiplicativer Vermehrung werde ich so gleich im Zusammenhang der Entwicklungsgeschichte und weiter unten bei Besprechung der Tumoren und Metastasenbildung anzuführen haben.

Entwicklungsgeschichtliches. Was ich bei den Körperhöhlen bewohnenden Myxosporidien von Entwicklungsvorgängen auf finden konnte, war — abgesehen von der Sporenbildung — wie bei den meisten übrigen Protozoen eigentlich nur Wachsthum: eine Vermehrung der Plasmamasse und der Kerne. Einmal fand ich ein zweikerniges kleines Individuum bei *Chloromyxum*: ob dieses durch Knospung entstanden war, lässt sich nicht sagen, jeden Falls wird ein zweikerniges Stadium im Entwicklungsgang von *Chl.* gerade so aussehen (Fig. 67). Die allmähliche Zunahme der Kernmenge im Gefolge des Plasmawachsthums illustriren die Figg. 70—73. Die Anlage von Sporoblasten beginnt erst, wenn eine gewisse, nicht zu kleine Kernzahl erreicht ist.

Zur Entwicklungsgeschichte der Myxoboliden. Ich habe mich lange gescheut, die nachfolgenden Beobachtungen mitzutheilen, da das von ihnen berührte Gebiet ein sehr schwieriges ist und da die Frage durch die mannigfachen Publicationen der Carcinomforscher mehr verwickelt als aufgeklärt worden ist. Da jedoch meine Untersuchungen mir immer wieder dieselben Bilder ergaben, und das bei verschiedenen Arten, da ferner die Gesammtheit der Thatsachen für mich zunächst beweisend erscheint, so will ich sie, obwohl mit allem Vorbehalt, im Nachfolgenden mittheilen. Es handelt sich dabei um Zellinfectionen durch die jungen *Myxobolus*-Keime und um eine multiplicative Fortpflanzung der Art in jugendlichem Zustand, welche in ihrem allerdings etwas unregelmässigen Abwechseln mit dem Sporen erzeugenden Zustand dem Zeugungskreis der Gattung das Gewand eines Generationswechsels verleiht.

Wie THÉLOHAN bewiesen hat, kriechen die Keime im Darm der Wirthsthiere in Gestalt kleiner Amöben aus, über deren weiteres Schicksal nichts mehr bekannt wurde. Verschiedene Forscher nehmen an, und auch mir erscheint dies am wahrscheinlichsten, dass die Amöboidkeime in die Darmwand eindringen, von dort aus in den Blutkreislauf gerathen und von diesem an den Ort ihrer Bestimmung verschleppt worden. Diese Annahme hat durch GRAHAM's (1897) Nach-

weis, dass die jüngeren Trichinen auf dieselbe Weise im Körper verbreitet werden, nur an Wahrscheinlichkeit gewonnen. Eine weitere Beleuchtung erfährt diese Hypothese durch die Thatsache, dass die häufigsten Sitze der Myxosporidien-Infektion Kiemen, Leber und Niere mit ihren Adnexis von einem besonders feinen Capillarnetz durchzogen sind.

Die nachfolgenden Beobachtungen habe ich gelegentlich der Untersuchung der Pockenkrankheit der Karpfen und der Barbenseuche in der Mosel anstellen können; diese beiden Epidemien sind durch Myxosporidien erzeugt, und zwar die erstere durch *Myxobolus cyprini* n. sp., die zweite durch *M. pfeifferi* TH.

HOFER (1896 a u. b), der Entdecker des Erregers der Pockenkrankheit, konnte durch Infectionsversuche zugleich die directe Uebertragung desselben ohne Zwischenwirthe bestätigen. Zu meinen Untersuchungen hatte ich viel Material zur Verfügung, welches theils von solchen Infectionsversuchen, theils von länger erkrankten Thieren herührte und in frischem wie in conservirtem Zustande untersucht wurde.

Dabei gelang es mir zunächst, festzustellen, dass HOFER ein allerdings Anfangs kaum zu vermeidender Irrthum unterlaufen war. Erst nach Untersuchung von überaus reichlichem Material konnte ich nachweisen, dass in der Karpfenniere zwei Arten von Myxosporidien vorkommen, von denen die eine, *Myxobolus cyprini*, bei allen pockenkranken Thieren sich findet, also jeden Falls der Erreger ist, während die andere Art, *Hoferia cyprini* n. g. n. sp., nur bei einer beschränkten Anzahl von Thieren böhmischer Herkunft sich constatiren liess.

Nur die letztere Art füllt mit ihren protoplasmatischen Massen das Lumen der Harncanälchen an, während der *Myxobolus* in dem von THÉLOHAN so benannten Zustand der „diffusen Infiltration“ den Karpfen bewohnt. Auf die weitem Unterschiede des Vorkommens werden wir bei Besprechung der Pathologie im nächsten Capitel zurückkommen. Hier genügt es uns zunächst, die beiden Formen aus einander gehalten zu haben.

Bei der Untersuchung von feinen Schnitten durch die Nieren pockenkranker Karpfen, und zwar besonders solcher, welche, im Aquarium gehalten, einer beständigen Neuinfection ausgesetzt waren, konnte ich ebenso wie HOFER Jugendstadien von Myxosporidien in zahlreichen Fällen auffinden. Während HOFER die Zellinfection ausschliesslich in den Epithelien gefunden hatte, konnte ich feststellen, dass ebenso sehr Parenchymzellen befallen werden.

Ausser den etwas ältern Stadien, welche ich sicher als Myxo-

sporidien bezeichnen konnte, fand ich jedoch auch sehr merkwürdige Gebilde, welche die jüngsten Stadien darzustellen scheinen. Diese Gebilde, welche ich in aller Deutlichkeit neben dem vollständig intacten Zellkern erkennen konnte, gleichen in vieler Beziehung den von manchen Forschern als Parasiten beim Carcinom gedeuteten Erscheinungen; die vielfachen Bezweiflungen und andersartigen Deutungsversuche, welche jene Befunde in der Fachliteratur erfahren haben, zwingen auch mich zur Vorsicht. Doch spricht in meinem Fall die viel engere Verknüpfung der morphologischen Erscheinungsweise meiner „Keime“ durch alle Stadien hindurch mit jungen Myxosporidien für die parasitäre Natur dieser Gebilde. Da mir augenblicklich keine der ausführlicheren Arbeiten zur Verfügung steht, weise ich nur auf die Abbildungen bei AMANN (1895) hin, wo ins Besondere die Bilder der so genannten „eingewanderten Leukocyten“ eine merkwürdige Ähnlichkeit mit meinen Präparaten von *Myxobolus* und *Glugea* zeigen.

Ich finde in den befallenen Zellen zunächst rundliche Gebilde mit einer stärker und einer schwächer färbbaren Hälfte (Fig. 85, 88 u. 90). Diese Bildungen sind schwer zu deuten, bei ihrer Häufigkeit jedoch gerade in jüngst inficirten Exemplaren glaube ich sie mit dem Krankheitserreger in Zusammenhang bringen zu müssen.

Ob diese Gebilde noch von einem Plasmahof umgeben sind oder ihre merkwürdige Gestaltung nur unsern unzureichenden Färbungsmitteln verdanken, ist schwer zu sagen. Leichter verständlich sind jeden Falls die Gebilde, wie sie die Figg. 86, 87, 89, 91 zeigen, wo man einen kleinen amöboiden Körper mit deutlichem Kern im Zellplasma scharf abgegrenzt sieht. Hier kann man wohl mit grosser Sicherheit sagen, dass es sich um junge Parasiten handelt.

Dieselben sind theils in der Einzahl, theils in der Mehrzahl in der befallenen Zelle vorhanden. Nicht in allen Fällen gelingt es, die Grenze des plasmatischen Theils ganz deutlich zu machen. Ueberall färben sich aber die Kerne deutlich mit unsern üblichen Kernfarbstoffen. Von einer „Metachromasie“ ist also nicht die Rede.

Wie ich schon erwähnte, sind diese Gebilde im jüngsten Stadium stets einkernig; ich habe bereits oben darauf hingewiesen, dass wir daher annehmen müssen, dass sie bei ihrer Entstehung aus dem Amöboidkeim irgend einen uns noch unbekanntem Zustand durchzumachen haben.

Diese einkernigen Keime zerfallen nun in der Regel, ehe sie zu vielkernigen Gebilden heranwachsen, in mehrere Individuen, und zwar theilt sich dabei der Kern nach einem Modus, welcher sehr an den

von SCHAUDINN (1895) für Foraminiferen geschilderten Theilungsvorgang erinnert (Fig. 96). Als ich derartige Bilder in den Geweben des Karpfens zum ersten Mal auffand, schwankte ich sehr, ob ich sie nicht als pathologische Erscheinungen deuten müsse. Da ich sie jedoch sowohl bei *Glugea lophii* als auch bei der frei lebenden *Sphaeromyxa incurvata* wiederfand, glaube ich sie für regelmässig vorkommende Umbildungen des Kerns im Myxosporidienkeim mit aller Sicherheit erklären zu können. Ob die so entstehenden Tochterkeime die Fähigkeit einer activen Ortsbewegung besitzen, ob sie „Schwärm-sporen“ darstellen, konnte bei der ausserordentlichen Kleinheit der Objecte nicht festgestellt werden. Uebrigens möchte ich Art und Weise der Kerntheilung an dieser Stelle in Kürze noch etwas beleuchten.

Während der Myxosporidienkerne und ins Besondere auch die Kerne dieser Keime ein ziemlich dichtes Gefüge aufweisen, sieht man nicht selten, allerdings bei der Kleinheit der Objecte nur bei sehr distincten Chromatinfärbungen, die gesammte Chromatinmasse in kleinen Partikeln an die Peripherie der Kerne verlagert. Bisweilen ist ein Kern im Centrum liegen geblieben. Man vergleiche Fig. 92, 141—145 aus dem Karpfen, Fig. 124d—g, 125 aus den Cysten von *Glugea lophii*, Fig. 134a—c aus *Sphaeromyxa incurvata*.

Die Chromatinpartikeln, welche dann mit zugefügtem Achromatin zu neuen Kernen werden, sind gewöhnlich in der Zahl von 3, 5, 6 oder 7 vorhanden; doch ist es verständlich, dass auf dem gleichen Mechanismus auch eine Zweitheilung beruhen kann, worauf die Figg. 128a—d u. 130 für *Glugea lophii* hinweisen. Die Theilstücke, welche aus einem Kern entstehen, sind je nach ihrer Anzahl bedeutend kleiner als die ursprünglichen Kerne. Man sieht häufig, wie in Fig. 144 oben, eine Anzahl kleiner Kerne in einem Kreis angeordnet; die Anordnung ist auf eine derartige multiple Theilung zurückzuführen.

Ich verzichte darauf, an dieser Stelle den Modus der Kerntheilung ausführlicher zu erörtern; ein genügendes Bild derselben ist durch die Figuren gegeben. In der letzten Zeit mehren sich stets die Angaben über einen derartigen primitiven Theilungsvorgang bei den niedern Protozoen. Wie schon SCHAUDINN erwähnt, hatten bereits vor ihm HOFER für Foraminiferen, HERTWIG und BRANDT für Radiolarien derartiges beschrieben; nach der Niederschrift der vorstehenden Bemerkungen finde ich auch noch eine Bemerkung bei SCHAUDINN u. SIEDLECKI (1897), wonach sie auch bei Coccidien eine solche Kernvermehrung nachweisen konnten. Nach unserer gesammten Auffassung

von den Theilungsbewegungen des Kerns kann uns eine solche Vermehrungsform nicht verwunderlicher vorkommen als die gewöhnliche directe Kerntheilung, ja es wäre eher verwunderlich, wenn neben der einfachen nicht auch eine multiple Amitose vorkäme.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zur eigentlichen Entwicklungsgeschichte unserer Keime zurück! Die Kleinheit der Objecte, die Ungunst des Materials lassen es kaum ermöglichen, herauszubringen, ob die Weiterentwicklung ohne eine derartige multiplicative Vermehrung überhaupt möglich ist. Wenn wir aus Analogien bei andern Organismen etwas schliessen dürfen, so können wir annehmen, dass sämmtliche in den Zellen zu findenden wachsenden Keimlinge von solchen durch multiplicative Vermehrung entstandenen „Schwärm-sporen“ abstammen.

Wir finden solche heranwachsenden Myxosporidien in den Figg. 93—95, 99—101 abgebildet; wie die Figg. 97 u. 98 beweisen, sind übrigens die Myxosporidienkeime nicht darauf angewiesen, in den Zellen des Wirthes zu sitzen. Diese Bilder zeigen uns solche zwischen den Epithelzellen der Nierencanälchen eingeklemmt, woselbst sie intercellular ausgezeichnet fortkommen. Ueberhaupt scheint mir bei diesen Gewebeparasiten die Frage des Zellparasitismus nicht die übertriebene Bedeutung zu besitzen, welche ihr die Pathologen gegeben haben.

Ebenso fand ich in der Leber der Barbe die jungen Parasiten bald in den Zellen, bald frei im Gewebe (Fig. 102 b, 103 u. 104); doch vermochte ich bei *Myxobolus pfeifferi* keine so jungen Stadien aufzufinden wie bei *M. cyprini*, da ich hier keine Infectionsversuche machen konnte.

Besonders instructiv sind von letzterer Art die Stadien der Fig. 95; wir sehen, wie die ganz kleinen Keime wachsen und ihre Kerne vermehren. Ob dieser letztere Vorgang wieder multipel geschieht oder ob hier Zweitheilungen stattfinden, kann ich nicht definitiv entscheiden; doch scheint mir das letztere unzweifelhaft, darauf weist auch das Bild bei *y* in Fig. 104 hin; dort sehen wir einen Kern eine spindelförmige Figur bilden, ähnlich wie THÉLOHAN sie für Glugeiden beschrieb. Auch ich habe bei den letztern solche Spindeln gefunden und glaube, daß die merkwürdige Hantelform den Ausdruck einer primitiven Mitose darstellt, welche aber bei ihrer Kleinheit nur sichtbar gemacht werden kann, wenn man eine ziemlich undifferenzirte Färbung anwendet. Eine solche verdeckt aber alle Details.

Die Myxoboliden, so allmählich heranwachsend, stellen dann eine Infection in Form der „diffusen Infiltration“ dar; bei *Hoferia* jedoch

fallen die heranwachsenden Thiere aus den Zellen heraus und bilden dicke Massen in den Nierenanälchen, welche dann bald zur Sporenbildung schreiten.

Auf die diffuse Infiltration komme ich im nächsten Capitel zurück, ebenso auf allerlei Entwicklungs- und Wachsthumsvorgänge bei den Glugeiden; denn wie man schon aus diesen Darstellungen erkennen konnte, berühren sich Entwicklung und pathologische Einflüsse bei diesen Thieren selbstverständlich so innig, dass man beides kaum getrennt behandeln kann.

## VII. Pathologie.

1) Die Erscheinungen bei der Pockenkrankheit des Karpfens. Unter den Fischzüchtern war schon lange eine eigenthümliche Erkrankungsform der Teichkarpfen bekannt, ohne dass man jemals der Aetiologie derselben näher getreten wäre. Erst HOFER hat durch eingehende Untersuchungen und Infectionsversuche nachgewiesen, dass der Erreger ein Myxosporid sei, und zugleich eine Reihe von Angaben über dieses letztere gemacht. Die Erkrankungen in Folge von Myxosporidieninfection bieten eine Menge von Erscheinungen dar, welche ebenso für den Zoologen wie für den Pathologen von grösstem Interesse sind; doch sind die Verhältnisse so sehr schwierig, das Gebiet ein noch so jungfräuliches, dass es mir unmöglich war, jetzt schon Klarheit über die Zusammenhänge sämtlicher Erscheinungen zu gewinnen. Auch würde die Aufhellung gewisser Thatsachen eine viel tiefere Vertrautheit mit der pathologischen Histologie erfordern, als ich sie besitze. Ich werde daher mancherlei Befunde einfach zu schildern haben, auch wenn ich von den causalen Zusammenhängen nichts zu sagen weiss, und in solchem Falle die nach meiner Ansicht vorzubringenden Erklärungsmöglichkeiten zur Discussion stellen.

Zu unsern Zwecken wird es zunächst nothwendig sein, den Begriff der „diffusen Infiltration“ zu erörtern. THÉLOHAN (1889) hat diesen Begriff zuerst aufgestellt für die Infection der Schwimmblase der Schleie durch *Myxobolus ellipsoides*. Nach seinen Schilderungen ist es nun ganz klar, was wir hier unter der obigen Bezeichnung zu verstehen haben. Es handelt sich dabei um eine Infection des Gewebes der Art, dass die parasitären Massen beim Eindringen zwischen die Zellen und Bindegewebsmassen mit diesen ein merkwürdiges Gemenge bilden, so dass wir ein histologisches Bild vor uns haben, in welchem Wirthsgewebe und Parasit immer mit einander abwechseln. Die Entstehung dieses Bildes beruht darauf, dass die eindringenden

Parasiten Zellen und Bindegewebsfasern aus einander drängen, letztere sogar zur Zerreiſſung bringen und mit ihrem eignen Leib die Lücken ausfüllen.

Da nun beim Weiterwachsen des Myxosporids häufig Lücken entstehen, in welchen nur Sporen übrig bleiben, hat THÉLOHAN auch für Fälle, in denen er im Gewebe nur Sporen vorfand, obigen Ausdruck angewandt. Da dieses Vorkommen jedoch auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden kann, muss man hierbei vorsichtig mit der Anwendung desselben sein.

Und schliesslich wäre noch die Infectionsweise der Glugeiden anzuführen, für welche THÉLOHAN ebenfalls diesen Terminus verwendet; da es sich aber bei dieser Gruppe, wie unten gezeigt werden wird, offenbar immer um Zellinfectionen handelt, so ist es besser, auch hierfür ihn nicht zu verwenden. Man wird vielmehr gut thun, den Ausdruck „diffuse Infiltration“ auf jene Fälle zu beschränken, wo ein intercelluläres Eindringen von Myxosporidien in die Gewebemasse sicher nachweisbar ist.

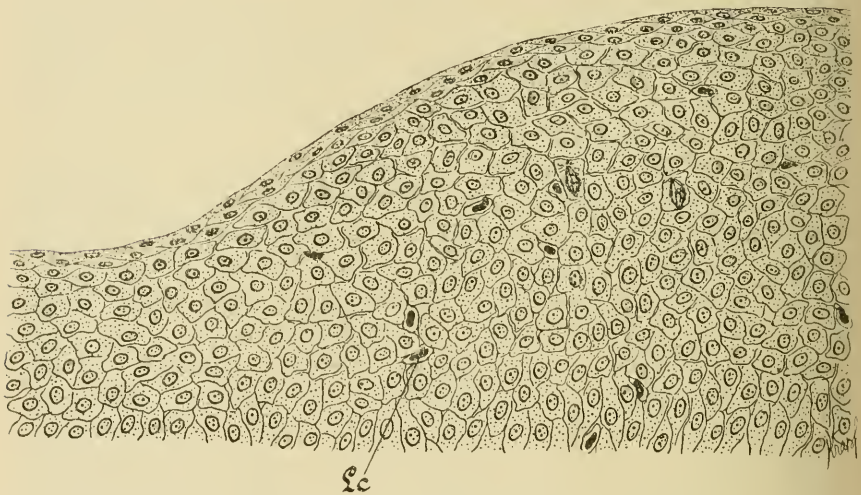
Nun sind die Verhältnisse bei *Myxobolus cyprini* dadurch besonders verwickelt, dass wir trotz intensivsten Suchens in Leber, Milz und Niere des Karpfens nur Sporen und Zellinfectionen (oder aus den letztern entstandene kleine Körper) fanden, dagegen niemals eine grössere Anhäufung von Myxosporidienplasma. Genau ebenso verhält es sich bei der Barben-Infection; der Erreger derselben, *M. pfeifferi*, kommt aber, wie allgemein bekannt ist, in grossen, Tumoren bildenden Massen in den Muskeln seines Wirthes vor. Es lag also nichts näher, als beim Karpfen sämtliche Organe sorgfältig nach derartigen Dingen zu durchsuchen. Das Bild, in welchem sich die Karpfenkrankheit darstellt, ist ausgezeichnet durch weisse, dicke, knorpelharte Geschwülste, welche die Oberhaut des Thieres in ihrer ganzen Ausdehnung bedecken können. Dieselben treten am Rumpf, am Kopf, auf paarigen und unpaaren Flossen auf, und der Fisch kann durch dieselben ganz und gar deformirt werden. Am Kopf können dieselben so sehr überhand nehmen, dass die Augen des befallenen Thieres gänzlich überwölbt werden. (Vergl. Taf. 24, Fig. III.)

In diesen Gebilden, den typischsten Kennzeichen der Erkrankung, sollte man also wohl auch ihren Erreger vermuthen. Aber die überaus sorgfältigen Untersuchungen, welche Dr. HOFER anstellte und welche ich wiederholte, ergaben ein durchaus negatives Resultat. Diese Hautknoten bestehen in ihren jungen Stadien rein aus gewucherten Zellen des vielschichtigen Epithels; hie und da finden sich Schleimzellen

dazwischen; von einem Parasiten keine Spur! Alle Versuche, aus diesen Geschwülsten Bacterien als Erreger zu züchten oder sie sonst nachzuweisen, waren vergeblich.

In weitem Stadium wachsen in diese Epithelverdickungen Blutgefäße und mit ihnen Cutispapillen hinein. Nun finden sich zwischen den Zellen zahlreiche Leukocyten (*Lc*) ein, welche als solche sehr deutlich kennbar sind. Das Cutisgewebe ist in diesem Stadium am kranken Thier unter den Hautknoten stark geröthet. Es kommt vor, dass dann die Epithelverdickung abfällt und eine blutige Wunde zurückbleibt. (Fig. Q und R.)

Fig. Q.



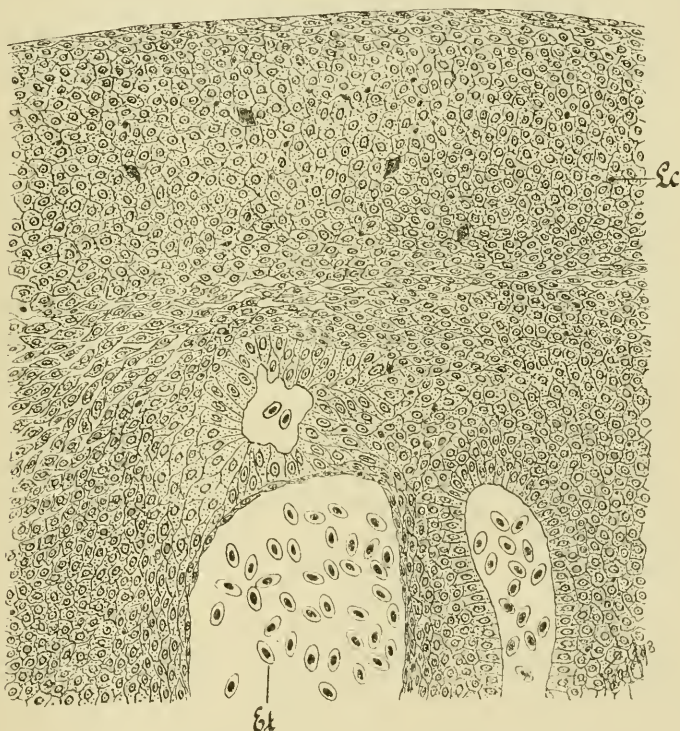
Ebenso waren alle Versuche bisher vergebens, in andern Organen den eigentlichen Sitz der Krankheit zu eruiren. Dies erscheint aber auch nach dem objectiven Befund durchaus nicht erforderlich. Denn die in den erwähnten Organen, besonders in der Niere, aufgefundenen Zerstörungen müssen genügen, um das Leben des Thieres in höchstem Grade zu schädigen.

Ausser den Zellinfectionen sind noch folgende pathologischen Befunde in der Niere zu finden: 1) Sporen von *Myxobolus cyprini*; 2) kleine Myxosporidienkörper zwischen den Zellen; 3) überaus zahlreiche gelbe Körper, welche oft den weitaus grössten Theil des Nierengewebes ersetzt haben und im Zustand der „diffusen Infiltration“ die Gewebelücken erfüllen.



Die Sporen müssen wohl, da sie mitten im Gewebe liegen, oft fern von Blutbahnen oder anderen Canälen, an ihrem Orte auch entstanden sein; denn die Fähigkeit einer eignen Bewegung mangelt ihnen. Es bleibt wohl nichts anderes übrig, als sie auf die kleinen Myxosporidienkörper zurückzuführen: abgesehen von einer Möglichkeit, welche ich sogleich bei Erörterung der „gelben Körper“ besprechen werde.

Fig. R.



Wenn man also die Sporen von den kleinen, aus Zellinfectionen entstandenen Myxosporidienkörpern ableitet, so muss man annehmen, dass bei der Bildung eines Kernsporoblasten der gesammte Plasmaleib verbraucht wird, denn man kann die Sporen ganz und gar isolirt im Gewebe finden.

Es weisen darauf besonders einige Funde aus der Leber der Barbe hin (Fig. 102—104). Man findet da nicht selten solche kleinen Exemplare von *Myxobolus pfeifferi*, welche theils frei im Gewebe, theils

noch in Zellen liegen. Zwischen den einzelnen Theilen eines solchen Klumpens kann man öfters auch Sporen finden, in der Regel in der Zweizahl; doch lässt sich letzteres schwer mit Bestimmtheit nachweisen, da man kaum die gleichen Objecte in auf einander folgenden Schnitten auffinden kann.

Es würden also auch bei vielsporigen Formen Zustände vorkommen, welche mit der Erzeugung zweier Sporen ihren Entwicklungskreis abschliessen.

Die „gelben Körper“, welche oft in unglaublichen Mengen das Gewebe der primären Organe erfüllen und verdrängen, sind so auffallend, dass man eigentlich mit ihrer Hilfe am besten die Erkrankung eines Fisches an den hier zu besprechenden *Myxobolus*-Arten nachweisen kann. In gesunden Fischen fehlen sie.

Beim Karpfen stellen sie sich dar als oft einigermaassen eckige Gebilde von intensiv gelber Farbe, selten etwas röthlicher; sie sind stark lichtbrechend, im Innern enthalten sie oft einige Körnchen dunkelbraunes bis schwarzes Pigment. Oft sind mehrere derselben durch einen hyalinen Saum zu einem Ganzen vereinigt (Fig. 111).

In gut differenzirten Schnittpräparaten zeigen sie ihre natürliche Farbe; doch nehmen sie ziemlich intensiv Eosin auf. Eine Reihe von mikrochemischen Untersuchungen, welche ich an ihnen vornahm, führten zu keinem definitiven Ergebniss über ihre Zusammensetzung. Mit Iod oder Iodkalium behandelt, gaben sie auch nach Erwärmung und Zusatz von Schwefelsäure keine Glycogenreaction. Verdünnte und ziemlich starke Mineralsäuren lassen Farbe und Contour unverändert. Dagegen verschwindet die Färbung in verdünnter Kalilauge; die Pigmentkörner im Innern dagegen bleiben unverändert erhalten. Daraus lässt sich ziemlich wenig entnehmen.

Jeden Falls werden diese Körper vom Gewebe der Fische als Fremdkörper behandelt; denn wir sehen häufig die sie umgebenden bindegewebigen Zellen sich zu cystenartigen Umhüllungen zusammenschliessen; aus der Umgebung werden zahlreiche Leukocyten angelockt. Wir haben also dieselben Erscheinungen, wie wenn ein Parasit oder irgend eine leblose Masse abgekapselt wird (Fig. 109, 110). Dabei fällt noch zweierlei auf: Erstens sieht man oft sehr zahlreiche derartige gelbe Körper von einer Cyste eingeschlossen werden und diese dann mit einander zu einem einheitlichen Klumpen verschmelzen (Fig. 109). Derselbe kann nach und nach gänzlich homogen werden. Zweitens kommt es vor, dass, während eine solche Ansammlung bereits umschlossen ist, einige weitere gelbe Körper, welche an der

äussern Peripherie der Cyste liegen, noch nachträglich von Bindegewebe umfasst werden, so dass sie in eine Cyste zu liegen kommen, deren eine Wand convex, die andere concav ist (Fig. 110). Diese letztere Erscheinung weist darauf hin, dass jene aussen liegenden gelben Körper erst dann ihren Reiz auf das Bindegewebe geübt haben können, als die innere Cyste schon gebildet war. Sie müssen also später hinzu gewandert oder an dieser Stelle entstanden sein.

THÉLOHAN (1895) hat beim Karpfen im Darmepithel ebenfalls neben Myxosporidien sporen hyaline Körper bemerkt, deren Entstehung aus dem Parasitenkörper er für ausgeschlossen hält; er nimmt an, dass es sich dabei um Umbildungs-(Degenerations-)Producte der Epithelzellen handelt, welche vielleicht unter dem Einfluss der Myxosporidien zu Grunde gegangen seien.

Ferner hat er in Milz, Leber und Niere der Schleie in verschiedenen Fällen „de productions histologiques spéciales, sortes de granulations jaunâtres“ gefunden, in deren Schooss manchmal die Sporen von *Myxobolus ellipsoides* und *piriformis* eingeschlossen waren.

Auch beim Karpfen fand er derartige Bildungen in Menge; er beschreibt sie als „corpuscules irrégulièrement arrondis, de taille variable (10 à 30  $\mu$  en moyenne), remarquables par leur réfringence, leur coloration jaune et l'aspect craquelé de leur surface“. Einzelne enthielten 1—2 Sporen in ihrer Substanz eingeschlossen; meistens lagen dieselben jedoch nur den Körpern an.

Die Sporen rechnet er zu einer Species *Myxobolus inaequalis*, welche er, wie oben erwähnt, nirgends beschrieben hat. Nach seinen Angaben und Abbildungen scheint es sich thatsächlich um *Myxobolus cyprini* zu handeln.

Während THÉLOHAN angiebt, dass die Körper sich durch die Behandlung mit den verschiedenen Flüssigkeiten beim Einbetten entfärbt und an Lichtbrechungsvermögen verloren hätten, blieben sie in meinen Präparaten stets relativ stark gelb gefärbt und waren vom obigen Gewebe in ihrer Lichtbrechung immerhin deutlich abweichend.

Diese Abweichungen mögen in der Behandlungsweise irgend wie begründet sein; jeden Falls haben wir die nämlichen Dinge vor Augen gehabt.

Die Deutung dieser „gelben Körper“ unterliegt grossen Schwierigkeiten, welche hauptsächlich darin begründet sind, dass wir von den Degenerationserscheinungen in thierischen Geweben so gut wie nichts wissen. Es ist klar, dass man hier schwanken muss, ob man diese gelben Körper als Producte des Parasiten oder des Wirthes erklären soll.

THÉLOHAN glaubte sich für die letztere Annahme entscheiden zu müssen; in seiner nachgelassenen hoch bedeutenden Arbeit existirt jedoch gerade an dieser Stelle eine Lücke; diese Materie ist von ihm nicht durchgearbeitet, und er wollte vor der Publication des Manuscripts gerade über dieses Gebiet noch umfassendere Studien anstellen. Dieselben wurden leider durch seinen vorzeitigen Tod verhindert.

HOFER hielt die gelben Körper für Einschlüsse im Plasma der Myxosporidien, indem er von der Beobachtung ausging, dass fast immer mehrere gelbe Massen durch einen hyalinen Saum verbunden sind. Er stellte sich das Verhältniss ähnlich vor wie bei den im Gregarinenkörper eingeschlossenen Glycogenkörnern; nur dass in unserm Falle die Excretkörner entsprechend ihrer geringern Anzahl grösser waren.

Für beide Ansichten lassen sich aus meinen Beobachtungen eine Anzahl Thatsachen aufführen.

Für die Auslegung als Producte des Myxosporidienkörpers in irgend einer Form, wobei ich nicht darauf eingehen will, ob man es mit Stoffwechsel- oder Degenerationsproducten zu thun hätte, könnte Folgendes sprechen. Erstens findet man, wie erwähnt, sonst keine so grossen Massen von parasitischem Gewebe wie bei andern Sporozoen-Infektionen. Zweitens kommen diese Körper so constant vor und in so grosser Masse. Weiterhin enthalten sie in ihrem Innern eingeschlossen sehr häufig Sporen (Fig. 111 u. 112).

Dann wäre noch bemerkenswerth, dass die gelben Körper nach den Arten verschieden sind, was ja allerdings ebenso sehr auf die verschiedenen Arten des Parasiten als auch der Wirthe zurückgeführt werden könnte. Während sie nämlich beim Karpfen kräftig gelb und ziemlich gross sind, sind sie bei der Barbe viel kleiner, und ihre Färbung ist braun bis rothbraun (Fig. 120).

Dazu kommt noch, dass sie mit dem Koth in grossen Mengen ausgeschieden werden; diese Beobachtung kann man an pockenkranken Karpfen, die man im Aquarium hält, ohne weiteres machen. Auch von solchen Fischen, welche durch geeignete Pflege sich sehr erholt, sogar den Hautausschlag verloren haben, zeigt der Koth noch überaus grosse Mengen dieser gelben Körper. Dies weist darauf hin, dass sie, wenigstens in der Niere des Karpfens, beständig neu gebildet werden.

Der Annahme, dass es sich um degenerirte Zellen des Wirthes handelt, sind folgende Thatsachen günstig. Man findet in dem inficirten Gewebe zahlreiche Zellen, welche man als Umbildungsstadien zu gelben Körpern deuten kann (Fig. 118 u. 119). Dieselben besitzen einen deutlichen Zellkern, welcher um so weniger mehr demjenigen

der Nachbarzellen gleicht, je mehr sich die Zelle in ihrem Gesamtaussehen den gelben Körpern nähert. Bei den fertigen gelben Körpern sind jedoch meist mit aller Mühe und mit den feinsten Methoden keine Zellkerne mehr nachweisbar.

Die einzigen Fälle, in denen ich Zellkerne nachwies, sind in den Figg. 116 u. 117 dargestellt. Aber auch diese Bilder haben nicht das Aussehen eines normalen Zustandes.

Ferner spricht noch für die zweite Auffassung die Aehnlichkeit, welche die Gebilde mit bekannten Degenerationsformen besitzen. Sowohl bei der hyalinen als auch ganz besonders bei der colloiden und amyloiden Degeneration treten derartige Bilder auf.

Am Schluss seiner Erörterungen über diese Erscheinungen stellt THÉLOHAN eine Hypothese über ihre Entstehung auf. Er hat die Gebilde vorwiegend in der Leber studirt; daher spricht er in Folgendem von Leberzellen, im Gegensatz zu Bindegewebs- und Wanderzellen, von denen er die gelben Körper nicht glaubt ableiten zu dürfen.

„Peut-être“, sagt er, „s’agirait-il de cellules hépatiques dégénérées. Le parasite se développerait primitivement dans les cellules du foie, et ces éléments altérés par la présence de l’organisme étranger, subiraient des altérations dont le résultat serait la production des petites masses amorphes que nous avons étudiées. Sous l’influence de ces lésions, il se produirait une prolifération irritative du tissu conjonctif, qui engloberait les cellules dégénérées et les spores, dernier vestige de l’évolution parasitaire.“

Cette hypothèse correspond-elle à la réalité? Je n’oserais l’affirmer, ne pouvant l’appuyer sur des observations suffisamment probantes; cependant dans certains cas, elle m’a semblé la plus propre à expliquer les faits que j’avais sous les yeux.“

Diese Hypothese hat sicher viel Bestechendes, besonders jetzt, wo durch meine obigen Angaben die thatsächliche Infection der Zellen erwiesen ist. Einen Haupteinwand dagegen dürfte wohl die Thatsache darstellen, dass im Verhältniss zur ungeheuren Menge dieser gelben Körper sich in der Regel so wenig Sporen und Kerne finden.

Immerhin will ich sie nicht ganz von der Hand weisen, ehe die Sache, vielleicht an einem günstigeren Object, nochmals untersucht ist. Auf eine weitere Möglichkeit will ich aber jeden Falls hinweisen. Könnten nicht chemische Producte, welche der Parasit oder der Wirth ausscheiden, die Degeneration und eventuelle Proliferation von Zellen veranlassen? Gerade die letztere Annahme hat viel Wahrscheinliches für sich. Durch die Zellinfectionen, welche die Zellen der betreffenden

Organe zu Grunde richten, müssen die Organfunctionen doch in ganz erheblichem Grade beeinflusst werden. Es müssen sich in Niere, Leber Stoffe aufspeichern, welche normaler Weise ausgeschieden werden. Auf solche Stoffwechselhemmungen, welche ätiologisch grundverschieden sein können, führt man ja auch die degenerativen Krankheiten in den entsprechenden Organen der höhern Säugethiere, ins Besondere auch des Menschen, zurück.

So nimmt HOFER ja auch an, dass die Hautausschläge des Karpfens derart zu erklären seien, dass in Folge der herabgesetzten Thätigkeit der Niere dieselbe nicht mehr im Stande sei, ihren excretorischen Functionen zu genügen. In Folge dessen speicherten sich in der Haut solche Stoffe auf; indem dieselbe ihre normale excretorische Thätigkeit abnorm zu steigern genöthigt ist, finden zugleich unter dem Reiz der auszuscheidenden Substanzen jene seltsamen Epithelwucherungen statt. Es scheint auch mir dies die einzige Erklärung, welche, allerdings vorläufig rein hypothetisch, uns einen Einblick in diese räthselhaften Vorgänge verschafft.

Weiter fortgesetzte Untersuchungen, sowohl experimenteller als chemischer Art, werden uns hoffentlich bald der Lösung dieser Fragen näher bringen.

Die Infectionen durch Glugeiden. In allen Fällen von Infectionen durch *cryptocyste* Myxosporidien, welche ich untersucht habe, handelte es sich um Zellinfectionen. Ich studirte vor allem *Glugea lophii*, eine neue Form aus den Spinalganglien und Hirnnerven von *Lophius piscatorius*, ferner *Glugea ovoidea* TH. und *Gurleya tetraspora n. g. n. sp.* aus *Daphnia maxima*.

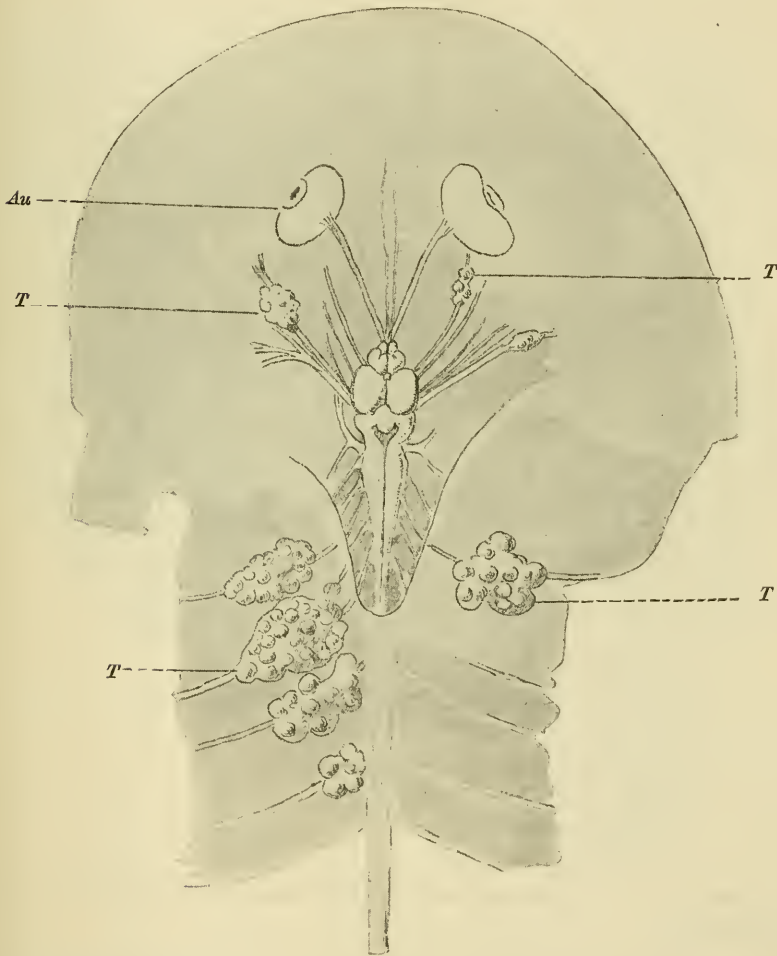
Besonders interessante Befunde ergab die erste dieser Arten; ich werde bei der Schilderung derselben länger verweilen und damit zugleich die etwas kurze Speciesdiagnose im Abschnitt III ergänzen.

Schon bei einem frühern Aufenthalt in Rovigno waren mir gelegentlich von Untersuchungen eines andern dort anwesenden Forschers merkwürdige Geschwülste an den Spinalganglien und Hirnnerven von *Lophius* aufgefallen. Ich legte mir damals einiges Material ein, welches ich bei einem spätern Aufenthalt ergänzte. Die Geschwülste stellen sich als weissgelbe Anschwellungen dar, deren Grösse zwischen dem Umfang einer Erbse und einer Kirsche schwankt (vergl. Fig. S).

Die Tumoren sind an ihrer Oberfläche von zahlreichen halbkugligen Erhöhungen bedeckt, welche ihnen ein fast traubenartiges Aussehen verleihen. Jeder derartigen Erhöhung entspricht im Innern der Geschwulst eine Cyste, welche kreisrund bis oval gestaltet ist. Diese

Cysten sind durch eine Glugeide gebildet, und die ganze, starke Anschwellung des Ganglions oder Nerven beruht theils auf dem Vorhandensein dieser Massen, theils auf der Wucherung des umgebenden Gewebes.

Fig. 8.



*Au* Auge, *T* Tumoren.

Querschnitte durch die frischen Geschwülste zeigen uns die Cysten als gelbliche Massen von scheinbar sehr dichtem Gefüge. Gefärbte feine Schnitte ergeben sehr verschiedenartige Bilder; diese lassen sich sämtlich unter 3 Typen vereinigen.

Den ersten Typus stellen Cysten dar, welche in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmässig gefärbt sind, indem sie ganz und gar von reifen Sporen erfüllt sind. Diese Sporen färbten sich alle blass und wenig distinct.

Fig. T.



*iz* Innere Zone, *az* äussere Zone, *au* diffuse Ausläufer, *bg* Bindegewebe, *n* Nerv, *g* Ganglienzelle.

Den zweiten Typus und damit zugleich ein etwas jüngeres Stadium vertreten Cysten, welche in ihrem innern Theil blass gefärbt sind, während die äussern Gebiete nach Osmiumbehandlung eine ziemlich intensive Bräunung aufweisen. Bei Färbung mit Gentianaviolett und Saffranin, zugleich angewandt, färben sich die innern Theile blau, die äussern roth. Die Bräunung haftet an den einzelnen Sporen; es geht



daraus also hervor, dass die unreifen Sporen eine fettartige Substanz enthalten, welche bei der Umbildung zur reifen Spore verbraucht oder umgewandelt wird. Dieser Vorgang ist ganz constant und von mir in sehr vielen Fällen beobachtet. Die photographischen Reproduktionen I und II, Taf. 24, zeigen diese Erscheinung an verschiedenen Cysten ganz deutlich. Ebenso tritt sie in der Fig. T zu Tage. Dabei ist bemerkenswerth, dass die Reifung nicht immer von einem Mittelpunkt, sondern ungleichmässig von verschiedenen Centren aus vorrückt. Dies weist darauf hin, dass die Cysten häufig ihre bedeutende Grösse der Verschmelzung verschiedener kleinerer Cysten verdanken. Die Aussen-grenze der Infection ist keine scharfe; vielmehr sind der centralen Hauptmasse fast stets zahlreiche diffuse Ausläufer vorgelagert. Diese letztern verrathen meist noch deutlich ihre Entstehungsweise durch Zellparasitismus. Man findet zum grössten Theil in den Zellen nur noch Sporen, manchmal aber auch noch Kernmassen des Parasiten (Fig. 137).

Der dritte Typus umfasst die jüngsten Cystenbilder, welche mein Material enthielt. Auch hier finden wir im Cysteninhalte zwei Zonen, zwischen denselben eine Uebergangszone. In diesem Stadium enthält nun die innere Zone die dunkel gefärbten Sporen, während in der äussern Zone wenige Sporen, dagegen noch zahlreiche Kerne des Parasiten auffallen (Fig. U). Bisweilen lassen sich in dieser äussern Zone noch deutlich die Grenzen der inficirten Zellen des Wirths nachweisen. Auch deren Kerne sind mitunter noch ganz leidlich erhalten, wenn auch nicht so schön, wie wir es nachher von den mit *Gl. ovoidea* inficirten Zellen erfahren werden.

Die *Glugea*-Kerne der äussern Zone befinden sich in einzelnen Präparaten in Ruhe und zeigen weiter nichts Auffallendes (Fig. 133). In andern Cysten jedoch sind sie zum grossen Teil in allerlei Umbildungs- und Theilungsstadien (Fig. 131). Diese letztern führen theils zu einer gewöhnlichen, theils zu einer multiplen Amitose. Die erstere verläuft in der Weise, dass sich das Chromatin in zwei Partien spaltet, welche sich an zwei Pole des in die Länge gestreckten Kernes verziehen; dort angelangt, runden sie sich ab, der Gesamtkern nimmt die für *Glugea*-Kerne so charakteristische, schon von THÉLOHAN beschriebene Hantelform an, worauf er sich durchschnürt (Fig. 128 a—d u. 130). Principiell unterscheidet sich von diesem Vorgang die multiple Theilung nur dadurch, dass statt zweier mehrere Chromatinbrocken vorhanden sind. Auch zieht sich der Kern nicht in die Länge, sondern der Zerfall in die Tochterkerne findet am Platze statt

(Fig. 124 a—i). Die entstehenden Kerne sind oft viel kleiner als die Mutterkerne.

Fig. U.



Bezeichnungen wie Fig. T.

In den Cysten dieses Typus findet man übrigens dann und wann noch die Pansporoblasten erhalten. Dieselben enthalten viele Sporen (Fig. 121, 122) und sind sehr hinfällig. In Cysten voll reifer Sporen ist von denselben keine Spur mehr zu sehen.

Die Bildung der Cysten geht von einer Zellinfection aus. Das Bild derselben demonstrieren die Figg. 132, 136—139. Wir werden sehr an die Erscheinungen bei *Myxobolus cyprini* erinnert. Einkernige Keime finden sich zu einem oder mehreren neben dem Zellkern im Plasma. Die Theilung der Kerne geht nach zwei Modis vor sich. Zweitheilung und multiple Theilung sind zu constatiren. Die Zweitheilung macht die typische *Glugea*-Kernhantel durch (Fig. 138).

Wie Fig. 136 zeigt, werden sowohl Bindegewebszellen als auch Ganglienzellen inficirt. Dies ist der erste Fall einer nachgewiesenen Infection von Nervenzellen durch Myxosporidien.

Nach meiner Vorstellung dient die multiple Kernvermehrung der multiplicativen Fortpflanzung. Ich stelle mir vor, dass in Folge dieses Vorgangs Schwärmsporen zur Weiterinfection des Gewebes gebildet werden. An ihrer definitiven Stelle angelangt, vermehren diese unter Wachsthum ihres Plasmas ihre Kerne durch Zweitheilung (Fig. 138 a—c). Die jungen Glugeiden beginnen frühzeitig mit der Sporenbildung; indem sie wachsen, erfüllen und zerstören sie allmählich die von ihnen befallenen Zellen. Indem die Gesamtmasse zusammenfließt, entsteht eine Cyste, auf deren Reiz das umgebende Gewebe in sogleich zu erörternder Weise reagirt.

Die Glugeiden haben aber nicht sogleich die Fähigkeit zur Schwärmerbildung verloren; in den peripheren Schichten können Kerne sich noch multipel vermehren, und die entstehenden Schwärmsporen inficiren das umgebende Gewebe in Form von diffusen Ausläufern. Während solche Vorgänge an der Peripherie stattfinden, reifen vom Centrum aus die Sporen allmählich heran. Unbekannte Ursachen machen der Entwicklung ein Ende, und so kommt es, dass nach aussen hin das Wachsthum eingestellt wird, während die reifen Sporen nun die ganze Cyste erfüllen. So gelangen wir zu den Cysten des dritten Typus zurück.

Diese Vorstellung erscheint mir als die einzige, welche im Stande ist, uns sämtliche beobachteten Stadien logisch zu verknüpfen.

Die geschilderten Cysten befinden sich theils im Bindegewebe des Ganglions, theils auch mitten zwischen den Nervenfasern. Das Photograph I zeigt uns zwischen den durch die Osmiumbehandlung geschwärzten, markhaltigen Nervenfasern eine kleine Cyste als hellen Kreis. Die Nervenfasern werden durch die Cysten offenbar gedrückt und geschädigt.

Viel auffallender sind die Wirkungen auf die Bindegewebs- und Ganglienzellen. Erstens werden dieselben, wie oben erwähnt, direct inficirt. Dann aber werden die Bindegewebszellen auch durch den Reiz zur Vermehrung getrieben; es werden bindegewebige Stränge gebildet, welche sich um den Parasiten herumlegen und die sporenerfüllte Cyste zu umschliessen suchen. Jedoch wird selten eine eigentliche bindegewebige Kapsel erzielt; jeden Falls ist dies nur bei solchen Cysten möglich, welche nicht weiter wachsen. Die am weitesten ausgebildeten

derartigen Erscheinungen habe ich denn auch bei solchen Cysten gefunden, welche nur reife Sporen enthielten.

Dass auch eine Proliferation der Ganglienzellen stattfindet, darauf scheinen manche Bilder hinzuweisen; dies jedoch exact festzustellen, war mir bis jetzt nicht möglich.

Ziemlich abweichend stellt sich die Infection durch *Glugea ovoidea* dar, welche ich an Lebern von *Cepola rubescens* untersuchte. Auch hier handelt es sich um Zellinfection; THÉLOHAN spricht sich über die Art der Infection nicht genauer aus; er fand hauptsächlich Bindegewebe, doch auch eigentliches Gewebe inficirt. Jedoch scheint er nach seiner Gesamtauffassung an eine Infection im Sinne seiner „infiltration diffuse“ zu denken.

In meinen Präparaten fand sich jeden Falls die Masse der Parasiten niemals so dicht concentrirt wie bei *Glugea lophii*. Der Infectionsherd hatte durchaus unbestimmte Grenzen, welche einen mehr oder weniger lappigen Verlauf hatten. Mittels geeigneter Färbungen liessen sich noch sämtliche Zellgrenzen und in denselben die Kerne noch ganz intact nachweisen (Fig. 140). Die einzige Veränderung bestand darin, dass das gesammte Zellplasma mit Sporen gefüllt war und dass häufig die Zellkerne auf zwei vermehrt waren, ohne dass die zugehörige Zelle sich mit getheilt gehabt hätte. Dies erinnert sehr an ähnliche Angaben KOROTNEFF'S für *Glugea bryozoides* TH.

Wie sich vorher der Parasit im Plasma der Wirthszelle darstellt, darüber gab mir mein Material keinen ausreichenden Aufschluss. Fig. 141 zeigt im Leibe einer Leberzelle eine Anzahl in Gruppen zu je 4 angeordneter Brocken färbbarer Substanz. Ich vermuthe, dass dies die Kerne der *Glugea* sind, doch habe ich Weiteres vorläufig nicht festgestellt.

Ebenso waren meine Beobachtungen bei *Gurleya tetraspora* noch nicht sehr tief dringend. Sie genügten immerhin, um zu constatiren, dass die Art in den Zellen schmarotzt.

So stellen sich denn alle genauer untersuchten Glugeiden als Zellschmarotzer dar; wir wussten dies schon lange von der *Glugea bombycis* durch die Untersuchungen BALBIANI'S, KOROTNEFF wies es für seine *Gl. bryozoides* nach, THÉLOHAN beschrieb eine grössere Anzahl von Bewohnern der Muskelzellen; nun kann ich der Liste *Glugea lophii*, *Gl. ovoidea* und *Gurleya tetraspora* hinzufügen.

Wenden wir uns noch einmal kurz dem Wachsthum der Tumoren zu, so können wir nunmehr auf Grund der bei *Glugea lophii* beobachteten Verhältnisse uns die Bildung von secundären Tumoren, wie

sie THÉLOHAN bei der Infection mit *Gl. microspora* schildert, leicht erklären. Der genannte Forscher hat an einem Stichling direct im Leben beobachten können, wie ein Tumor allmählich von kleinern secundären Cysten umgeben wurde; wir erklären uns nunmehr deren Bildung aus der Thatsache der Schwärmosporenerzeugung.

### VIII. Epidemien. Geographische Verbreitung.

Es ist bekannt, dass die Myxosporidien sowohl unter Fischen als auch unter Arthropoden ungeheure Sterblichkeit herbeigeführt haben. Ich erinnere nur an die Pébrinekrankheit der Seidenraupen, an die Barbenepidemien in Mosel, Maas und den benachbarten französischen Flussgebieten.

Meine Beobachtungen über derartige Epidemien erstrecken sich über die Barbenseuche, die Pockenkrankheit der Karpfen und die Spinalglienerkrankung von *Lophius piscatorius*.

Die Pockenkrankheit des Karpfens, welche durch ihren pathologischen Einfluss nicht nur das Wachsthum der Thiere beeinträchtigt, sondern auch oft grosse Sterblichkeit im Gefolge hat, hat eine grosse wirthschaftliche Bedeutung dadurch, dass sie den Fischen ein ekel-erregendes Aeussere verleiht und sie dadurch unverkäuflich macht. Sie ist mit dem Karpfen zugleich eine Acquisition aus dem Osten und hat heute eine überaus grosse Verbreitung. Es ist sogar wahrscheinlich, dass sie überall vorhanden ist, wo überhaupt Karpfenzucht getrieben wird.

Eine ähnlich weite Verbreitung, welche aber in den Details viel merkwürdiger ist, bietet der Erreger der Barbenseuche, *Myxobolus pfeifferi* TH., dar. Als ich in Gemeinschaft mit Dr. HOFER Infectionsversuche mit dieser Art bei der Barbe vorbereitete, suchten wir uns zunächst nicht inficirte Fische zu verschaffen. Man kann sich unser Erstaunen vorstellen, als wir in allen untersuchten Barben einen Parasiten fanden, welcher von *M. pfeifferi* mit aller Mühe nicht zu unterscheiden war. Durch die Vermittlung HOFER's erhielt ich Barben aus allen Stromgebieten Deutschlands und habe stets die Sporen des Myxosporids nachweisen können; in der Form konnte nicht der geringste Unterschied nachgewiesen werden. Zum nähern Vergleich theile ich nachfolgende Maasse und Beobachtungen mit:

#### I. Stromgebiet des Rheins:

- |                              |  |
|------------------------------|--|
| 1) Rhein unterhalb der Mosel | } ergeben übereinstimmende Resultate, vergl. die Autoren |
| 2) Mosel                     |  |
| 3) Main;                     |  |

es waren inficirt: Leber, Niere, Ovarium; die Muskeln schwach.

Maasse der Sporen:

Länge 11  $\mu$

Breite 9  $\mu$

Kapsellänge 6,5—7,5  $\mu$

Kapselbreite 3,75  $\mu$

4) Neckar: aus dem Neckar sind die gleichen Epidemien wie in der Mosel beschrieben worden (FICKERT).

II. Stromgebiet der Elbe.

Barben aus der Saale: Leber und Nieren waren schwach inficirt; die übrigen Organe frei.

Maasse der Sporen:

Länge 10—11  $\mu$

Breite 8—8,5  $\mu$

Kapsellänge 6,5  $\mu$

Kapselbreite 3,5  $\mu$

III. Stromgebiet der Oder:

Oder bei Breslau: dasselbe Resultat.

IV. Stromgebiet der Weser: dasselbe Resultat.

V. Stromgebiet der Donau:

Barben der Moosach bei München enthielten den Parasiten nur in der Niere.

Maasse der Sporen:

Länge 7,5—9,5  $\mu$

Breite 6—7  $\mu$

Kapsellänge 5  $\mu$

Kapselbreite 2,5  $\mu$

Die Sporen aus den Moosach-Exemplaren sind die einzigen, welche in den Maassen einigermaassen erheblich differenziren. Aber diese Abweichung ist so gering, dass sie erheblich über der Variationsgrenze der Moselvarietät bleibt. Somit können wir sagen, die nämliche Art kommt in den Barben fast aller deutschen Stromsysteme vor. Warum aber haben wir aus den anderen Strömen noch nichts von Epidemien gehört?

Offenbar haben wir es in der Mosel und den angrenzenden Gewässern mit einer besondern Rasse oder Varietät des *Myxobolus pfeifferi* zu thun, und zwar mit einer Rasse, deren Eigenthümlichkeiten hauptsächlich in ihren pathogenen Fähigkeiten, sagen wir in ihrer Virulenz liegen. Diese äussert sich ins Besondere dadurch, dass der

Parasit, der sich sonst mit seiner Invasion auf Leber und Niere beschränkt, nun über sämtliche Organe herfällt. Dabei wird ins Besondere das Muskelsystem geschädigt.

Diese Thatsache ist überaus merkwürdig; denn wir können uns von den Ursachen dieser vermehrten Fähigkeiten keine rechte Vorstellung machen: hat die Rasse eine besonders starke multiplicative Fortpflanzung, sondert sie besonders schädliche Stoffe aus, oder was sonst mag der Grund ihrer heftigen Wirkung sein? Denn im Wirth hier die Ursache dieser Erscheinungen zu suchen, scheint mir nicht möglich; warum sollten die Barben im Rheingebiet weniger widerstandsfähig sein als jene der übrigen deutschen Flussgebiete? Fabriken und Abwässer aller Art giebt es überall und manchmal in viel schlimmerer Form als gerade am mittlern Rhein, an der Mosel und am Neckar.

Der überaus grosse Procentsatz von inficirten Thieren unter den bei Rovigno gefangenen Exemplaren von *Lophius* brachte mich auf den Gedanken, dass in dem dortigen Meer eine *Glugea*-Epidemie herrsche. Es ist dies ebensowohl möglich, wie eine andere Erklärungsweise zulässig. Da nämlich die *Glugea*-Cysten, wie wir oben sahen, vornehmlich Nerven schädigen, welche die Sinnesorgane oder die Bewegung dirigiren, so liegt es nahe, anzunehmen, dass gerade jene Exemplare vorzugsweise gefangen wurden, welche in Folge jener Schädigungen in ihren Fähigkeiten geschwächt und elend waren. Ich erinnere mich, dass viele derselben unglaublich mager waren.

Diese Erörterungen über Epidemien gaben bereits Anlass, einige Angaben über die geographische Verbreitung unserer Gruppe zu machen. Da unsere Kenntnisse in dieser Richtung noch sehr geringe sind, halte ich jede Angabe darüber für werthvoll; daher stelle ich in Nachfolgendem meine sämtlichen Fundorte, auch für im Text nicht besprochene Arten zusammen; den Wirth führe ich nur dann an, wenn es ein von frühern Autoren nicht erwähnter ist oder ich es nicht im Abschnitt der Diagnosen neuer Arten angeführt habe.

*Leptotheca agilis* TH. Rovigno, Neapel.

„ *elongata* TH. Neapel.

*Ceratomyxa appendiculata* TH. Neapel, Rovigno.

„ *pallida* TH. Rovigno.

„ *inaequalis* n. sp. Neapel.

„ *linospora* n. sp. Neapel.

*Sphaerospora elegans* TH. München.

*Myxidium lieberkühni*. Mosel, Starnberger See.

„ *giganteum* n. sp. Neapel.

- Sphaeromyxa incurvata* n. sp. Neapel.  
*Myxoproteus ambiguus* n. g. n. sp. Neapel, Rovigno.  
*Chloromyxum leydigi* MING. Neapel, Rovigno, Helgoland.  
*Myxobolus pfeifferi* TH. Mosel, Rhein, Weser etc.  
 „ *cyprini* n. sp. Böhmen, Bayern u. s. w.  
 „ *ellipsoides* TH. Schlesien, Mosel.  
*Hoferia cyprini* n. g. n. sp. Böhmen.  
*Henneguya media* TH. München.  
*Glugea lophii* n. sp. Rovigno, Neapel (LO BIANCO).  
 „ *ovoidea* TH. Neapel.  
*Gurleya tetraspora* n. g. n. sp. München.

### IX. Systematik. Phylogenie.

Meine Studien haben sich noch nicht über genügend viele Arten erstrecken können, um über Aenderungen im System ein endgültiges Urtheil zu erlauben. Ich habe jedoch den Eindruck gewonnen, dass sich beim nähern Studium der Disporie diese Erscheinung als wesentliches systematisches Merkmal herausstellen wird, und zwar als ein systematisches Merkmal, welches zu gleicher Zeit phylogenetische Beziehungen beleuchtet. Gleich THÉLOHAN erblicke ich in diesen Formen die ältesten und am wenigsten angepassten. Die Höhe der Anpassung, welche auch sie schon erreicht haben, ist bezeichnend für das Alter der Gruppe.

Bei Abtheilungen des Thierreichs, welche so wenig bekannt sind wie die Myxosporidien, werden alle Classificationsversuche den Charakter von vorläufigen Zusammenstellungen tragen und sich als Hypothesen darstellen. Aber als solche werden sie sich jeder Zeit durch ihren heuristischen Werth vertheidigen. So möchte ich auch die Aufstellung neuer Gattungen beurtheilt wissen; bei der Schaffung neuer Arten kann man nicht vorsichtig genug sein; eine Species, welche einmal einen Namen hat, ist viel constanter als alle lebendigen Arten in der Natur selbst. Jedoch gerade in Abtheilungen des Thierreichs, welche eine gewisse Gleichförmigkeit in der äussern Erscheinung besitzen, ist die Aufstellung von Gattungen auf Grund irgend wie auffallender Merkmale stets zu begrüssen, wenn die Kenntniss der gesammten Gruppe noch gering ist. Es wird dadurch eine Uebersicht über die bekannten Formen erleichtert, artenreiche Gattungen verlieren durch Zerspaltung ihre Verschwommenheit und Unnahbarkeit. Gattungen werden jeder Zeit leicht und gern beseitigt, wenn sich ihre Unhaltbarkeit herausstellt, jeden Falls leichter als Arten. Von diesen Gesichtspunkten aus



möchte ich z. B. die Abspaltung von *Henneguya* von *Myxobolus* durch THÉLOHAN vertheidigen, sowie die von mir aufgestellten Gattungen *Hoferia* und *Gurleya*. Die von GURLEY vorgeschlagene Eintheilung in *Cryptocystes* und *Phaenocystes*, welche die Glugeiden von den übrigen Myxosporidien scharf trennt, erscheint mir sehr praktisch. Innerhalb der *Cryptocystes* wird es vielleicht nützlich sein, die Polysporogenea (*Glugea*, *Pleistophora*) mit vielen Sporen, den Oligosporogenea (*Thélohania*, *Gurleya*) mit einer beschränkten Anzahl Sporen in einem Pansporoblasten gegenüber zu stellen, ähnlich wie ich bereits für die *Phaenocystes* eine Eintheilung in *Disporea* und *Polysporea* andeutete.

Jedoch ich will an dieser Stelle nicht mehr genauer auf diese Dinge eingehen; ich hoffe vielmehr in einiger Zeit ausführlich auf diese Fragen zurückkommen zu können.

Was die phylogenetischen Beziehungen der Myxosporidien zu andern Abtheilungen der Protozoen anlangt, so ist nach allen meinen Befunden, zusammen mit denjenigen THÉLOHAN's, klar, dass wir sie nur von Rhizopoden ableiten können. In allen möglichen Lebensprocessen finden wir bei beiden Gruppen die merkwürdigsten Uebereinstimmungen: vergleichen wir Pseudopodienbildung, Kernverhältnisse, Generationswechsel u. s. w., so fallen uns besonders die Beziehungen zu Foraminiferen auf; es scheint somit möglich, beide Stämme von einer verwandten Wurzel abzuleiten. Immerhin sind Rhizopoden und Sporozoen noch so ungenau in den feinern Lebensvorgängen verfolgt und erforscht, dass wir vom Studium dieser Thiergruppen noch die überraschendsten Aufschlüsse über wichtige Fragen erwarten dürfen.

München, 1. Februar 1898.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- AMANN (1895), Ueber die Kernstructuren in Uteruscarcinomen, in: *Verh. Deutsch. Ges. Gynäk.*
- BALBIANI (1866), Recherches sur les corpuscules de la pébrine etc., in: *J. Anat. Physiol. Paris*, V. 3.
- (1867), Étude sur les maladies psorospermiques des vers à soie, *ibid.* V. 4.
- (1883), Myxosporidies ou Psorospermies des Poissons, in: *J. Microgr.*, V. 7.
- (1884), Leçons sur les sporozoaires.
- BÜTSCHLI (1881), Beiträge zur Kenntniss der Fischpsorospermien, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 35.
- (1882), in: BRONN's Classen u. Ordn. Thierr., V. 1, Protozoa, 2. Aufl.
- COHN (1895), Ueber die Myxosporidien von *Esox lucius* und *Perca fluviatilis*, in: *Zool. Jahrb.*, V. 9, Anat.
- LE DANTEC (1895), Les sporozoaires et particulièrement les Coccidies pathogènes.
- FRENZEL (1891), Argentinische Gregarinen, in: *Jena. Z. Naturw.*
- FRITSCH (1878), Untersuchungen über den feinem Bau des Fischgehirns.
- GABRIEL (1879), Ueber die in der Harnblase des Hechts vorkommenden parasitischen Gebilde, in: *Jahrber. Schles. Ges. vaterl. Cultur.*
- GRAHAM (1897), Beiträge zur Naturgeschichte der Trichine, in: *Arch. mikr. Anat.*
- GURLEY (1893), On the classification of the Myxosporidia, in: *Bull. U. S. Fish Comm. for 1891.*
- (1894), The Myxosporidia, or Psorosperms of Fishes and the epidemics produced by them, in: *Rep. U. S. Comm. Fish and Fisheries, 1892/94.*
- HENNEGUY et THÉLOHAN s. THÉLOHAN.
- HOFER (1895), Ueber Fischkrankheiten, in: *Z. Fischerei.*
- (1896 a), Die sog. Pockenkrankheit der Karpfen, in: *Allg. Fischereizeitung.*
- (1896 b), Die Infection der Fische mit Myxosporidien, *ibid.*
- (1897), Ueber Fischkrankheiten, in: *Z. Fischerei.*
- KOROTNEFF (1890), Myxosporidium bryozoides, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 53.

- KRUSE (1892), Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den parasitären Protozoen, in: Hygien. Rundschau, V. 2.
- LEUCKART (1879/1886), Die Parasiten des Menschen, 2. Aufl.
- LUTZ (1889), Ueber ein Myxosporidium aus der Gallenblase brasilianischer Batrachier, in: Ctrbl. Bakt., V. 5.
- MAURER (1895), Die Epidermis.
- MÉGNIN (1885 a), Sur le rôle pathogénique de certaines psorospermies, in: Bull. Soc. Zool. France, V. 10.
- (1885 b), Epidémie sur les barbeaux de la Meurthe, in: CR. Soc. Biol. Paris, V. 2.
- MINGAZZINI (1890), Sullo sviluppo dei Myxosporidi, in: Boll. Soc. Nat. Napoli, V. 4.
- MONIEZ (1887 a), Sur des parasites nouveaux des Daphnies, in: CR. Acad. Paris, V. 104, p. 183.
- (1887 b), Observations pour la révision des Microsporidies, *ibid.* V. 104, p. 1312.
- PASTEUR (1870), Étude sur la maladie des vers à soie.
- PERUGIA (1890), Sulle Myxosporidie dei pesci marini, in: Boll. Sc. Pavia, V. 12.
- (1891), *Desgl. ibid.* V. 13.
- PFEIFFER, L. (1887), Beiträge zur Kenntniss der pathogenen Gregarinen, in: Z. Hygiene, V. 3.
- (1888), Beiträge zur Kenntniss der pathogenen Gregarinen, *ibid.* V. 4.
- (1890 a), Ueber einige neue Formen von MIESCHER'schen Schläuchen etc., in: Arch. path. Anat., V. 22.
- (1890 b), Die Protozoen als Krankheitserreger, 1. Aufl.
- (1891), Dasselbe, 2. Aufl.
- (1893 a), Der Parasitismus des Epithelcarcinoms sowie der Sarc-, Micro- und Myxosporidien im Muskelgewebe, in: Ctrbl. Bakt., V. 14.
- (1893 b), Untersuchungen über den Krebs, die Zellerkrankungen und die Geschwulstbildungen der Sporozoen.
- (1895), Die Protozoen als Krankheitserreger. Nachträge.
- RAILLET (1886 a), Maladie des barbeaux causée par des psorospermies, in: Bull. et Mém. Soc. Ctr. Méd. vétér. Paris, V. 4.
- (1886 b), Eléments de Zoologie méd. et agric.
- (1890), La maladie des barbeaux de la Marne, in: Bull. Soc. Ctr. Agriculture Paris, V. 2.
- SCHAUDINN (1895 a), Ueber den Dimorphismus bei den Foraminiferen, in: SB. Ges. nat. Freunde Berlin.
- (1895 b), Untersuchungen an Foraminiferen, I. Calcituba polymorpha ROBOZ, in: Z. wiss. Zool., V. 59.
- SCHAUDINN und SIEDLECKI (1897), Beiträge zur Kenntniss der Coccidien, in: Verh. D. Zool. Ges. 1897.
- THÉLOHAN (1889), Sur la constitution des spores des Myxosporidies, in: CR. Acad. Paris, V. 110.
- (1890 a), Contribution à l'étude des Myxosporidies, in: Ann. Micrographie, V. 2.

- THÉLOHAN, (1890 b), Nouvelles recherches sur les spores des Myxosporidies (structure et développement), in: CR. Acad. Paris, V. 111.
- (1890 c), Recherches sur le développement des spores chez les Myxosporidies, in: CR. Soc. Biol. Paris, V. 2.
- (1891), Sur deux Sporozoaires nouveaux parasites des muscles des poissons, in: CR. Acad. Paris, V. 112.
- (1892 a), Note sur la *Glugea microspora*, in: CR. Soc. Biol. Paris, V. 4.
- (1892 b), Observations sur les Myxosporidies et essai de classification de ces organismes, in: Bull. Soc. Philomat. Paris, V. 4.
- (1892 c), Myxosporidies de la vésicule biliaire des poissons, in: CR. Acad. Paris, V. 115.
- (1893), Altérations du tissu musculaire etc., in: CR. Soc. Biol. Paris, V. 5.
- (1894 a), Sur les affinités réciproques des Myxosporidies, in: CR. Acad. Paris, V. 118.
- (1894 b), Sur la présence d'une capsule à filament dans les spores des Microsporidies, in: CR. Soc. Biol. Paris, 1894.
- (1895), Recherches sur les Myxosporidies, in: Bull. Sc. France Belgique, V. 26.
- THÉLOHAN et HENNEGUY (1892 a), Myxosporidies parasites des muscles chez quelques Crustacés décapodes, in: Ann. Microgr., V. 4.
- (1892 b), Sur un Sporozoaire parasite des muscles de l'écrevisse, in: CR. Soc. Biol. Paris, V. 4.
- (1892 c), Sur un Sporozoaire parasite des muscles des Crustacés décapodes, in: CR. Acad. Paris, V. 114.
- WASIELIEWSKI (1896), Sporozoenkunde.

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 18—24.

Buchstabenbezeichnung für alle Figuren giltig.

<i>aeq</i> Aequatorialplatte	<i>v</i> Kern des Amöboidkeims
<i>AK</i> Amöboidkeim	<i>Par</i> Parasit
<i>Bg</i> Bindegewebe	<i>Pi</i> Pigment
<i>Ek</i> Ektoplasma	<i>Pk</i> Polkapsel
<i>Ent</i> Entoplasma	<i>Ps</i> Pansporoblast
<i>Ec</i> Erythrocyt	<i>r, RK</i> Restkerne
<i>Fk</i> Fettkugeln	<i>Sb</i> Sporoblast
<i>gk</i> gelber Körper	<i>Sp</i> Spore
<i>Lc</i> Leukocyt	<i>Spf</i> Spiralfaden
<i>n</i> Kern	<i>Va</i> Vacuole
<i>n'</i> Kerne (?)	<i>X</i> Wahrscheinlich Kerne des Parasiten
<i>nu</i> Nucleolus	<i>Zn</i> Zellkern (im Wirthsgewebe).
<i>nt</i> Kern in Theilung	

## Tafel 18.

Fig. 1. *Leptotheca agilis*.

Fig. 2—4. Dasselbe Thier in auf einander folgenden Bewegungsstadien. Fig. 4 5 Minuten nach Fig. 1.

Fig. 5—6. *L. agilis*, Thiere mit Stempfpseudopodien sich bewegend.Fig. 7. *L. agilis* in contrahirtem Zustand. Die Bewegungssubstanz als heller Fleck scharf geschieden.Fig. 8. *Ceratomyxa inaequalis*, Exemplar in Bewegung.

Fig. 9. Desgl. mit Sporen.

Fig. 10. *C. inaequalis*, Spore.Fig. 11. *C. linozpora*, Exemplar mit Sporen.Fig. 12. *Myxoproteus ambiguus*, Habitusbild.Fig. 13. *Sphaeromyxa incurvata*, nach einem frischen Präparat.Fig. 14. *Myxobolus cyprini*, gelbe Körper; in einem solchen eine Spore eingeschlossen; umgeben von Zellen des Nierenparenchyms.Fig. 15—16. *Glugea lophii*.

Fig. 15. Eine Cyste mit jungen Sporen zwischen Nervenfasern. FLEMMING'sche Flüssigkeit; Saffranin.

Fig. 16. Inficirte Bindegewebszellen aus einem Spinalganglion von *Lophius piscatorius*.

Fig. 17. *Glugea ovoidea*, Zupfpräparat aus der Leber von *Cepola*, frisch.

Fig. 18—20. *Myxidium giganteum*, Ruhezustände.

Fig. 21. *Leptotheca agilis*, FLEMMING'sche Flüssigkeit, Saffranin.

Fig. 22 a u. b. *Chloromyxum leydigi*, Habitusbilder.

#### Tafel 19.

Fig. 23—25. *Leptotheca agilis*, FLEMMING'sche Flüssigkeit, Saffranin.

Fig. 25. Spore fast fertig gebildet. Sporenhülle durch die starke Aufhellung nicht sichtbar.

Fig. 26. *Ceratomyxa appendiculata*, Fix.: Pikrinschwefelsäure, Färb.: Boraxkarmin.

Fig. 27—29. *C. inaequalis*, Stadien der Sporenbildung.

Fig. 30. *Myxidium giganteum*, altes Exemplar.

Fig. 31. Desgl. Jugendstadium.

Fig. 32. *Sphaeromyxa incurvata*, Structur des Entoplasmas. Vergr. ZEISS Apochrom. Hom. Imm. 2,0 mm, Apert. 1,80, Comp.-Oc. 12.

Fig. 33. Desgl. Schnitt durch die Plasmamasse. Beides: Fix. FLEMMING, Färb.: Fig. 32 Eisenhämatoxylin, Fig. 33 Saffranin.

Fig. 34, 35. *Ceratomyxa linospora*, junge Exemplare. Fix.: FLEMMING, Färb.: Eisenhämatoxylin, Vergr.: Hom. Imm. Apochr., Comp.-Oc. 18.

Fig. 36. *C. inaequalis*, Spore mit ausgestossenen Spiralfäden.

Fig. 37. Desgl. Spore mit Kernen.

Fig. 38. *C. inaequalis*, junges Exemplar; ungleiche Grösse der Kerne.

Fig. 39—44. *C. linospora*, Spore u. Sporenentwicklung.

#### Tafel 20.

Fig. 45—46. *Ceratomyxa linospora*.

Fig. 47. *C. inaequalis*, pathologische Sporenverwachsung.

Fig. 48 a—c. *Myxidium giganteum*, Sporen.

Fig. 49 a—c. *Sphaeromyxa incurvata*, Sporen.

Fig. 50. *Myxoproteus ambiguus*, ein Exemplar mit Osmium behandelt, um die Schwärzung der Fettkugeln zu zeigen.

Fig. 51—53. Verschiedene Habitusbilder von *Myxoproteus ambiguus* nach dem Leben.

Fig. 54. *M. ambiguus*, Spore.

Fig. 55—56. Desgl., Knospungsbilder.

Fig. 57—58. Theilungsstadien von *Chloromyxum leydigi*.

#### Tafel 21.

Fig. 59—67. *Myxoproteus ambiguus*.

Fig. 59. Knospungsbild.

„ 60—63. Sporenbildungsstadien.

- Fig. 64. Spore.  
 „ 65. Abweichende Kernverhältnisse im Pansporoblasten.  
 „ 66. 2 an einander lagernde Individuen; in dem einen eine Kernspindel.  
 „ 66 a. Die letztere stärker vergrössert.  
 „ 67. Ein ganz junges Exemplar; wohl durch Knospung entstanden.

Fig. 68—80. *Chloromyxum leydigi*.

- Fig. 68, 69. Pansporoblasten und Sporoblastenbildung.  
 „ 70—73. Allmähliches Wachsthum junger Exemplare. Zunahme der Kerne.  
 „ 75. 2 Sporen im Pansporoblasten.  
 „ 76 a—e. Kerntheilungsstadien. Fig. 76 d. Stadium der Aequatorialplatte.  
 „ 77. Letzteres stärker vergrössert.  
 „ 78. Kernverhältnisse in der reifen Spore.  
 „ 79. Eben getheilte Kerne, an einander gelagert.  
 „ 80. Exemplar mit verschiedenen grossen Kernen.

Fig. 68—80 nach Präparaten mit verschiedener Fixirung; Färbung mit Gentianaviolett.

Fig. 81—84. Kernveränderungen bei *Sphaeromyxa incurvata*.

Tafel 22.

Fig. 85—98. *Myxobolus cyprini*, Zellinfection und multiplicative Fortpflanzung.

- Fig. 85—91. Verschiedene Bilder der Zellinfection.  
 „ 92—95. Wachsthum und Vermehrung der Zellparasiten.  
 „ 96. Multiple Kerntheilung.  
 „ 97, 98. Wachsthum eines intercellulären Parasiten.

Fig. 99—101. Aehnliche Zustände bei *Hoferia cyprini*.

Fig. 102—104. *Myxobolus pfeifferi*, Entwicklung in und zwischen Leberzellen der Barbe.

Fig. 105—108. *Hoferia cyprini*.

Fig. 107 a u. b. Optische Schnitte der Spore.

Fig. 109—119. *Myxobolus cyprini*.

Fig. 109—112. Erscheinungsweise der gelben Körper aus der Niere vom Karpfen.

„ 113—115. Sporen.

„ 116, 117. Gelbe Körper, Kerne enthaltend.

„ 118, 119. Degenerationsstadien von Gewebezellen.

Fig. 120. Erscheinungsweise der gelben Körper in der Niere von *Barbus fluviatilis*.

Tafel 23.

Fig. 121—133. *Glugea lophii*.

Fig. 121, 123. Pansporoblasten.

„ 122. Sporen.

- Fig. 124 a—i. Umbildung des Kerns zur multiplen Theilung.  
 „ 125. Desgl.  
 „ 126, 127. Kernbilder.  
 „ 128 a—d. Zweitheilung des Kerns.  
 „ 129. Desgl.  
 „ 130. Hantelform des Kerns.  
 „ 131 u. 133. Randpartien von Cysten.  
 „ 132 a—c. Infiltration.  
 Fig. 134—135. *Sphaeromyxa incurvata*.  
 Fig. 134 a—d. Theilungsbilder der Kerne.  
 „ 135. Desgl. Kerne in der Spore.  
 Fig. 136—139. *Glugea lophii*, verschiedene Bilder der Zellinfection und multiplicativen Fortpflanzung.  
 Fig. 140, 141. *Gl. ovoidea*, Zellinfection.  
 Fig. 142—145. *Myxobolus cyprini*, weitere Bilder der Zellinfection und multiplicativen Fortpflanzung.  
 Fig. 146—153. *Gurleya tetraspora*.  
 Fig. 146—148. Pansporoblasten mit je 4 Sporoblasten oder Sporen.  
 „ 149. Einzelne Spore, frisch.  
 „ 150. Desgl. mit Essigsäure behandelt.  
 „ 151—153. Gefärbte Sporen (Saffranin).

## Tafel 24.

- Photogramm I. Schnitt durch ein Spinalganglion von *Lophius piscatorius*; zeigt die grossen ovalen Cysten von *Glugea lophii*, eine kleine Cyste zwischen den Nervenfasern.  
 „ II. Desgleichen.  
 „ III. Pockenkrankter Karpfen. Man erkennt deutlich die weissen starken Epithelverdickungen.



*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# A Contribution to the Life-history and Anatomy of the Appendiculate Distomes.

By

H. S. Pratt, Ph. D., Haverford College, Penn.

---

With Plates 25—27.

## Contents.

Introduction.

Form and size of the worm described.

The integument, with a consideration of the nature and morphological significance of the Trematode-cuticula.

The musculature.

The parenchyma, with a consideration of the nature and function of the submuscular cell-layer.

The excretory system.

The digestive system.

The nervous system.

The sexual organs.

General considerations:

On the life-history of appendiculate Distomes.

On the morphological significance of the appendix.

Methods.

Literature referred to.

Explanation of the figures.

## Introduction.

The appendiculate Distome which is the subject of this paper was found in the tow collected in Long Island Sound at Cold Spring Harbor in the summer of 1896. It is a minute worm, less than a millimetre in length, cylindrical in shape, with rather large oral and ventral suckers, and was first observed wriggling actively

among the Copepods and other small animals composing the tow. It was first noticed about the middle of July, although the tow had been examined almost daily since the fifth of the month, and was for some time very rare, but one or two specimens being found in the tow collected in any one day. Towards the end of the month, however, it became more common and by the first week in August, by diligent search, several specimens could be found in every haul.

The first ones observed were all moving about freely in the sea-water. About a week after the first worm was seen, however, it was also found in the body-cavity of one of the common Copepods of the place (the name of which I was not able to ascertain), and from the beginning of August until the 14<sup>th</sup> of the month, when I left Cold Spring Harbor, it occurred about as frequently in these Copepods as in the sea-water. At that time it had become fairly common in both places, so that in every watch-crystal full of tow I could find several specimens both within the Copepods and free-swimming.

The characteristic anatomical feature of appendiculate Distomes is the appendix, the caudal, protrusible portion of the body which can be drawn in and out. Those Distomes which possess this peculiarity were placed in a sub-genus of the genus *Distoma* by DUJARDIN (1845, p. 383, 389, 420) which was named by that author, *Apoblema*: and two years later this sub-genus was raised to the dignity of a genus by BLANCHARD (1847, p. 302). JUEL (1890), not knowing of BLANCHARD'S paper, independently gave the group generic value, and MONTICELLI (1891) and BRAUN (1892, p. 570), who also do not mention BLANCHARD, follow JUEL and accept the genus as valid. It has since been accepted by STOSSICH (1892), LOOSS (1896), RAILLET (1896) and STILES (1898). MONTICELLI (l. c.) has divided the genus into two sub-groups based on the length of the appendix: in the members of one group the appendix is very short, being in some cases not more than a fortieth of the length of the rest of the body; in those of the second group it is very long and may equal or exceed the length of the body. *Apoblema ocreatum* OLSSON may be taken as a type of the first group, and *Apoblema appendiculatum* RUD. as a type of the second.

The worm in question falls in the latter group; its appendix, when extended, is about one third of the length of the trunk (Pl. 25, Fig. 3). In the smaller individuals I observed, and in all those occurring in Copepods, the appendix was invariably withdrawn within the body, where it formed a thick-walled vesicle communicating with

the outside by a narrow opening at the hinder end of the body (Pl. 25, Fig. 1 *ap. v.*, Fig. 2). In the larger worms it was also usually withdrawn, but many individuals were found in which the appendix was extended, and when the free-swimming animal was subjected to the pressure of the cover-glass, it would sometimes be rapidly thrust in and out.

A noticeable characteristic of the worms was their great vitality. Both the free-swimming ones and those contained in Copepods would remain alive in the tow longer than any other animals in it. A jar of tow, the water of which had not been changed, would have but few live animals in it twelve hours after the tow was collected, but twenty-four hours after, many of these worms would still be actively wriggling about, with perhaps only a few small Mollusc-larvae for company. Another characteristic of them was their great activity. Those in the sea-water were constantly moving, although their movements consisted only of alternate extensions and contractions of the body which were not accompanied by progression. Those in Copepods were also rarely quiet; they would squirm about in the body-cavity of their host, often ranging from one end of it to the other, and were never observed attached by either sucker to any part of the host's body. Sometimes two worms were seen in the same Copepod and in a very few cases, three were found. Very often the infected Copepod, when it contained a large worm or more than one, would appear extremely sluggish and apparently exhausted, and quite as often it would be dead. In several instances I observed the parasite, by vigorous thrusts, break an opening through the body-wall of the host and pass out into the sea-water. This always took place at a joint between two thoracic segments, either on the dorsal or on the ventral side, and the parasite would emerge sometimes with its forward and sometimes with its hinder end first. The elasticity of the chitinous cuticula of the Copepod would often hold the escaping worm fast for a while like a trap (Pl. 25, Fig. 1), but its powerful struggles would always finally free it and it would become a free-swimming animal. When I first observed this phenomenon I suspected that the pressure of the cover-glass on the Copepod might be the cause of it, but this cannot be the case as I have since found in preserved tow many infected Copepods from which the worms were in the act of breaking their way out when they were killed (Pl. 25, Fig. 1).

The fact that the worm occurs in the body-cavity of the Copepod indicates that it is either a Cercaria or a young Distome,

and that the Copepod is either its first or its intermediate host. That it is not a Cercaria is shown by the state of development of the reproductive organs. The vesicula seminalis, which is of large size and is a conspicuous object, contained spermatozoa, and the pressure of the cover-glass did, in one instance, cause the cirrus-like genital vestibule to protrude beyond the surface of the animal's body and spermatozoa to be emitted into the water (Pl. 25, Fig. 2 *p*). The male genital organs were mature: the female organs, on the other hand, were still immature, the uterus being an extremely delicate tube in which eggs were never seen.

The worm is, thus, a young Distome whose male sexual organs become mature before the female: the Copepod is its first host, into which it probably entered from the sea-water as a miracidium, and in the body-cavity of which it grew to sexual maturity. To account for the unusual habit it has formed of leaving its host after it has become in part sexually mature and of undertaking a free life, it will be necessary to suppose that the parasite usually becomes so large that it causes the death of the host and then, finding its food-supply cut off, it breaks its way out of the host and leaves it. Its food I have ascertained to be the blood in which it is immersed while in the Copepod's body, and which it sucks into its pharynx without attaching itself to any part of the host's body. While free-swimming it eats nothing.

What becomes of the worm finally it is impossible to say with certainty, but there can be little doubt that it is swallowed by its final host, which is probably a fish, either while it is leading a free life or while it is still infecting the Copepod. I am very sure the worm does not lead a predatory life while free-swimming, as I have never seen it attached to any animal by either sucker, and its movements, although active, are not locomotory in the slightest degree. I am also certain, and for the same reasons, that it does not seek and voluntarily enter its final host.

A comparison of this worm with the youthful *Apobolema appendiculatum* described and figured by MONTICELLI (1891, fig. 12) shows it to be, in all probability, the same species. The animal described by that author was found in the body-cavity of a Copepod (*Pseudocalanus elongatus*) in the Bay of Kiel by GIESBRECHT (1882) in 1877, and identified by MÖBIUS as the youthful *Distoma ocreatum*. Previous to this time MÖBIUS and WILLEMOES-SUHM (1871) had frequently taken the same animal in the Bay of Kiel, both in Copepods and free-

swimming. GIESBRECHT sent some of his material to MONTICELLI (1891, p. 13), who, however, differed from him and MÖBIUS as to the identity of the worm and determined it to be the youthful form of *Apobolema (Distoma) appendiculatum* RUD., the adult form of which he had frequently found in the intestinal tract of *Clupea alosa*, *C. pilchardus*, and other fish inhabiting the Bay of Naples. He remarked upon the wide geographical distribution of the worm, being found, as it is according to these observations, in the Mediterranean Sea and the North Atlantic Ocean, and it is of considerable biological interest that it has also appeared off the American coast. A distribution so extensive is, probably, to be accounted for by the fact that the first host of the parasite is a common Copepod and the final host a widely distributed fish that feeds upon Copepods and other small pelagic animals.

A further discussion of the larval life of these worms will be found under the head "General Considerations", near the end of the paper.

### Form and Size of the Worm.

The form of the worm we are discussing is cylindrical, the cross-section being usually a perfect circle; it is elongated, with tapering ends. The length of the largest individuals observed is 0.6 mm and that of the smallest individual, 0.198 mm. The width of the larger individuals is 0.11 mm. The extended appendix in the larger individuals has a length of 0.13 mm; it has the same diameter at its base as the body or trunk of the worm and tapers towards its extremity. The opening of the excretory vesicle is at the extremity of the appendix. When the appendix is withdrawn, the sac it forms communicates with the outside by an opening which is controlled by a sphincter muscle and which is usually small (Pl. 25, Fig. 2 *ap. p.*; Pl. 26, Fig. 8).

The morphological significance of the appendix will be discussed under the head "General Considerations".

The oral sucker of the worm is subterminal and has a diameter in large individuals of 0.053 mm; the acetabulum is in the forward half of the body, 0.09 mm from the mouth, and has a diameter of 0.08 mm. The genital opening is on the ventral surface of the body just beneath the lip of the oral sucker (Pl. 27, Fig. 12). The worm is without color.

### The Integument.

The integumentary membrane or cuticula has an average thickness

of 0.004 mm. It bears no spines but is ringed with the circular grooves and ridges peculiar to most appendiculate Distomes. The appendix is not ringed. These ridges and grooves, as JUEL (1890) has shown, merely represent superficial differences of thickness of the outer layer of the integument and do not extend through it to its inner surface; they appear in a longitudinal section as a serrated line, the projecting edges of which are directed towards the hinder end of the animal (Pl. 25, Fig. 2). They are also most prominent in the middle of the body becoming rounded and gradually disappearing towards the hinder end and being smaller and blunter at the forward end. The cuticula of the hinder end of the animal is destitute of ridges and is smooth. The number of ridges in the larger animals is about eighty-five.

The integument or cuticula is composed of two distinct layers of nearly equal thickness (Pl. 25, Fig. 4). These two layers have been observed in a large number of Trematodes (see BRAUN, 1892, p. 591; also LOOSS, 1894, p. 113), among which are the appendiculate Distomes (JUEL, 1890, p. 9). They stain quite differently with different stains. Both LOOSS and JUEL report that the outer layer takes a deeper stain than the inner. I find this to be true when safranin or eosin is the stain used (Pl. 26, Fig. 9): EHRlich's haematoxylin, on the other hand, stains the inner layer the more deeply (Pl. 26, Fig. 7). Between the two layers is often seen in sections stained with any stain a sharp, deeply staining line. JUEL finds that the inner surface of the cuticula of *Apobolema excisum* stains very deeply with haematoxylin (he fails to specify what one) and calls the layer thus indicated the "intermediate layer" (intermediäre Schicht). I find such a layer in certain parts only of the worms I examined: it is faintly present in the hinder part of the trunk and very distinct in the appendix (Pl. 26, Fig. 6). I am of the opinion that it only appears where there is a considerable development of muscles, and is caused by the strain of muscles on the inner surface of the cuticula. The presence of the powerful retractor muscles of the appendix, which are situated in the hinder part of the body, would account for the formation of the "intermediate layer" in this place.

Both layers of the cuticula usually appear perfectly homogeneous in my preparations and contain no vesicles, concretions, nucleus-like, or other structures. I have, however, usually found the outer surface of worms which were still within their hosts, covered with irregular vesicular or granular structures which roughened the surface of the

cuticula and gave it the appearance of being subject to disintegrating influences of some sort. I have rarely found these structures in worms which were taken in the sea-water. Similar structures have also been observed in the adult appendiculate Distome by JUEL (1890, p. 10) and by other authors in other worms. I have also seen the cuticula in certain individuals thickly beset with fine radial lines extending through it (Pl. 26, Fig. 6 *s. mem.*), which have also been seen, among others, by LEUCKART (1886 b, p. 186) and STILES (1894, p. 232) in *Fasciola hepatica* and *F. magna* respectively, and called palisade-like structures. These structures may appear in certain portions only of the cuticula of a worm; I have noticed, in fact, that worms which were contorted or bent when killed may show them in those portions of the cuticula which were compressed by the contortion, while the remainder of it will be quite free from them, and I think that one explanation of them may be that they are the result of the compression of the soft cuticular substance. JUEL (1890, p. 10) found in the cuticula of the adult worm in the inner portion of the inner layer a layer of minute vesicles: in the cuticula of the appendix, also, besides these, he found other, larger, and more irregularly placed vesicles.

Similar vesicles and also concretionary structures of various kinds have frequently been found in the integument of Trematodes by various authors, of whom I will mention ZIEGLER (1883), BRAUN (1892, p. 590), and MONTICELLI (1892 and 1893), and have often been interpreted by them to be the remains of degenerating nuclei. They conclude from their presence that the Trematode-integument is a metamorphosed epithelium. JUEL remarks that the larger vesicles he observed in the cuticula of the appendix may be nuclear remains although he is evidently not inclined to regard them as such: the layer of smaller vesicles he declares cannot be nuclei.

It seems to me that the presence or absence of such integumentary vesicles and concretions need not cause surprise, and that the whole matter has been very satisfactorily explained by LOOSS (1894, p. 116—119). They are, according to that author, pathological structures which may make their appearance in the moribund or compressed animal. In such an animal the soft and semi-fluid inner cuticular layer may easily become vesicular by the passage of fluids and perhaps gases into it from the parenchyma. The outer cuticular layer, being harder and tougher, rarely assumes such a character; it may, however, together with the inner layer, show large numbers of fine radial lines, like the palisade-like structure above described, which

have been wrongly interpreted by some authors to be pore-canals. In fresh and uninjured animals, according to LOOSS, these structures never appear. BLOCHMANN (1895), too, has shown that solid bodies which have often been taken for nuclei in the cuticula of Trematodes are often the end-organs of sensory nerve-cells.

The integument of the appendix of the worm under discussion differs in certain important respects from that of the trunk. In considerably more than half of the individuals examined, it is a typical Trematode-cuticula; it is a continuation of the cuticula of the trunk and not different from it in structure or thickness. Fig. 7, Pl. 26, represents such a case. This shows the retracted appendix with its extremity thrust partly back, as if it were just being evaginated when the animal was killed: the point where its cuticula joins that of the trunk is not marked in any way. In a large number of individuals, however, the appendix is covered with a columnar epithelium, on the outer surface of which is a fine cuticula. The height of the cells of this epithelium is considerably greater in the invaginated (Pl. 26, Fig. 5) than in the extended appendix (Pl. 25, Fig. 3): in both cases the outer ends of the cells are convex in outline, so that the whole cellular layer does not present a smooth and even outer surface. The nuclei are large, and in the extended appendix are round; in the retracted appendix, however, they are elongated; this latter fact, as well as the greater height of the cells themselves in the retracted appendix being due, no doubt, to the compressed condition of the epithelium in this position. The height of these cells in the extended appendix is 0.01 mm, in the invaginated appendix it is 0.013 mm.

Beneath the epithelium is a thick membrane which is a continuation of the cuticula of the trunk and not different from it in any important respect (Pl. 25, Figs. 3 and 4 *s. mem*). Like the cuticula it is composed of two layers which react towards staining reagents in the same manner as the two layers of that membrane: its thickness in the invaginated appendix is also the same as that of the cuticula; in the extended appendix it is somewhat less. I have noticed that vesicular structures occasionally occur in this subepithelial membrane. In one animal the entire outer surface of the membrane, that which abuts the epithelium, appears studded with minute but extremely regular, cup-shaped vesicles of which about six would appear in a section beneath the base of a single cell. In another animal the peculiar palisade-like structure already mentioned appeared in this membrane (Pl. 26, Fig. 6). The cup-like vesicles are exactly similar to those



which JUEL (1890) describes in the inner surface of the cuticula of both trunk and appendix of the adult appendiculate Distome. The fact that these vesicles appear in the inner surface of the entire cuticula of the worm in JUEL's preparations, and only in the outer surface of the subepithelial membrane of the appendix of mine, indicates that they have no morphological significance, but are pathological structures, being exudations from the parenchyma in his specimens and exudations from the epithelium in mine.

The "intermediate layer" of JUEL is also strongly developed in the subepithelial membrane (Pl. 26, Fig. 6) being the probable result, as explained above, of the strain of the retractor muscles, whose insertions are in its inner surface.

At the base of the extended appendix and at the point where the epithelium begins, the outer layer of the cuticula of the trunk thickens and forms a distinct ridge, which is raised to the level of the surface of the epithelium. A deep circular groove is formed in this way around the worm between the ridge and the anterior edge of the epithelium (Pl. 25, Figs. 3 and 4).

I was so fortunate as to obtain one worm which was killed while the integumentary epithelium of the appendix, above described, was just being cast. The worm was still within the Copepod, with its appendix retracted; the epithelium was entirely stripped off and lay in a disintegrated mass in the appendicular vesicle (Pl. 26, Fig. 6 *ap. e*). The subepithelial membrane shows a roughened surface where the epithelium has been torn from it.

The worm above mentioned had a length of 0.5 mm: it was thus of large size. All of the worms from whose appendices the epithelium had disappeared were likewise of large size, and all of them were taken free-swimming. In all of the smaller worms the epithelium was still present and in some of those of larger size: the largest I observed in which this was true is the one figured in Fig. 3, whose length, inclusive of the appendix which measured 0.13 mm, was 0.52 mm.

It is evident from the above described observations that the appendix of the youthful worm under discussion is, for a considerable time, covered with a columnar epithelium, on the outer surface of which is a cuticula. It is also extremely probable that this epithelium is present on the appendix of the youngest worms when they emerge from the cercarian stage of development in the body-cavity of their first host, the Copepod: in other words, that the epithelium is a cercarian structure which is retained for a while by the adult worm. The appen-

dix is invariably invaginated in these youngest worms and forms a vesicle with epithelial walls at the hinder end of the animal's body. It is also extremely probable that shortly after the animal leaves the Copepod, and sometimes before (Pl. 26, Fig. 6), it sheds this epithelium. The appendix begins to be evaginated after the first host has been abandoned, and it is probable that if the epithelium is still present when this happens, it quickly disappears as a result of the operation. When the worm is swallowed by its final host the appendix is destitute of its epithelium and is covered by the cuticula alone. The worm has never been observed in the final host, so far as I know, with an epithelium covering the appendix.

That no previous observer has seen and described this epithelium is rather remarkable as the youthful appendiculate Distome has come under the notice of a number of observers. Its occurrence has been noted by WILL (1844) in *Beroë*, BUSCH (1851) in *Sagitta*, WILLEMOES-SUHM (1871) in Copepods, in worm-larvae, and also free-swimming, and by GIESBRECHT (1882) in Copepods. Yet none of these authors have given a detailed description of the young worm, nor has MONTICELLI (1891), who examined GIESBRECHT's material, as already mentioned. MONTICELLI, however, very accurately represents in his fig. 12 a young *Apoblema appendiculatum*, showing the extended appendix which is covered with a membrane distinctly different from the cuticula of the trunk. I have little doubt that this membrane was an epithelium which, however, the author failed to recognise as such; a failure which was undoubtedly due to the poor preservation of the material, it having been taken some fourteen years previously in the North Sea by another person.

It is also evident that the membrane at the back of this epithelium, which is a continuation of the cuticula of the trunk of the worm, becomes, when the epithelium has been cast, the external protecting membrane of the appendix; it becomes its cuticula.

We have, thus, a case where a membrane which bears an undoubted resemblance to a basement-membrane becomes the integumentary covering or cuticula of the hinder portion of a Trematode.

Various investigators have made similar observations on young Trematodes (see KERBERT, 1881; BIEHRINGER, 1884; SCHWARZE, 1886, p. 50; HECKERT, 1889; LOOSS, 1894). An epithelium, upon the outer surface of which was a delicate cuticula, has been seen covering either the entire outer surface of the young worm, or a portion of it: beneath this, too, has always been seen the thick membrane which was destined

to form the cuticula when the epithelium was finally sloughed off. As in the case in hand, the epithelium has been interpreted to be the cercarian epithelial covering which has, for some reason, been retained beyond the cercarian period. HECKERT (1889) and LOOSS (see BRAUN, 1893, p. 818 note, 819) have observed two distinct layers of epithelial cells in the external covering of the *Cercaria* (in some cases also of the *Redia*) which were shed one after the other, usually during the cercarian period, but in some cases not until after the end of this period when the young worm had arrived in its final host. LOOSS (l. c. p. 63) records that "Bei der *Cercaria macrocera*, ehe sie ihre völlige Reife erreicht hat, sieht man die Körperbedeckung sehr deutlich aus einer zelligen Membran bestehen, welche sich auf die des Schwanzes fortsetzt. Ebenso deutlich erkennt man aber unter dieser Haut bereits die spätere Cuticula." KERBERT (l. c.) observed external epithelial cells in the adult *Distomum westermanni*. MINOT (1877, p. 456) reports the following observation on certain Cestodes: "Ich habe aber an *Taenia*, *Bothriocephalus* und *Caryophyllaeus* eine Schicht, in welcher ich einige Male deutliche Cylinderzellen gefunden habe, ausserhalb der sogenannten Cuticula, entdeckt. Die Zellschicht war die wahre Epidermis, auf ihr liegt eine äusserst dünne Cuticula, und die angebliche faserige Cuticula auct. ist die Basilmembran."

That the observations above recorded on the youthful *Apobolema appendiculatum* have an important bearing on the much mooted question of the origin and morphological significance of the cuticula of Trematodes and Cestodes is obvious, and they would seem to support the position of the earlier investigators SCHNEIDER (1873), MINOT (1877, 1878) and KERBERT (1881). These authors hold that the integumentary membrane of Trematodes and Cestodes is not a cuticula, in proprio sensu, in that it is not a membrane which is secreted by an epithelium, but is a basement-membrane, which is exposed and becomes the outer body-covering when the integumentary epithelium, characteristic of the earlier developmental stages of these worms, is cast off.

I would not range myself on the side of these authors, however, and call the "cuticula" of Trematodes a typical basement-membrane, not even the cuticula of the appendix of the worm under discussion, in which an epithelium appears on the outside of it. A basement-membrane is a structure the genesis of which is not known. We do not know in most cases whether it is to be reckoned an epithelial structure, the product of the epithelium it supports, a connective tissue

structure, the product of the connective tissue or muscles it bounds, or both. WOODWORTH (1891) believes the thick basement-membrane in the integument of *Phagocata gracilis*, a Turbellarian, to be an undoubted product of the hypodermis. In my own opinion the integumentary membrane or cuticula of adult Trematodes is not an ectodermal structure, but is the peripheral portion of the parenchyma, solidified into a thick membrane, which is exposed and becomes the body-covering of the worm when the cercarian epithelium is shed. It is impossible to deny, however, that in the early stages of the development of the membrane, while the larval epithelium is still present, it cannot be distinguished from a typical basement-membrane. LOOSS (1894, p. 134) has observed its development from the time of its first appearance in the young Cercaria. At the time when the vacuolated parenchyma begins to develop and to fill the protocoel the membrane makes its appearance "als eine feine, scharfe Linie zwischen Hautmuskelschlauch und der äussern, zelligen Haut. Die Linie wird breiter und breiter . . . . dass es also schwer ist, zu sehen, woher die Haut kommt." This description would seem to point to a clear homology to the basement-membrane of Turbellaria, and if the worm remained in the stage above described, and the cercarian epithelium were never shed, there can be no doubt that its subepithelial membrane would be called a basement-membrane as a matter of course. Nevertheless, when the cercarian epithelium has been shed, and the membrane in question has become the worm's integumentary covering, it has received modifications of such a peculiar and special nature that such a designation is no longer appropriate or correct. And even before the epithelium is shed, as is the case in the appendix of the worm we are discussing, the peculiar features of the membrane are already determined; it has all the structural features of a Trematode cuticula and cannot be called a homologue of the Turbellarian basement-membrane.

When we inquire what these modifications consist in, and what the peculiar features of this membrane are, which give it such a special character, we ascertain that they are precisely those which the peculiar needs of worms of such exclusively parasitic habits make necessary; namely, great thickness, a certain toughness of texture, and an unusual power of growth and regeneration. Some Trematodes, for instance, live in the stomachs of voracious, carnivorous animals whose stomach-juices are able to digest bone, teeth, and even the thick, chitinous shells of Insects and Crustaceans: it is evident that in such

an environment a worm, whose integument consists of the hypodermis and cuticula of most Invertebrates, could not exist. And so it has happened that in the process of the development of the race of Trematodes the usual integument of Invertebrates has been abandoned, and the peripheral portion of the parenchyma has consolidated to form a thick, cuticula-like, but often fibrous or granular membrane on the external surface of the animal. It does not seem probable to me, however, that even its great thickness would alone be sufficient to protect the integumentary membrane of these worms from the dangers of their environment. The integumentary glands, which are universal among Trematodes, have, in my opinion, as their principal function the secretion of a substance which shall neutralize the action of the corroding fluids in which the animals are often habitually submerged.

The cuticula of Trematodes must have the power of rapid growth. The worm increases in size many fold from the time it arrives in its final host until it attains full size, during which time its cuticula increases in thickness proportionately. I think, too, that notwithstanding the probable protective effect of the secretions of the integumentary glands, there must usually be constant wear and destruction of tissue on the outer surface of the cuticula. The granular or vesicular appearance (see within, p. 356) which often marks this surface in the worm under discussion, and which has been noticed in other Trematodes, I take to be a symptom of progressive disintegration. If this be a correct diagnosis then constant and rapid growth and regeneration of tissue must take place on the inner surface of the cuticula, in order to make good the losses being constantly sustained.

When we ask what is the nature of this process of growth, and the source of the new matter which is added, we get very conflicting answers from different observers. BRANDES (1892) sees in the sub-muscular cells of the parenchyma single-celled integumentary glands: they are connected with the inner surface of the cuticula by long ducts which pass through the superficial muscle-layers, and secrete the new matter by the addition of which it grows. An insuperable difficulty of this theory, it seems to me, is the fact that in appendiculate Distomes, as is shown in the present discussion (see pag. 370), submuscular cells are present in the trunk of the worm but not in the appendix (Pl. 25, Fig. 3 s. c), and yet the appendix possesses a cuticula of the same structure and thickness as the trunk. LOOSS (1894) also objects to it for the reason that a thick and rapidly growing structure like the cuticula could hardly be produced by the relatively small number

of submuscular cells usually present. On his own part, while he agrees with BRANDES in holding that the cuticula arises as a secretion, LOOSS (1893, p. 3 and 33) maintains that it is secreted by the entire body of the parenchyma. He says "Ich fasse die Trematodenhaut als ein Absonderungsproduct auf. Die Bildung der Haut geht in der Hauptsache vom Körperparenchym aus. Man kann sich jedenfalls vorstellen, dass bei der Umwandlung der indifferenten in die blasig aufgetriebenen Parenchymzellen ein Stoff gebildet wird, der, äusserlich unsichtbar an der Oberfläche angelangt, in die zähflüssige Cuticularsubstanz sich verdickt." NICKERSON (1894) agrees fully with LOOSS and adds several important observations which tend to confirm his theory. BLOCHMANN (1896), the latest writer on this subject, finds beneath the cuticula an epithelium which secretes it. This epithelium, however, although morphologically the hypodermis, does not constitute a continuous cell-layer in close juxtaposition with the cuticula, but has suffered a change of position. The superficial muscle-layers have interposed themselves between it and its cuticula, and its constituent cells have at the same time become separated from one another, with the result that the cells have come to lie back in the parenchyma, isolated as regards one another, and joined with the cuticula by long ducts.

It is quite evident that BLOCHMANN, as BRANDES, is giving a new interpretation of the submuscular cells, and it is of great interest and importance that he has demonstrated the presence of ducts connecting these cells with the cuticula with such clearness, and thus confirmed BRANDES and proved the undoubted relation existing between these two structures. It seems to me, however, that his theory is open to the same objections which are made above to that of BRANDES: if the submuscular cells are a hypodermis what secretes the appendicular cuticula which has none beneath it? Another objection which occurs to me is the following: the epithelial, integumentary covering of the *Cercaria* is almost invariably shed in Trematodes; if the adult worm possesses a hypodermis, as BLOCHMANN claims, it must be of other than ectodermal origin.

In my own opinion the explanation suggested by LOOSS and quoted above, but before him by LEUCKART (1886 a, p. 387) comes very near the truth. The cuticula of Trematodes constitutes the peripheral portion of the body-parenchyma of the worm, and is constantly being reinforced by additions over its entire inner surface. I do not, however, find Looss' ingenious hypothesis of the exact manner in which it is formed from the parenchyma, necessary. He supposes a cambium-

like layer composed of indifferent, parenchymatous cells to be present just beneath the superficial muscle layers, which develops into the highly vacuolated parenchyma towards the inside, and, towards the outside, secretes cuticular substance. It is in the submuscular cells that he sees this cambium-like layer, in other words in the layer which forms the single-celled, cuticular glands of BRANDES and the modified hypodermis of BLOCHMANN. He differs from these authors, however, in that he does not believe in the existence of definite ducts connecting the submuscular cells with the cuticula, but holds that the material they secrete passes through the superficial muscle-layers and thus reaches it. But, notwithstanding this difference, the interpretations of these three authors of the physiological significance of the submuscular cells are identical.

The proofs which LOOSS (1894, p. 122) adduces to show that material does actually pass from the entire subcuticular region into the cuticula, and those which NICKERSON (1894, p. 454) also adduces in support of the same fact, seem to me conclusive, but they do not prove that the matter in question comes from the submuscular cells. Both of these authors show that pigment granules and other minute structures, which are often present in the subcuticular region, may be detected at times imbedded in the inner surface of the cuticula, and even within the body of that membrane, as if they were being moved progressively outward. To me these observations simply prove that the entire peripheral portion of the parenchyma is producing cuticular substance.

I can add an observation which seems equally conclusive of the same fact. One of my students, Mr. J. W. TAYLOR, has recently made a series of sections of the large *Fasciola magna* which are stained with the BIONDI-HEIDENHAIN three-color stain. The cuticula of this worm is very thin over certain portions of its body; large spines are present at these places, the bases of which, accompanied by the innermost layer of the cuticula, project far back among the superficial muscles. There would thus be an inconsiderable formation of cuticular substance in these places except just beneath the spines, where it would be very active. We often find, consequently, beneath the base of a spine radially diverging lines extending from it into the surrounding tissues which I hold to indicate that matter is streaming into the base of the spine from the entire body of the parenchyma in the vicinity. My own interpretation of the submuscular cells will be given when I speak of the parenchyma (p. 369).

Much simpler than LOOSS' cambium-theory, and yet to me perfectly sufficient, is the explanation suggested by LEUCKART and above referred to. He points to the fact that connective-tissue structures in the lower animals may often readily assume a cuticular character. Indeed, throughout the animal kingdom such structures commonly form protecting membranes about different organs. It is, consequently, no strange thing that the parenchyma of Trematodes and Cestodes has, in the course of the evolution of these worms, acquired the property of forming a thick cuticula-like membrane on its outer surface to protect them from the peculiar dangers of an environment in which existence, with no external covering save the usual Invertebrate-integument, would be impossible.

I have still to mention one other theory of the origin and morphological significance of the cuticula which has had great vogue lately: I refer to the theory of ZIEGLER (1883), BIEHRINGER (1884), BRAUN (1892, p. 590) and MONTICELLI (1892, 1893) that the cuticula is a metamorphosed epithelium, the cellular structure of which has disappeared. These authors base their theory largely on the occurrence of minute structures in the cuticula which they interpret to be the remains of disintegrating nuclei. I have already (p. 357) referred to these nucleus-like structures and repeated Looss' explanation of them: his proof of their pathological character amounts to a demonstration, and I need only refer to his works in this connection (see Looss, 1894, p. 116—119, 134).

### Musculature.

The musculature of the youthful *Apoblema appendiculatum*, as observed by me, shows certain interesting variations from its usual character in Trematodes, and also from that in adult specimens of the genus as described by JUEL (1890). In the forward and hinder portions of the body the superficial muscle-layers are of extreme delicacy and often difficult to demonstrate. In the middle portions of the body, however, these muscles present the usual appearance. Immediately beneath the cuticula and not separated from it by an ectoparenchymatous layer are the circular muscle fibres (Pl. 26, Fig. 9); they are non-nucleated and have a thickness of 0.0013 mm, and, as is often the case in small Trematodes, the separate fibres cannot be distinguished from one another. Beneath them are the longitudinal muscles; they constitute a single row of fibres which are separated from one another by spaces; they are non-nucleated, and each fibre



in cross-section shows a colorless core surrounded by a deeply staining peripheral portion; the average diameter of each fibre is 0.0026 mm. A layer of oblique fibres is present beneath the longitudinal muscles; as in the case of the circular muscles, the separate fibres cannot be distinguished from one another; the diameter of the layer is 0.002 mm. Oblique muscle-fibres do not appear in the forward and hinder portions of the body. Parenchymatous muscle-fibres are very poorly developed in the forward and middle portions of the worm; they are represented only by a few strands which pass from the inner surface of the acetabulum to the dorsal body-wall, and a few weaker strands which act as retractor muscles of the oral sucker. In the hinder part of the body, however, parenchymatous muscle-fibres are very prominent and important muscles and form the retractors of the appendix. JUEL (1890) is of the opinion that these appendicular retractors are modified longitudinal muscle-fibres, and his judgment in the matter is entitled to greater weight than mine as he examined adult worms, where the conditions would probably be plainer, and, also, worms of several different species. I think it will be acknowledged, however, that in the young worm here under discussion, where primitive conditions would naturally be found, these muscles have every appearance of belonging to the parenchymatous muscle-system (compare Fig. 5, 6 and 7, Pl. 26). This is supported also by the fact that longitudinal fibres are present in the hinder part of the body, although very much smaller, yet in the same order and arrangement as in the other portions of it.

These retractor muscles are strikingly large, elongated, club- or spindle-shaped fibres often with anastomosing ends (Pl. 26, Figs. 5, 6 and 7). They are richly nucleated, the smaller fibres containing one nucleus, the larger ones, two, three or more; these nuclei are invariably in the center of the cells. The insertions of these muscles are in the cuticula of the appendix, their origins are either in the cuticula of the trunk or in the parenchyma near the submuscular cells. Those fibres which are located near the extremity of the trunk and pass thence to the base of the appendix usually arise in the cuticula of the trunk. The great majority of fibres, however, including all those whose insertions are farther towards the apex of the appendix, arise, not in the cuticula, but in the parenchyma near it; these fibres are usually club shaped, the thick, blunt ends being near the submuscular cells, the attenuated ends terminating in the appendicular cuticula (Pl. 26, Figs. 5

6 and 7). I expected, at first, to find fine fibres running from these blunt ends through the submuscular and muscular layers to the cuticula, and that the real origin of the retractor muscles would be here, but I have looked for any such fibres in vain. The retractor muscles arise apparently in the parenchyma.

The actual shape of these fibres depends, however, entirely on the position of the appendix, whether it is extended or not, and, also, in some degree, on the age of the worm. In the youngest worms, those which were taken in the Copepod and in which the retractor muscles can never have been functional, as the appendix has not yet begun to extend itself, they are thick structures throughout a greater part of their extent (Pl. 26, Fig. 5). In the older worms, which have begun to extend the appendix, the retractor muscles are much slighter. In Fig. 6, although the animal represented is still in the Copepod, it is one of the larger worms and will probably soon leave its host; it has just cast its epithelium and the retractor muscles have plainly aided in the operation. In Fig. 7 these muscles are also more attenuated and lack the massive appearance of those in Fig. 5.

Where the appendix is extended the retractor muscles are much changed. They are naturally a great deal stretched and have become slender, attenuated structures throughout their entire extent. Their inner ends remain knob-like, however, and blunt, and it will be seen (Pl. 25, Fig. 3), have not been stationary but were carried along with the appendix when it evaginated, and are now contained quite within it, extending but little into the trunk of the worm.

The retractor muscles all appear as distinct and separate, although sometimes anastomosing, fibres, and are never grouped in bundles. The average diameter of the larger of them is 0.007 mm; that of the nucleus is 0.0025 mm; the length of the longest fibres in the extended appendix is 0.05 mm.

A comparison of the results of my study of these retractor muscles in the young worm with those of JUEL (1890, p. 19) of the same muscles in the adult is interesting. According to his observations the retractor muscles in the adult *Apoblemu* have a structure similar to that of the longitudinal fibres, described above: each fibre is a narrow, non-nucleated strand, the cross-section of which shows a colorless center surrounded by a deeply staining periphery.

These muscles, then, in the youthful animals under discussion must still be in the process of development. PORRIER (1885, p. 492

and 493) has found that young and developing muscles in Trematodes are spindle-shaped with nuclei in their centers and with attenuated ends; he has also showed that as the muscle grows, its walls thicken, its nuclei disappear, it becomes slender and compact, and the center or core may finally appear transparent under ordinary stains. We have seen in the younger worms we have investigated that the retractor muscles are massive and little attenuated while in the older worms they are rapidly becoming slenderer. A continuance of this process would result in the development of the form and condition found by JUEL in the adult animal.

The wall of the appendix contains superficial muscle-fibres. They are so delicate, however, in the young worm, and the worm itself is so minute, that their arrangement could not be satisfactorily determined. In the adult worm JUEL finds two distinct layers of muscles, an outer longitudinal and an inner circular layer, the reverse order, thus, of their arrangement in the trunk.

The muscles of the sucker and the pharynx appear with a very simple arrangement. I could detect three layers or systems of them: the thickly set radial fibres which constitute the main mass of the organ; the outer superficial layer of delicate, parallel fibres which skirt the outer wall of the organ between the bases of the radial fibres and which appear in a section as minute dots; the corresponding inner superficial layer of fibres which skirt the inner wall of the organ (Pl. 26, Fig. 10 and P. 27, Fig. 13).

### Parenchyma.

The parenchyma of this worm presents the conditions usual in digenetic Trematodes; it is a highly vacuolated tissue with nuclei lodged near the cell-walls. The cells are very irregular in outline and are usually not elongated in any one axis; those, however, which surround the retractor appendicular muscles show a decided tendency to become elongated in the direction of the strain of these muscles (Pl. 26, Fig. 6). The diameter of the largest vacuoles is 0.006 mm; that of the cell-nuclei is 0.0015 mm. These latter are small bodies, relatively numerous, which can easily be distinguished from the nuclei of the retractor muscles and of the submuscular cells. The subcuticular layer of the parenchyma (intermusculäre Aussen-schicht of BRAUN or ecto-parenchyma of BRANDES), which is often present in muscular Trematodes, is absent in the trunk of this worm;

but it may appear in the appendix as a very delicate, closely woven, reticular layer in which cell-boundaries or nuclei do not appear.

An interesting feature of the parenchyma is the extensive development of submuscular or subcuticular cells. These cells are present in the entire trunk of the worm, just beneath the superficial muscles, being especially abundant near its hinder end: they are absent in the appendix. They constitute a layer of more or less scattered cells, usually oval in outline, and of various sizes, averaging 0.005 mm in length; their nuclei are distinct and average 0.002 mm in diameter. At the hinder end of the trunk these cells are sometimes so numerous that they are closely pressed against one another so as to form two or three layers (Pl. 25, Fig. 3 and Pl. 26, Fig. 5). The submuscular cells have a granular appearance and stain deeply with haematoxylin.

I have detected no ducts connecting the submuscular cells with the cuticula, but in so small a worm these might easily exist but be impossible to see. BRANDES (1892, p. 568) found such ducts very distinctly present in an adult appendiculate Distome from the intestine of *Alosa finta* and represents them in his fig. 6. In the portion of the worm between the two suckers, the submuscular cells may present a somewhat different appearance from those in the middle portions of the body. They form here more or less irregular groups of pear-shaped cells, the larger ends of which are directed posteriad: the forward, attenuated ends are directed outward towards the cuticula; but I could trace none into the cuticula, and could detect no openings through it. These cells remind one strongly of the "Kopfdrüsen" so often present in Trematodes.

I have already said much concerning the submuscular cells in other parts of this paper and have discussed the theories of some of the authors who have mentioned them (p. 363). LEUCKART (1886 b, p. 188), LOOSS (1893, 1894, p. 131) and NICKERSON (1894, p. 452) hold them to be undifferentiated parenchymatous cells and BLOCHMANN (1896) considers them as forming the hypodermis of the worm. In the opinion of the majority of helminthologists, however, they have a glandular nature (see BRAUN, 1892, p. 595—600; also MONTICELLI, 1892, 1893) and the very positive proof brought by BRANDES (1892) and BLOCHMANN (l. c.) of ducts connecting them with the cuticula seems to settle the matter beyond a reasonable doubt in favor of this interpretation. And LOOSS, NICKERSON and BLOCHMANN, although they do not call them gland-cells, attribute to them glandular functions, in that, in their opinion, they secrete cuticular substance. All of

these authors probably believe in the existence of "Kopfdrüsen"; my preparations seem to show that these single-celled glands are simply modifications of the submuscular cells, resembling them in size, position, and staining qualities.

My own opinion concerning the function of the submuscular cells is that they are single-celled glands: but I do not believe that they form the matrix of the cuticula, either in the manner advocated by BRANDES as secretors of cuticular substance, by LOOSS and NICKERSON as the source whence formed material moves outward when they themselves develop into parenchymatous cells, or by BLOCHMANN as a hypodermis. Proof that these authors are mistaken is furnished by the worm under discussion. The cells in question are present in the entire trunk of the worm, but not in the appendix; yet the appendix is furnished with a cuticula of exactly the same nature as that of the trunk. I am satisfied, as already stated, that the cuticula grows by additions from the entire body of the parenchyma, evenly applied to its entire inner surface.

But the submuscular cells, including the "Kopfdrüsen", although they do not help to build up the cuticula, have a very important function, for, in my opinion, they furnish a substance the purpose of which is to render the cuticula immune from the disintegrating action of the body-fluids of the host. I have already, in the description of the cuticula (pag. 363), spoken of the probable effects of these fluids on that membrane, and mentioned the fact that its external surface often has a granular appearance, as if it were being attacked by some disintegrating agent. The cuticula is a relatively soft membrane, especially in its inner and middle portions, Looss calls it "ausserordentlich elastisch und zähflüssig" and it quickly macerates after death; it would probably be quickly destroyed, and with it the softer parts beneath, which it protects, if it were not protected by some special means from the juices which surround it. The submuscular gland-cells pour their secretion on the inner surface of the cuticula, their ducts, where these exist, not extending through it to its outer surface; and from its inner surface the secretion permeates every part of it. The "Kopfdrüsen", on the other hand, pour their secretion on its outer surface, as their ducts do extend through it to the outside.

What the reaction of these secretions would be must depend upon the nature of the fluid in which the worm is immersed. If it lives in the stomach of its host, for instance, the reaction is probably

alkaline, and the action of the digestive juices surrounding it would thus be neutralized. In other locations the reaction of the secretion would be adapted to the nature of the fluid surrounding the worm.

The prevailing opinion of the function of the "Kopfdrüsen" is that advocated by LEUCKART (1886 b, p. 32) who holds that their secretion acts as an irritant to the tissue of the host, and causes an increased blood-flow, which is of benefit to the parasite.

### Excretory System.

This system forms a prominent and very noticeable feature of appendiculate Distomes. The excretory pore is at the distal end or apex of the appendix. From this point the excretory vesicle extends forward, in the worm we are discussing, as a long, slender canal with an average width of 0.018 mm, dorsad of the reproductive organs and ventrad of the intestine, to the neighborhood of the acetabulum (Pl. 25, Figs. 2 and 3). Just back of this organ and in front of the testes, it divides into two branches, each of which slightly exceeds it in width; these pass to the right and the left of the body and then to its extreme forward end, where they turn abruptly towards the median line; dorsad of the pharynx they meet, forming, thus, a loop. I speak of these two branches as if they were a part of the vesicle proper. It would be more in harmony with the custom of authors, perhaps, to limit the application of this term to the impaired portion of the system, and to call the branches and their anterior uniting ends, the "collecting tubules". The entire structure, however, including both unpaired and paired portions, forms a single organ and no part of it differs from any other part in structure or function; I apply the same name, therefore, to the whole.

The terminal end of the excretory vesicle in Distomes is often constricted to form a short vestibule, and in a number of cases a sphincter muscle has been observed controlling the opening of the excretory pore. An extremely delicate sphincter muscle is present in this worm and also a short vestibule. This sphincter muscle, however, is not to be confounded with that which controls the opening of the appendicular vesicle (within pag. 355). The walls of the excretory vesicle are very contractile, and the unpaired portion may assume a variety of positions as the animal extends or contracts its body, or thrusts its appendix in and out. The walls are apparently lined with a structureless intima; I could detect no cells or nuclei or the remains of them in it. Delicate muscle fibres encircle the outer surface of the

walls, in which I could detect no definite arrangement into circular and longitudinal fibres: these fibres are much more numerous in the walls of the hinder and median portions of the canal than towards its forward end. The excretory vesicle contains a large number of highly refractive, concretionary, disk-like bodies, of round or oval shape, averaging 0.0037 mm in diameter. These bodies are always more plentiful in the loop of the vesicle than in its unpaired portion. They are in constant motion during the life of the animal; a colorless fluid seems to hold them in suspension, which, with them, is swept back and forth by the contraction of the walls of the vesicle and the movements of the animal's body. Occasionally a few of the bodies may be seen to pass out of the excretory pore into the appendicular vesicle or into the water.

The structures above described form the most apparent portion of the excretory system, and have been seen and described by all authors under whose observation appendiculate Distomes have come. They do not, however, constitute the only parts of the system, nor its most important parts, physiologically. From each of the lateral branches of the loop an extremely delicate, longitudinal canal passes to the hinder end of the body, from which side-branches can be seen to pass into the surrounding tissues (Pl. 25, Fig. 2 *l. can*). It is from these side-branches that the end-tubules or capillaries undoubtedly proceed; I have been, however, unable to see these tubules or the flame-cells in which they end, either in the live worm or in preserved material.

The two longitudinal canals and their side branches could only be seen in the live, compressed worm, in which they appeared as tortuous and highly refractive lines. Even then they were only studied and their course determined with the greatest difficulty, and their actual union with the excretory vesicle was never positively seen. They contain no concretionary bodies. These longitudinal canals have not been described, so far as I can ascertain, by any previous author, although JUEL (*l. c.*) saw portions of them and of the side-branches.

### The Digestive System.

This system presents few unusual features. The oral sucker is a powerful organ, funnel-shaped in a state of relaxation, and with a depth of 0.05 mm: when it is contracted the forward portion is triangular in shape, not unlike the mouth of an *Ascarid* (Pl. 26, Fig. 10). At the bottom of the sucker the mouth opens into the muscular

pharynx. This organ has a length of 0.03 mm and leads into the oesophagus, which, on its part, has a length of 0.03 mm, divided into a constricted, narrow, anterior portion with a length of 0.009 mm, and a wide posterior portion, with a width of 0.021 mm. The bifurcated portion of the intestine passes posteriad to the region of the appendix: its diameter near its forward end is 0.018 mm and towards its hinder end it is somewhat greater.

The histology of the system is in no way unusual: it is of interest, however, that the epithelial lining of the intestine does not appear at the point of its bifurcation, as is common, but at the level of the acetabulum, some distance back of this point.

I have already mentioned the fact that I have never seen one of these worms attached by either sucker to its host. Animals killed in their hosts have often the oral sucker, pharynx, and forward portion of the intestine filled with a clear, homogeneous fluid, which, stained with eosin, becomes a deep red; and all the animals which were sectioned, both those taken free-swimming and those enclosed within Copepods, have lesser portions of the same substance in the limbs of the intestine. I think it is the blood of the host which the worms have sucked in, without, however, attaching themselves by means of either sucker to the host's body, and which constitutes their food.

### Nervous System.

This system is well developed in the worm under discussion. The broad, supra-oesophageal commissure, with a width of 0.007 mm, extends across the narrow, anterior portion of the oesophagus, immediately back of the pharynx, and connects the supra-oesophageal ganglionic masses (Pl. 27, Fig. 11 s. G.). These are two distinct swellings just posteriad of the pharynx, each with a width of 0.012 mm. From them two broad nerves, each 0.01 mm wide, pass posteriad to the hinder part of the body; two narrower nerves, each 0.007 mm wide, also pass anteriad close to the surface of the pharynx and oral sucker to the extreme forward end of the body. These latter nerves gradually diminish in diameter and at their forward ends are reduced to a fraction of their original width: at the point of juncture of the pharynx and sucker, however, they swell to form a second pair of ganglia (Pl. 27, Fig. 11 P. G.) the diameter of each of which is 0.075 mm.

The histology of these nerves is simple. The central portion of



the ganglia and nerves is filled with fine fibrillae. Ganglion-cells are present in greatest number in the ganglia and the commissure, but are also present in the nerves; they have always a peripheral position.

I have not observed the finer nerves of the animal.

### The Sexual Organs.

The structure of these organs in the worm under discussion is identical in most respects with that of the adult *Apoblemma appendiculatum* as described and figured by WAGNER (1860), JUEL (1890), and MONTICELLI (1891).

The female organs. These organs were not fully mature. The ovary is an oval body with a diameter of 0.03 mm (Pl. 25, Figs. 2 and 3, *ov.*); the two vitelline glands are compact, oval, bodies, each with an average diameter of 0.037 mm (Pl. 25, Figs. 2 and 3, *vit. gl.*): these three glands form a closely approximated group lying near the middle point of the body and somewhat towards the ventral side. The ovary lies in front of the other two glands. The vitelline ducts and the oviduct are extremely short and lead to a common point or "Centralraum" between the glands from which they spring; from this point the uterus emerges. I could detect no receptaculum seminis or LAUREL'S canal; the latter organ has not been observed in any member of the genus *Apoblemma*; the absence of the receptaculum seminis, which JUEL (l. c.) describes in the adult *A. excisum* and *A. appendiculatum*, is probably due to the youth of the animal. The shell-gland is also absent, but is probably indicated by a few scattered cells which are occasionally to be seen in the neighborhood of the "Centralraum".

The uterus (which is not shown in the figures) is a narrow canal with a diameter of 0.0016 mm and extremely thin and delicate walls. It never contained eggs. It passes from the "Centralraum" with many twists and turns first to the hinder end of the body, it then changes its direction and passes forward with a somewhat straiter course to the region of the acetabulum; here it was lost and could not be traced farther, either in the live worm or in sections. I have, thus, not observed the anterior end of the uterus, and believe that in the worms I studied it had not yet developed. The observations of JUEL (l. c. p. 26) and others on the adult worm show that the anterior end of the uterus, in company with the ejaculatory duct, joins the inner end of the genital vestibule.

The male organs. In sharp contrast to the immature condition of the female genital organs, the male organs appear to be fully formed

and the production of spermatozoa to have begun. The testes are two in number; they are oval bodies, considerably larger than the ovary, and lie side by side between that organ and the acetabulum, towards the ventral side of the body (Pl. 25, Figs. 2 and 3, *T*). Delicate vasa efferentia lead from the testes forward towards the hinder end of the vesicula seminalis, in the immediate neighborhood of which they join each other, forming the vas deferens. This duct immediately expands into the vesicula seminalis, a large lenticular organ with a diameter of 0.035 mm and a length of 0.06 mm which lies dorsad of the acetabulum very nearly in the center of the body (Pl. 25, Figs. 2 and 3, *v. sem.*). It was filled with spermatozoa in all the animals in which it came under observation. From its forward end the ejaculatory duct leads forward to the genital vestibule. The ejaculatory duct may be divided into two portions, the pars prostatica or glandular portion (Pl. 25, Fig. 2, *p. p.*) and the narrow neck by which it communicates with the genital vestibule (Pl. 25, Fig. 2, *n.*). The first named division is a long tube which passes forward dorsad of the acetabulum, the last named is very short and serves to connect the pars prostatica with the genital vestibule (Pl. 25, Fig. 2, *n.*); and this organ, which is also a long tube of about the same length as the pars prostatica, passes forward to the genital opening (Pl. 25, Fig. 2, *gen. vest.*). The genital opening is situated on the ventral side of the animal, beneath and just back of the outer rim of the oral sucker. (Pl. 27, Fig. 12, *gen. op.*)

The finer structure of these organs presents but few peculiarities. The cells composing the testes were in active proliferation, many karyokinetic figures being seen in them. The vesicula seminalis is a muscular sac whose walls are composed of parallel fibres which pass spirally around it. The pars prostatica has likewise muscular walls, longitudinal fibres being outermost and inside of these are circular fibres. The lumen of the tube is bounded by an intima raised into papillae which project into it (Pl. 27, Fig. 13 *p. p.*), a peculiarity of structure which is present in the adult *Apoblemma appendiculatum* but is not found in most members of the genus. Surrounding the tube are large pear-shaped gland-cells; they are contained in no limiting membrane but project free into the parenchyma.

According to Looss (1896) it is the secretion of these gland-cells which causes the formation of the papillae. The above described portion of the ejaculatory duct is called by JUEL (*l. c.*) and MONTICELLI (1891, p. 10), the cirrus or penis, but as BRAUN (1892, p. 707)

points out it is, strictly speaking, the pars prostatica alone. JUEL thinks that the papillae may be of use in the act of copulation, but in the young animal I am certain this is not the case. The penis consists here of a portion of the genital vestibule, as the forward portion of that organ can be protruded (Pl. 25, Fig. 2, *p*), while the pars prostatica cannot be protruded.

The genital vestibule (*vestibulum genitale commune*) is the name given to the terminal portion of the genital tract of appendiculate Distomes by JUEL (l. c.) who took the term from LEVINSSEN (1881). It is a long, thick walled, canal which, according to the observations of JUEL, MONTICELLI (1891), and LOOSS (1896), connects the anterior ends of both the ejaculatory duct and the uterus with the genital opening: it furnishes, thus, an outlet for both male and female reproductive products. Its structure in the youthful worm under discussion differs somewhat from that of the adult *Apobolema appendiculatum* as described by JUEL. It is a long tube-like structure with a diameter of 0.015 mm up to within a short distance (0.012 mm) of the genital opening, where its diameter drops suddenly to 0.005 mm (Pl. 27, Fig. 12, *gen. vest*). Its lumen is extremely fine and is lined with a smooth, delicate, intima. This is surrounded by a layer of thick, circular muscles, surrounding which is a layer of longitudinal fibres; outside of these is a layer of parenchyma in which are present small, deeply staining nuclei; and this is bounded on the outside by a layer of circular and longitudinal muscle-fibres (Pl. 27, Figs. 12, 13, 14). At a distance of 0.012 mm from the genital opening the outer layers of muscle-fibres and the parenchymatous layer cease and the walls of the tube consist of simply the intima and the fibres immediately surrounding it from this point to its termination at the genital opening. (Pl. 27, Fig. 12.)

This terminal portion of the vestibule, it seems to me, has arisen as an invagination of the body-wall and is homologous to the genital cloaca or *sinus genitales* of other Trematodes: JUEL (1890, p. 28) is also of the same opinion. The remainder of the vestibule, with its complicated structure, probably represents the fused terminal portions of the ejaculatory duct and uterus. JUEL (l. c.) also expresses the same opinion; he thinks, however, that the fusion has taken place, not by the union of the two ducts, but by the dropping back of the end of the ejaculatory duct from the genital cloaca, where we might expect to find it, to the position represented by the forward end of the pars

prostatica. The vestibule would, thus, represent the forward end of the uterus.

I differ from JUEL as to the manner in which the fusion has probably taken place. The vestibule has in the the young worms the exact structure of the typical Trematode cirrus and cirrus-sac. I am of the opinion, therefore, that it is the end of the uterus which has dropped back along the ejaculatory duct to a position represented by the posterior end of the vestibule, and that this organ represents the forward end of the ejaculatory duct, i. e. the cirrus and cirrus-sac. I have proof, also, that in the young animal under discussion it may function as a cirrus or penis. In the live worm represented in Pl. 25, Fig. 2, which was under the pressure of the cover-glass, I saw the forward portion of the vestibule thrust out far beyond the surface of the body (Pl. 25, Fig. 2, *p*), and spermatozoa emitted from it into the surrounding water. It remained protruded for more than an hour and was finally slowly withdrawn within the body. LOOSS (1896) has also seen the forward end of the vestibule protruded after the manner of a penis, and is of the opinion that the outer layers of longitudinal and circular muscles of the vestibule with the parenchymatous layer beneath (Pl. 27, Fig. 14, *out. l. m.*, *out. c. m.*, and *par.*) constitute a true cirrus-sac. The tube running through this sac he holds to be the sinus genitalis or genital cloaca. The genital vestibule, thus, according to him, is made up of the prolonged genital cloaca surrounded by the muscular cirrus-sac.

The structure of the genital vestibule in the adult, as observed by JUEL, differs in certain respects from that of the young worm. In the adult the parenchymatous layer is relatively much thicker and the muscle-layers much less prominent. In fact JUEL does not describe inner longitudinal fibres and he describes the parenchymatous layer as being bounded on the outside by longitudinal connective-tissue fibres alone, making no mention of muscle-fibres. The structure of the vestibule as seen in the full-grown adult worm would thus appear to be considerably modified from its condition in the young worm.

### General Considerations.

On the life-history of appendiculate Distomes. These worms are simply constructed, digenetic Trematodes with a comparatively simple life-history. The adults are small worms, the largest being under 12 mm long, which have been found in the in-

testinal tract (usually the oesophagus or stomach) of the following marine fishes; *Clupea harengus*, *C. sprattus*, *C. pilchardus*, *C. nilotica*, *C. aurita*, *Alosa vulgaris*, *A. finta*, *Gasterosteus aculeatus*, *Gadus melanastomum*, *Rhombus laevis* and *Pleuronectes limandoides*, and also of others; of these fishes, however, by far the most usual hosts are the species of the closely allied genera, *Clupea* and *Alosa*. The food of these last named fishes consists of Copepods and other minute, pelagic animals; the first, or possibly the intermediate, hosts of the worms are, consequently, these animals. No cercaria or other metamorphic form of appendiculate Distomes has so far as I know, been taken, but the young adult with sexual organs more or less immature, has been found in Copepods, Annelid larvae, in *Sagitta* and *Beroë*, and also free-swimming.

The worms have but two hosts, in my opinion, the Copepod or other small, pelagic animal, and the fish. The eggs pass out of the fish into the sea-water and here the miracidium hatches: it, then, is either swallowed by the Copepod, which thus infects itself, or actively seeks its first host, entering its intestinal tract through the mouth or anus. From the intestine it must bore its way into the body-cavity: here, in my opinion, it passes its entire metamorphosis and finally reaches the stage described in this paper. It may finally here become so large that it causes the death of its host, in which case it breaks its way out and passes again into the sea-water. The final host becomes infected by swallowing the young free-swimming worm or an infected Copepod. While free-swimming, the worm does not attack or attach itself to any other animal and does not swim from place to place.

My grounds for believing that the entire metamorphosis of the worm is passed within the body-cavity of the Copepod are the following: the parasite must necessarily enter the Copepod either as a miracidium or a cercaria; I hardly think that the cercaria of a worm relatively so large (it may be a quarter or a third the size of its host) could enter the body-cavity of so small an animal as a Copepod without rupturing the wall of the intestine or the body-wall, and I have determined by means of sections that both the body-wall and the wall of the intestine of the infected Copepod are always intact; I conclude, therefore, that the Copepod must have been entered by the miracidium.

The only records of observations on free-swimming, appendiculate Distomes occurring in the literature, so far as I know, are in the

papers of WILLEMOES-SUHM (1871) and of GIESBRECHT (1882), and the conclusions of these authors are so different from mine that I will quote at length from the first named. He says: "Ein freilebendes, geschlechtsloses Distom ist, so viel ich weiss, nicht bekannt. Doch ist dasselbe in der Ostsee wie im Sunde von Mitte Juni an sehr häufig zu beobachten. Es ist, wie sich später ergibt, ein Distom aus der Gruppe der *Appendiculata*, welches zu einer Zeit, wo es den Cercarien-zustand absolvirt hat, aber den eingestülpten Schwanz noch nicht besitzt, wahrscheinlich aus einem Mollusk ausgewandert und eine Zeit lang ein freies Räuberleben führt. Es saugt sich nämlich mit dem Acetabulum fest an Würmerlarven und Copepoden an und frisst dieselben dann nach und nach ganz aus, dass es dann oft mit der einen Hälfte seines Körpers in einem Cyclops, mit dem andern draussen steht. Dann rollt es sich in ihm auf und treibt in seiner abgestorbenen Hülle umher, encystirt sich aber nicht in demselben, was Prof. MÖBIUS, der das Thier längst beobachtet hat, anzunehmen scheint. Es wächst nun rasch; der Schwanz, welcher die Gruppe erkennen lässt, zu der es gehört, stülpt sich ein; das Excretionsorgan ist auf das deutlichste zu erkennen und eine Anlage der Genitalien beginnt sich zu zeigen. Wahrscheinlich wandert es nun unmittelbar in die Fische, welche es mit den Cyclopen und Wurmlarven gewiss oft in Mengen verschlucken. Dort erreicht es dann seine volle Reife". This Distome is identical with the one found some years later by GIESBRECHT (1882) which MONTICELLI (1891, p. 13; see within p. 354) has identified as *Apo-blema appendiculatum*. It thus belongs to the same species as the worm which is the subject of this paper.

Reading WILLEMOES-SUHM's description critically it is unfortunately difficult to determine what he actually observed and what he concludes from analogy must exist. It seems he found certain immature, appendiculate Distomes, free-swimming in the sea-water: he found them, also, inside of certain Copepods and worms, and sometimes projecting from the bodies of the former, with one half of their bodies within the animal and the other half in the sea-water. He concludes from these observations that they attach themselves by the acetabulum to the bodies of these animals and eat or suck them until they are dead; that they then make their way into the dead bodies of their victims, when these are Copepods, and float about in them until they are finally swallowed by some fish. He does not regard the Copepods and worm-larvae as the first host of the parasite, but as its prey while it is leading a free, predatory life.

According to my own observations, which are very positive on these points, the worm does not lead a predatory life; it does not attack other animals while free-swimming. Those individuals which may be seen within the body-cavity of Copepods have not gained a forcible admittance by breaking their way through the body-wall of their victims. I have determined by means of sections that not only is the body-wall of such Copepods uninjured, but the wall of the entire intestinal tract as well. Those individuals which are found projecting from the bodies of Copepods have not taken hold of them with the acetabulum in order to suck them out and then get inside of them, but they are parasites which have passed through their metamorphosis inside the Copepod and are now in the act of breaking their way out into the sea-water.

What WILLEMOES-SUHM says of the genesis of the appendix is also incorrect. The youngest worms he observed did not, according to his statement, yet possess the "eingestülpten Schwanz" but in the older worms "der Schwanz stülpt sich ein". His observation is correct, in this case, but his deduction is wrong. The youngest worms do not possess a protruded appendix and the older worms do, but that organ has made its appearance in exactly the opposite way from that which he mentions. In the former, the Anlage of the appendix is already present as a sac at the hinder end of the body, which communicates with the outside through a terminal pore, and the appendix first makes its appearance in the older worms when this sac evaginates.

I conclude, therefore, that WILLEMOES-SUHM was mistaken in his observations and conclusions in this matter; first, in stating that the young, free-swimming Distome leads a predatory life; second, in stating that it enters the body of the Copepod, while in this stage, by breaking an opening through the body-wall of that animal; third, in comparing the condition of the worm in the Copepod to that of an encysted cercaria; fourth, in his account of the genesis of the appendix. These mistakes are very unfortunate as his observations on these matters are, with the exception of those of GIESBRECHT, the only ones on record, and his statements have been frequently quoted and have influenced the views of other authors (see JUEL, 1890, p. 8; MONTICELLI, 1891, p. 23; BRAUN, 1892, p. 853).

GIESBRECHT (1882, p. 163) also made observations at Kiel and found the same worm as WILLEMOES-SUHM. I have unfortunately, not had access to his paper, but according to BRAUN (1892, p. 853),

he corroborates WILLEMOES-SUHM in certain respects. He also reports that the parasite bores its way into the Copepod from outside entering it between two thoracic joints or between the abdomen and thorax. He has, undoubtedly, as WILLEMOES-SUHM, seen Copepods with the worms projecting out of their sides into the sea-water, and come to the same conclusion as that author that they were entering from without instead of that they were breaking their way out from within. It is indeed, difficult to understand how he could have made such a deduction as his material contained Copepods which were still infected, that is, which still contained their parasites, and these did not show broken body-walls or any other injuries which would necessarily result from the entrance into them of such large worms. As already stated GIESBRECHT sent some of his material to MONTICELLI for identification and that author represents in his fig. 6 one of these infected Copepods, the body-wall of which is entirely uninjured. I will add that the reason why WILLEMOES-SUHM and GIESBRECHT found so many Copepods, with these worms projecting from their sides has already been given in this paper (see within pag. 353): it is that the elastic, chitinous cuticula of the Copepod pinches and holds for a while the escaping worm, which, however, always finally frees itself and emerges into the sea-water. I may also repeat what has already appeared in the "Introduction" that I have, in a number of instances, observed the whole operation take place. I have seen a worm in the body-cavity of a Copepod, the body-wall of which was uninjured and whole; I have then seen the worm, after repeated efforts, thrust itself through the body-wall and project partly into the surrounding water, sometimes the anterior and sometimes posterior end being the one thrust out; I have then seen it after further struggles pass, free, into the sea-water.

On the morphological significance of the Appendix.

Whether or no the appendix of appendiculate Distomes is homologous to the cercarian tail is a question which has long concerned helminthologists. WAGNER (1860) and LEUCKART are of the opinion that the homology does not exist. MONTICELLI (1890, p. 23) has recently declared himself in favor of it. His conclusions are, however, based largely on the mistaken observations and deductions of WILLEMOES-SUHM, above quoted, and hence are not well founded. He refers to the statement of that author that the worm while free-swimming leads a predatory life, and makes its way into Copepods to float about



with them after the manner of an encysted worm until swallowed by some fish. In order to do this, he says, it must be able to swim rapidly like a cercaria, and its organ of locomotion is probably the appendix. And it seems, indeed, exceedingly probable that if the free-swimming worm were predatory, the appendix, with its powerful muscles, would be physiologically, at least, the equivalent of the cercarian tail. But I have to oppose to this deduction the positive observation that during a period of three or four weeks, when I studied live and free-swimming worms almost daily, I did not see a single one make a true swimming motion, either with the appendix or the body as a whole, or move from place to place, or attack another animal. I am certain that the appendix is not a locomotory organ.

MONTICELLI also argues from the standpoint of ontogeny, but again WILLEMOES-SUHM is his authority for the facts. The immature worm observed by that author, he says, already possessed an appendix, and it was a *Cercaria* or but little advanced beyond the cercarian stage; its appendix, too, was, structurally, the counterpart of the cercarian tail; there is, then, no reason for not believing that the appendix is the homologue of the cercarian tail.

I have, also, evidence taken from the ontogeny of the animal, but it is proof conclusive against this position. The appendix does not make its appearances as a prolongation of the body, as does the cercarian tail, but as a sac or vesicle within the hinder end of the body, which communicates with the outside by means of a terminal pore. In all the smaller worms I observed it was present in this form alone, and it does not evaginate and become an external body-division until the animal has left its first host and come into the sea-water. I do not believe that the appendix is homologous to the cercarian tail.

When we inquire: What is its morphological significance, I am unfortunately unable to give a definite answer, but can make certain representations of facts which may point to a solution of the matter. The appendicular vesicle of the smaller worms is lined with a high columnar epithelium; during the free life of the young worm (sometimes even before), when evagination of the vesicle has begun, this epithelium is shed and the subepithelial membrane then becomes the external protecting membrane. At the back of the epithelium and its subepithelial membrane are layers of muscle-fibres. The similarity of structure of this vesicle with the typical, Trematode excretory vesicle will be obvious at once; its function in these young worms is also the

same. There can be no doubt that the appendicular vesicle of young appendiculate Distomes has the position, structure, and function of an excretory vesicle (see Fig. 2), and I have no doubt that if one of these worms were to be described by some one who was unacquainted with the later and older forms, this vesicle would be called the excretory vesicle as a matter of course, and its only peculiarity would be stated to be its unusually thick walls.

I would thus interpret the appendix, provisionally, as the excretory vesicle or at least the hinder portion of it, which has evaginated in order to increase the length of the body, perhaps for the accommodation of a larger uterus. Whether this interpretation be correct only the embryology of the animal can determine.

### Methods.

The preliminary studies on the worm described in this paper were made at the Biological Laboratory of The Brooklyn Institute of Arts and Sciences located at Cold Spring Harbor of which Prof. HERBERT W. CONN was the Director. Following the suggestions of LOOSS (1894) the first studies were made on the live animal much compressed. The worm is so minute that the pressure of the cover-glass was sufficient for the purpose. It was found that if fresh sea-water were occasionally introduced beneath the cover-glass, the animal would often remain alive for many hours and become constantly more transparent. In this way it was studied almost daily for several weeks and the entire anatomy accurately made out.

Large quantities of tow were preserved with acetic-corrosive-sublimate, picro-sulphuric acid, and formalin, and the study of the worm was continued at Haverford College. A number of individuals, including those contained in the Copepod, those taken in the act of making their way out into the sea-water, and those taken free-swimming, were stained in CZOKOR'S alum-cochineal and mounted whole. Cross-sections and longitudinal sections were made of other worms and stained with a variety of stains. The most useful stains were EHRLICH'S or DELAFIELD'S haematoxylin either followed by eosin or not. Iron haematoxylin, safranin, and the BIONDI-HEIDENHAIN three-color-stain were also used and found of use in differentiating the organs.

---

### Literature.

---

- BIEHRINGER, D., 1884, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 7.
- BLANCHARD, E., 1847, Recherches sur l'organisation des vers, in: Ann. Sc. Nat., (3 Sér.) Zool.
- BLOCHMANN, F., 1895, Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern, in: Biol. Ctrbl., V. 15, p. 95.
- 1896, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg.
- BRANDES, G., 1892, Zum feinern Bau der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 53, p. 558.
- BRAUN, M., 1892—93, Trematodes, Digenea, in: BRONN'S Classen u. Ordn., V. 4, p. 567—925.
- BUSCH, W., 1851, Beobacht. über Anat. und Entwickl. einiger wirbell. Seethiere. Berlin.
- DUJARDIN, F., 1845, Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Paris.
- GIESBRECHT, W., 1882, Die freilebenden Copepoden der Kieler Förhrde, in: 4. Ber. Comm. wiss. Untersuch. deutsch. Meere, 1877—81. Berlin.
- HECKERT, A., 1889, Untersuchungen über die Entwicklungs- und Lebensgeschichte des Distomum macrostomum, in: Bibl. Zool., Heft 4.
- JUEL, H. O., 1890, Beiträge zur Anatomie der Trematodengattung Apoblema (DUJ.), in: Bihang Svenska Vet.-Akad. Handlingar, V. 15, Afd. 4, No. 6.
- KERBERT, C., 1881, Beitrag zur Kenntniss der Trematoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 19, p. 529.
- LEUCKART, R., 1886 a, Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, 2. Aufl., V. 1, Abth. 1.
- 1886 b, do., V. 1, Abth. 2.
- LEVINSEN, G. M. R., 1881, Bidrag til Kundskab om Grönlands Trematod-fauna, in: Översigt Danske Vidensk. Selsk. Forhandl., No. 1, p. 49.
- LOOSS, A., 1892, Ueber Amphistomum subclavatum RUD. und seine Entwicklung, in: Festschr. RUD. LEUCKART, p. 147.
- 1893, Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trematoden, nebst Bemerkungen über einige andere, zur Zeit noch offene Fragen, in: Verh. Sächs. Ges. Wiss., Math.-Phys. Cl., Sitzung v. 9. Jan., p. 10.
- 1894, Die Distomeen unserer Fische und Frösche, in: Bibl. Zool., Heft 16.

- Looss, A., 1896, Recherches sur la faune parasitaire de l'Égypte. Première Partie, in: Mém. Inst. Égyptien, V. 3, Caire.
- MINOT, CH. S., 1877, Zur Anatomie der Turbellarien, zugleich ein Beitrag zur Classification der Platyhelminthen, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 3, p. 405.
- 1878, On *Distoma crassicolle* RUD., in: Mem. Boston Soc. Nat. Hist., V. 3, p. 1.
- MONTICELLI, F. S., 1891, Osservazioni intorno ad alcune forme del gen. *Apoblema* DUJ., in: Atti Accad. Sc. Torino, V. 26, p. 495.
- 1892, *Cotylogaster Michaelis* n. g. n. sp., e revisione degli *Aspidobothridae*, in: Festschr. R. LEUCKART, p. 168.
- 1893, Studii sui Trematodi endoparassiti. Primo contributo di osservazioni sui Distomidi, in: Zool. Jahrb., Suppl. 3.
- NICKERSON, W. S., 1894, On *Stichocotyle nephropis* CUNNINGHAM, a parasite of the American Lobster, in: Zool. Jahrb., V. 8, Anat. p. 447.
- POIRIER, J., 1885, Contribution à l'histoire des Trematodes, in: Arch. Zool. expér., (2 sér.) V. 3, p. 465.
- RAILLIET, A., 1896, Quelques rectifications à la nomenclature des parasites, in: Rec. Méd. Vétér., 15 Mars.
- SCHNEIDER, A., 1873, Untersuchungen über Plathelminthen, in: 14. Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilkunde, p. 69.
- SCHWARZE, W., 1886, Die postembryonale Entwicklung der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 43, p. 41.
- STILES, CH. W., 1894, The anatomy of the large American fluke (*Fasciola magna*), in: J. Comp. Med. and Vet. Archives, V. 15, p. 161.
- STILES, C. W., and HASSALL, A., 1898, Notes on Parasites, No. 48. An inventory of the genera and subgenera of the Trematode family *Fasciolidae*, in: Arch. Parasitologie, R. BLANCHARD, V. 1, No. 1.
- STOSSICH, M., 1892, I Distomi dei Mammiferi. Lav. monogr. Trieste.
- WAGNER, G., 1860, Ueber *Distoma appendiculatum* R., in: Arch. Naturg., Jg. 26, V. 1, p. 165.
- WALTER, E., 1893, Untersuchungen über den Bau der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 53, p. 205.
- WILL, F., 1844, Ueber *Distoma Beroës*, in: Arch. Naturg., Jg. 10, V. 1, p. 343.
- v. WILLEMOES-SUHM, R., 1871, Biologische Beobachtungen über niedere Meeresthiere, in: Z. wiss. Zool., V. 21, p. 386.
- WOODWORTH, W. M., 1891, Contributions to the morphology of the Turbellaria. 1. On the structure of *Phagocata gracilis* LEIDY, in: Bull. Museum Comp. Zool. Cambridge, V. 21, No. 1.
- ZIEGLER, H. E., 1883, *Bucephalus* und *Gasterostomum*, in: Z. wiss. Zool., V. 39, p. 537.

## Explanation of the Figures.

All of the figures with the exception of Fig. 2 were drawn with the aid of an ABBE camera.

### Abbreviations.

<p><i>A</i> acetabulum  <i>ap. e</i> appendicular epithelium  <i>ap. p</i> appendicular pore  <i>ap. v</i> appendicular vesicle  <i>C</i> cuticula  <i>C. ap. e</i> cuticula of appendicular epithelium  <i>c. m</i> circular muscles  <i>ex. c</i> excretory concretion  <i>ex. p</i> excretory pore  <i>ex. v</i> excretory vesicle  <i>gen. op</i> genital opening  <i>gen. vest</i> genital vestibule  <i>I</i> intestine  <i>in. C</i> inner layer of cuticula  <i>in. c. m</i> inner circular muscles  <i>ln. l. m</i> inner longitudinal muscles  <i>i. can</i> longitudinal canal  <i>l. m</i> longitudinal muscles  <i>lum</i> lumen of genital vestibule  <i>M</i> mouth  <i>m</i> muscles  <i>N</i> nervous system  <i>n</i> neck</p>	<p><i>O</i> oesophagus  <i>o. m</i> oblique muscles  <i>out. C</i> outer layer of cuticula  <i>out. c. m</i> outer circular muscles  <i>out. l. m</i> outer longitudinal muscles  <i>ov</i> ovary  <i>P</i> pharynx  <i>P. G</i> pharyngeal ganglion<sup>1</sup>  <i>p</i> penis  <i>pap</i> papillae  <i>par</i> parenchyma  <i>par. n</i> parenchymatous nuclei  <i>p. gl. c</i> prostate gland-cells  <i>p. p</i> pars prostatica  <i>r. m</i> retractor muscles  <i>S</i> oral sucker  <i>s. c</i> submuscular cell-layer  <i>s. G</i> superoesophageal ganglion  <i>s. mem</i> subepithelial membrane  <i>sp. m</i> sphincter muscle  <i>T</i> testes  <i>v. sem</i> vesicula seminalis  <i>vit. gl</i> vitelline glands</p>
--	---

### Plate 25.

Fig. 1. Infected Copepod from which the worm is escaping.  $\times 78$ .

Fig. 2. View of a live worm under compression with the appendix withdrawn.  $\times$  about 400.

Fig. 3. Dorsal view of a worm the protruded appendix of which is covered with an epithelium. The uterus is not shown. Stained with CZOKOR's alum cochineal and mounted whole.  $\times 340$ .

Fig. 4. Portion of the trunk and protruded appendix showing relations of the cuticula and the epithelium. The superficial muscles are not shown.  $\times 520$ .

## Plate 26.

Fig. 5. Longitudinal section of the hinder portion of a worm the invaginated appendix of which is covered with an epithelium. The section does not pass through the appendicular pore. The superficial muscles are not shown.  $\times 760$ .

Fig. 6. Longitudinal section of the hinder portion of a worm the invaginated appendix of which is just shedding its epithelium. The section does not pass through the appendicular pore. The superficial muscles are not shown.  $\times 520$ .

Fig. 7. Longitudinal section of the hinder portion of a worm the invaginated appendix of which is without an epithelium. The superficial muscles are not shown.  $\times 760$ .

Fig. 8. Cross-section of the hinder end of a worm with appendix invaginated, showing appendicular pore and sphincter muscle.  $\times 760$ .

Fig. 9. Cross-section of the body-wall from the middle portion of a worm showing the cuticula and superficial musculature.  $\times 1600$ .

Fig. 10. Cross-section of the forward end of the worm showing the oral sucker.  $\times 875$ .

## Plate 27.

Fig. 11. Frontal section of the forward portion of the worm showing relations of the organs. The superficial muscles are not shown.  $\times 520$ .

Fig. 12. Sagittal section of the forward portion of the worm showing the terminal portion of the genital vestibule and the genital opening. The superficial muscles are not shown.  $\times 520$ .

Fig. 13. Longitudinal section of the forward portion of the worm showing the main portion of the genital vestibule and of the pars prostatica. The superficial muscles are not shown.  $\times 520$ .

Fig. 14. Cross-section of the genital vestibule.  $\times 875$ .

# Ueber die erste Entwicklung der Tuba Eustachii und des Kopfskelets von *Rana temporaria*.

Von

**Dr. Hans Spemann.**

(Aus dem Zoologischen Institut zu Würzburg.)

---

Hierzu Tafel 28—30 und 2 Textfiguren.

## Einleitung.

Nach der herrschenden Meinung, wie sie in den Lehrbüchern zum Ausdruck kommt, scheint über den morphologischen Werth der Tuba Eustachii nebst Cavum tympani mancher anuren Amphibien kaum mehr ein Zweifel zu walten; sie werden allgemein dem Spritzloch der Selachier gleich gesetzt. Vergleichend-anatomische Erwägungen führten zu dieser Ansicht. Nun ist aber zu beachten, dass die Forscher, welche die Entwicklung jenes Organs untersuchten, zum Theil zu Resultaten kamen, welche der erwähnten Auffassung widersprechen oder sie wenigstens in keiner Weise unterstützen. Das erstere ist der Fall bei GOETTE, das zweite bei VILLY und GAUPP. GOETTE<sup>1)</sup> sagt über die Weiterentwicklung der ersten Schlundfalte, deren Entstehung er genau beschrieben hat, auf p. 669 seines Werkes über die Entwicklung der Unke: „Im Anfang der histologischen Differenzirung des Zungenbein- und Unterkieferbogens beginnt auch die Rückbildung der sie trennenden ersten Schlundfalte. Nachdem sie sich von der Oberhaut wieder abgelöst und ihre beiden Blätter lateralwärts zu einer einfachen Platte verschmolzen sind, schrumpft dieselbe zu einem unansehnlichen Klümpchen zusammen, welches sich endlich vom medialen Theil abschnürt und entweder ganz vergeht oder den gleichen Resten der zweiten Schlundfalte sich anschliesst, woraus, wie ich weiter unten zeigen werde, die Halsdrüse entsteht.“

---

1) GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke, *Bombinator igneus*. Leipzig 1875.

Ueber die Entstehung der Tuba hingegen sagt er auf p. 677: „Die zweite Schlundfalte bildet sich in ähnlicher Weise zurück, indem sich ihre beiden Blätter von der Oberhaut trennen und lateralwärts zu einer einfachen Scheidewand verschmelzen, so dass nur der mediale Abschnitt dieser Schlundfalte unmittelbar vor dem innern Kiemenapparat zu einer Seitenbucht der Schlundhöhle sich eröffnet.“ p. 678: „Bald nach der Metamorphose wird sie bei der Unke . . . vollständig ausgeglichen; bei andern Anuren, *Rana*, *Bufo* etc., bleibt sie aber . . . als Anlage der Paukenhöhle und der Tuba Eustachii erhalten.“ Sind diese Beobachtungen richtig, so ist es klar, dass die Tuba nicht dem Spritzloch der Haie entsprechen kann. Denn wenn auch die embryonale Entwicklung in vielen Fällen, wo sie nicht mit der vergleichend-anatomisch erschlossenen phylogenetischen Entstehung zusammenstimmt, keinen Gegenbeweis gegen das Resultat des Morphologen liefert, so kann man doch unmöglich annehmen, dass ein Organ, welches ontogenetisch nach Zugrundegehen der ersten Visceralpalte von der zweiten aus entsteht, dem Spritzloch der Haie homolog sei.

Aehnliche Beobachtungen machte VILLY<sup>1)</sup>. Er fand an 8 mm langen Larven von *Rana temporaria* 5 wohl entwickelte Schlundfalten. In diesem Stadium hat die erste Falte den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht, sie beginnt nun kleiner zu werden. Bei Larven von 10 mm ist von ihr bloss noch wenig zu sehen, dagegen findet sich zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen, an der Stelle, wo die Falte sich mit dem Oesophagus verband, ein kleines Divertikel des Schlundes, eben die Mündung der ersten Falte, welches immer undeutlicher wird und bei Larven von 20 mm nicht mehr zu erkennen ist. Bei Larven von 25 mm tritt die Anlage der Tuba auf. „At this time the Eustachian tube is very poorly developed, and consists of a solid rod of cells running forwards from the dorsal and anterior edge of the first branchial cleft under the palatopterygoid cartilage for a short distance. This rod is very thin and not at all conspicuous.“ VILLY kommt bezüglich des Thatsächlichen zu dem Schluss, „that in development this tube has almost certainly nothing to do with the hyomandibular cleft“, möchte aber doch die Homologie der Tuba mit dem Spritzloch nicht für unmöglich halten.

GAUPP<sup>2)</sup> hat in seiner Arbeit über das Primordialcranium von *Rana*

1) VILLY, The development of the ear and accessory organs in the common frog, in: Quart. Journ. microsc. Sc., 1890, V. 30.

2) GAUPP, Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium von *Rana fusca*, in: Morph. Arb., V. 2.



*fusca* auch diese ihm ferner liegende Frage gestreift. Das kleine Divertikel der Schlundhöhle, das VILLY bei Larven von 10 mm beschreibt, fand er bei Thieren von 15 mm und konnte seinen ontogenetischen Zusammenhang mit der etwas später deutlich werdenden Tuba-Anlage feststellen. Wichtiger aber ist seine andere Angabe, dass sich schon bei Larven von 10 mm Länge vorn am Quadratum, da, wo der Proc. musc. sich zur Pars articularis herabsenkt, ein kurzer, transversal gerichteter Zellenstrang finde, der sich später zum blinden Tubenende ausbildet. Damit ist bewiesen, dass der distale Theil der Tuba wenigstens nicht durch späteres Auswachsen von der Mundhöhle oder der ersten Kiemenpalte entsteht, sondern schon sehr früh angelegt wird. Ferner machte er auf die eigenthümliche Thatsache aufmerksam, dass die Anlage der Tuba bis zur Metamorphose hinter dem Zungenbein-Quadratgelenk nach aussen verläuft und erst durch die Wanderung des Zungenbeinhorns während der Metamorphose ihre definitive Lage zwischen Quadratum und Zungenbein erhält. Ob dieser Strang von der ersten Falte abstammt, das geht aus seinen Angaben nicht hervor, wird auch durch sie nicht gerade wahrscheinlich gemacht. Dagegen zeigen alle angeführten Angaben, dass die in Frage kommenden Theile, namentlich in den entscheidenden Stadien, sehr klein sein müssen, so dass die Angaben der ältern Forscher, die mit weniger vollkommenen Hilfsmitteln arbeiteten, wie namentlich PARKER, nicht mehr berücksichtigt zu werden brauchen. So schien es lohnend, eine Aufklärung des ganzen Gegenstands zu versuchen. Es war die doppelte Frage zu lösen: 1) Was wird aus der ersten Visceralspalte, lässt sich ontogenetisch ein Zusammenhang zwischen ihr und der Anlage der Tuba nachweisen? Wenn dies der Fall: 2) Wie kommt der eigenthümliche Verlauf zu Stande, den die Tuba während des Larvenlebens nimmt, hinter dem Zungenbein-Quadratgelenk nach aussen und dann nach vorn bis zum Unterkiefergelenk. Zur Lösung beider Fragen war es nothwendig, auf die Skeletverhältnisse Rücksicht zu nehmen. Die erste Spalte liegt in dem Stadium, von dem VILLY ausgeht, zwischen der Anlage des Kiefer- und Zungenbeinbogens. Später articuliren Quadratum und Hyoid mit einander. Wo bleibt da die erste Falte? Hier konnte der Grund liegen für die eigenthümlichen Veränderungen der ersten Visceralfalte, welche nach den Angaben GÖRTE's, VILLY's und GAUPP's anzunehmen waren, eventuell auch der Grund für die merkwürdige Lage der Tuba hinter dem Zungenbeinhorn; und auch für ihren Verlauf nach vorn war ein Zusammenhang mit den allgemeinen Skeletverschiebungen nach vorn wahrscheinlich, welche im

Kaulquappenkopf der Bildung des kleinen Saugmauls zu Liebe stattgefunden haben. Für meinen Zweck liessen sich aber aus der Literatur über die Schädelentwicklung, auch aus der Arbeit STÖHR's<sup>1)</sup> nicht die nöthigen plastischen Vorstellungen gewinnen. Darum lege ich meiner Darstellung eine Reihe von Reconstructionen zu Grunde, die vielleicht auch als illustrative Ergänzung jener Arbeit STÖHR's nicht unwillkommen sein werden.

Herr Prof. BOVERI wies mich auf diese ganze, höchst interessante Frage hin. Während der Arbeit erfreute ich mich seines steten Interesses, manches praktischen Rathes und theoretischen Winks, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank ausspreche.

### Material und Methode.

Zur Untersuchung wählte ich *Rana temporaria* s. *fusca*, in PERENYI'scher Flüssigkeit conservirt. Bei den Stadien, in welchen Knorpelgrundsubstanz anfängt sich zu bilden, fand ich Stückfärbung mit Boraxkarmin und leichte Nachfärbung der Schnitte mit Hämatoxylin am vortheilhaftesten; bei den jüngsten Stadien mit starkem Dottergehalt der meisten Zellen intensive Hämatoxylinfärbung. Die Reconstructionen machte ich nach KASTSCHENKO's<sup>2)</sup> Methode der graphischen Isolirung. Es ist vortheilhaft, mit einer Reconstruction aus Sagittalschnitten anzufangen; man kann dann für die Quer-, Schräg- und Horizontalschnitte aufs genaueste die beste Richtung bestimmen. Die Fehler des Verfahrens sind dieselben wie bei der Plattenmodellirmethode und nicht ganz unbeträchtlich. Genauigkeit bei sämtlichen vorbereitenden Handgriffen, in der Schnittführung und im Zeichnen hängt vom Arbeiter ab und lässt sich durch Uebung auf einen hohen Grad bringen. Nicht völlig vermeiden lassen sich dagegen ein gewisses Schrumpfen des Objects bei der Conservirung, ein geringes Zusammenschieben des Paraffins beim Schneiden, wodurch die Marken ungenau werden, dann beim Zeichnen Verzerrung des Bilds durch die Linse und den Zeichenapparat. Man bemerkt diese Fehler, wenn man auf dem Reconstructionsbild die Lage von zugehörigen Querschnitten genau angeben will; selten stimmt dann alles vollständig.

1) STÖHR, Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels, in: Z. wiss. Zool., V. 36, 1882.

2) KASTSCHENKO, Die graphische Isolirung, in: Anat. Anz., 1887, p. 426—435.

Vielfach kommt das freilich auch daher, dass das zu Querschnitten verwendete Thier nicht genau so weit entwickelt war wie das Stadium der Reconstruction; bei den innern Verschiebungen während des Wachstums können die Bilder der beiden Serien nicht ganz auf einander bezogen werden. In einigen Fällen ist das im Text bemerkt. Das mit Worten ausdrückbare Resultat der Arbeit darf dadurch natürlich in keiner Weise beeinträchtigt werden.

Den von aussen gesehenen Schlundhöhlen-Epithelschlauch will ich kurz Schlundhöhle nennen, ebenso für Tuba Eustachii + Cavum tympani bloss Tuba sagen.

### Resultate der Untersuchung.

Bei unsern Fröschen kommen, wie wohl bei allen schwanzlosen Amphibien, 5 Schlundfalten zur Entwicklung. Sie legen sich an als transversale, senkrecht zur Chorda stehende Falten des Entoderms der Schlundhöhle, nicht alle zu gleicher Zeit, sondern von vorn nach hinten fortschreitend, und verschmelzen alle zeitweilig mit dem Ektoderm, das ihnen entgegenwächst, so dass die äussere Hälfte der noch schmalen Falte vom Ektoderm, die innere vom Entoderm gebildet wird. Diese Vorgänge sind von GOETTE (l. c.) genau beschrieben worden. Ich knüpfe mit meiner Beschreibung an ein Stadium an, wo die 5 Falten in typischer Weise angelegt sind und die zwei vordersten noch keine der für sie charakteristischen Veränderungen erlitten haben. Ich wähle dazu einen Horizontalschnitt, der parallel zur Chorda geführt ist, und zwar durch einen Embryo von etwa 5 mm Länge; die äussern Kiemen beginnen hervorzuspriessen, der vorderste Stummel hat sich bereits in 2—3 fingerförmige Fortsätze gegabelt, der zweite noch nicht (Fig. 5). Wir sehen die 5 Visceralspalten als compacte Falten (*v. f.*) nach aussen ziehen. Die erste ist etwas nach vorn gerichtet und hat sich vom Ektoderm wieder abgelöst. Die zweite, auf diesem Stadium am stärksten entwickelte steht fast genau transversal und wie die dritte bis fünfte mit dem Ektoderm in Verbindung. Diese letztern sind viel schmäler, näher zusammengedrängt und nach hinten gerichtet. Durchmustern wir die Serie, vom Boden der Mundhöhle zu ihrem Dach aufsteigend, so erscheint zunächst die erste, bald darauf die zweite Schlundfalte, erst ziemlich weiter oben die dritte bis fünfte. Die erste und die fünfte verschwinden zuerst wieder. Die erste und zweite reichen also am weitesten nach unten, die dritte bis fünfte sind viel kürzer und stehen höher. Ausserdem ist die erste unten mehr transversal

gestellt und nähert sich nach oben der zweiten. Die erste Falte wird also wohl im obern Theil nach hinten umbiegen.

Diese Schlüsse werden bestätigt durch die Reconstruction einer Seitenansicht (Fig. 1). Es sind bloss 4 Falten dargestellt, weil die fünfte auf Sagittalschnitten zu wenig deutlich erscheint, auch fast ganz von der vierten bedeckt wird. Man sieht, wie die Falten ziemlich parallel zur Chorda von oben nach unten ziehen, die erste in ihrer ganzen Länge mit freiem äussern Grat, der im obern Theil nach hinten umbiegt und, sich etwas verbreiternd und verflachend, zur zweiten Falte hinüberstreicht, die zweite bloss in der obern Hälfte frei, die dritte und vierte am obern, wenig nach aussen abfallenden Rand, im Uebrigen mit der Epidermis verwachsen, die ausgespart wurde, um das Bild nicht zu verwirren. Man bemerkt ferner, was auch auf den Horizontalschnitten zu sehen ist, dass die erste und zweite Falte weiter nach unten reichen als der Boden der Schlundhöhle, der durch Punktirung bezeichnet ist. Das Gleiche gilt von der dritten bis fünften Falte, ist aber auf der Reconstruction nicht zu sehen, weil die Epidermis davor gedacht ist. Das Hörbläschen (*L*) liegt zur Seite der Chorda (*ch*), etwa über der dritten Falte. Nebenbei möchte ich auf den vom Boden der Mundhöhle entspringenden, nach hinten gerichteten Blindsack (*Gl. thyr*) aufmerksam machen. Es ist die Anlage der *Gl. thyreoidea*, deren Zusammenhang mit ihrem Mutterboden noch erhalten ist. Sehr kurz ist der vor der ersten Spalte gelegene Theil der Mundhöhle, der später im Zusammenhang mit der Ausbildung von Ober- und Unterlippe eine beträchtliche Ausdehnung erfährt. Der Querschnitt ist vorn rhombisch (Fig. 7), die obere und untere Kante in einen kleinen Grat ausgezogen. Der obere Grat geht nach hinten in die Hypophysis über, der untere, der vorn mit der Epidermis zusammenhängt (Fig. 6 *ep*), verstreicht auf diesem Stadium, ehe er sich aufs neue zur Anlage der *Gl. thyreoidea* herabsenkt (Fig. 8, 9). Auf wenig jüngern Stadien geht er continuirlich in dieselbe über. Die äussern Kanten des Rhombus sind abgeschrägt, weiter nach hinten abgerundet, was auf Fig. 6—8 und Fig. 1 zu sehen ist. Die Querschnitte sind nicht genau transversal, daher ist auf Fig. 8 rechts die erste Falte (*l. v. f*) schon getroffen, und zwar ziemlich quer, da sich die schräge Falte und der schräge Schnitt kreuzen; auf dem 30  $\mu$  weiter hinten gelegenen Schnitt Fig. 9 erscheint auch links die Falte, und zwar flächenhaft getroffen. Bei einem Vergleich mit Fig. 5 scheinen sich Schwierigkeiten zu ergeben, indem ein Schnitt, der auf der einen Seite die erste Falte in ganzer Breite trifft, auf der andern Seite

etwa durch die dritte Falte gehen würde. Dies löst sich so, dass der auf Fig. 9 dargestellte Theil der ersten Falte unter dem Horizontalschnitt liegt, den Fig. 5 darstellt, und dass dieser tiefere Theil mehr transversal verläuft. Ein Blick auf die Reconstruction (Fig. 1) wird das bestätigen. Diese fünf Schlundfalten nun grenzen die sechs Schlundbögen mit ihren Skelet- und Muskelanlagen aufs schärfste gegen einander ab und gewähren dem Anschauungsvermögen einen höchst willkommenen Anhaltspunkt zur Auffassung der etwas complicirten Verhältnisse. Wir wollen versuchen, im Anschluss an das Relief der Schlundhöhle ein plastisches Bild von den ersten Skeletanlagen zu gewinnen.

Die Schlundhöhle wird, wie das schon STÖHR beschreibt, vor der ersten Schlundfalte von unten her umfasst von zwei Strängen dichtern Gewebes, die unten in der Mittellinie zusammenstossen, doch so, dass die paarige Entstehung unverkennbar ist. Die genauere Form zeigt Fig. 2. Die beiden Stränge umgreifen nämlich nicht, wie man nach STÖHR's Beschreibung glauben könnte, einfach den Kiel der Schlundhöhle, etwa wie der Bauch eines Schiffes von den Rippen umgürtet wird, sondern die spätere Gliederung des ersten Visceralbogens in Quadratum, Mandibulare und Infrarostrale kommt schon bei der ersten Anlage der Skelettheile zum Ausdruck und zwar als doppelte Knickung des ersten Bogens. Wir unterscheiden also einen von oben nach unten ziehenden, der vordern Fläche der ersten Schlundfalte dicht angelegerten Theil als Quadratum (*qu*), das continuirlich in ein nach vorn und innen gerichtetes Stück übergeht, das Mandibulare (*md*), von dem das Infrarostrale (*i. r*) wieder nach unten, hinten und innen abbiegt. Das Quadratum stellt eine nach vorn und aussen geöffnete flache Rinne dar, in der die Anlagen der Kaumuskeln liegen (Fig. 2). Der Horizontalschnitt (Fig. 5) zeigt die Skeletanlage nicht mehr, weil er zu hoch geführt ist. Man vergleiche Fig. 12 *qu*, die ein etwas älteres Stadium darstellt, aber in diesem Punkt sich wenig unterscheidet. Von den spätern Fortsätzen des Quadratum ist auf diesem Stadium noch nichts zu erkennen. Ueberhaupt kann man sich die ganze Skeletanlage kaum schattenhaft genug vorstellen. Die einzelnen Sagittalschnitte, aus denen die Reconstruction (Fig. 2) aufgebaut ist, zeigten die ersten leichten Gewebsverdichtungen, ohne scharfe Grenze. Indem ich die Verdichtung auf den einzelnen Schnitten zeichnete, wie ich sie sah, und die Schnitte combinirte, erhielt ich das beschriebene Bild der Fig. 2. Wer das einmal gemacht hat, begreift, warum diese allerersten Anlagen noch nie in Wachs modellirt wurden. Und doch halte

ich es für rein unmöglich, ohne Reconstruction ein richtiges Bild zu erhalten. Auch das Hyoid scheint mir schon auf diesem Stadium eine ähnliche Form zu besitzen wie später, nämlich aus einem die Schlundhöhle umgürtenden dünnern runden Strang, der noch deutlich paarig ist, und einem umfänglichern seitlichen Theil zu bestehen, an dem sich später die zahlreichen Muskeln befestigen (Fig. 2 *hy*).

Wie STÖHR (l. c.) finde auch ich schon jetzt seitlich und vor der Mundhöhle einen Haufen dicht gedrängter Zellen (Fig. 2 *s. r*), die erste Anlage des Suprarostrale. Man beachte, dass sie auftritt, ehe von den Trabekeln etwas sichtbar wird.

Vergleichen wir nun hiermit die schon besprochenen Querschnitte. Fig. 7 zeigt ein Bild, wie es auch STÖHR (l. c.) gegeben hat. Die paarige Anordnung der Zellen des Infrarostrale (*i. r*) ist auf ganz wenig jüngern Stadien, wie die Reconstruction (Fig. 2) eines zeigt, noch deutlicher. Der seitliche Fortsatz (*md*) rechts ist die Anlage des Mandibulare. Die Ansammlung der Zellen reicht noch etwas weiter nach vorn, wo der Kiel der Mundhöhle mit der Epidermis zusammenhängt. Fig. 6 *ep* zeigt dieses Verhalten. Auf Fig. 8 sieht man das Quadratum (*qu*) gegen das Auge hinaufziehen; rechts, wo die erste Schlundfalte schon angeschnitten ist, bemerkt man, wie dicht die Falte dem Quadratum angeschmiegt ist, ein Verhältniss, das bis in die spätern Zustände der Tuba Eustachii erhalten bleibt (vergl. Fig. 28 *tub*). Dem entsprechend ist das Quadratum noch senkrecht zur Chorda gestellt, während sich der seitliche und obere Theil des Hyoids schon nach vorn gegen das Quadratum neigt (Fig. 2). Später articuliren die beiden Skeletstücke an der Stelle ihrer grössten Annäherung, jetzt sind sie noch durch die erste Schlundfalte von einander getrennt. Der Uebergang aus dem einen Zustand in den andern wird uns zunächst beschäftigen.

Wir studiren zuerst Fig. 3. Sie wurde gewonnen durch Integration einer Serie von Sagittalschnitten durch eine nur wenig ältere Larve als die bisher beschriebenen. Ihre Länge betrug etwa 7 mm. Die äussern Kiemen sind stärker verzweigt, der Kiemendeckel beginnt eben bemerkbar zu werden. Von den Schlundfalten sind bloss die erste und zweite dargestellt. Da verläuft nun der äussere Grat der ersten Falte nicht mehr glatt und ununterbrochen in einem sanften Bogen von oben und hinten nach vorn und unten wie im ersten Stadium (Fig. 1), sondern etwa in der Mitte ihrer Höhe hat sich eine Einbuchtung gebildet mit sehr scharfem Rand und über derselben ein Stumpf (*tub*) erhoben, der zuerst in der Fortsetzung des obern Grates

nach unten vorn verläuft und dann etwas verdickt nach aussen umbiegt. Dabei schlägt sich der Strang um den vordern Rand des *M. orbito-hyoideus* herum (vergl. Fig. 4 die roth punktirte Linie), wie später bei der Beschreibung der fertigen Tuba-Anlage — denn nichts anderes als die entstehende haben wir in dem Strang vor uns — genau geschildert werden soll.

Vergleichen wir hiernit einen Horizontalschnitt (Fig. 13). Die Loslösung der Tuba ist noch nicht ganz so weit vorgeschritten, das äussere, kolbige, transversal gerichtete Ende der ersten Falte hängt noch mit dem medialen Theil zusammen, durch eine allerdings sehr dünne Zellenlage. Man müsste sich also die Einbuchtung in Fig. 3 noch durch eine dünne Zellenplatte ausgefüllt denken. Durchmustert man die Serie von unten nach oben, so erscheint die erste Falte zunächst etwas nach hinten gerichtet, wie in Fig. 12, allmählich rein transversal, dann etwas nach vorn. Das Gleiche zeigt die Reconstruction Fig. 3. Sie ist schmal, ihr äusseres Ende zugespitzt. Der Uebergang zu dem Bild Fig. 13 ist ein plötzlicher; noch unvermittelter wird die Falte nach einigen Schnitten wieder ganz schmal, mit abgerundetem Rand. Demnach hat sich der äusserste Theil der Tuba schon als kleiner Stumpf erhoben, der nach aussen gerichtet ist, gerade wie in Fig. 3; ihr mittlerer Theil aber, der sich in Fig. 3 schon von der Falte abgelöst hat, hängt noch durch eine dünne Lamelle mit ihr zusammen. Ein weiterer Unterschied zwischen beiden Stadien besteht darin, dass im jüngern der untere Theil der Falte mit einem zugespitzten Grate endigt (Fig. 12), der im ältern Stadium der Fig. 3 schon ziemlich abgerundet ist. Damit ist das allmähliche Verstreichen des untern Theils der Falte vorbereitet. Einem noch etwas jüngern Thier ist der schräge Schnitt Fig. 10 entnommen. Der in der Form eines lang gezogenen  $\int$  nach vorn und aussen verlaufende scheinbare Strang (*l. v. f.*) ist der oberste Rand der ersten Schlundfalte. Auf tiefern Schnitten entfernt sich sein vorderes äusseres Ende von der Epidermis, aber ganz allmählich. Der kleine Stumpf fängt also eben an sich zu erheben, steht aber noch in breitem Zusammenhang mit der Falte. Die Schlundhöhle (*schl. h.*) erscheint durch die ihr Dach nach unten vorwölbende Hypophysis (*hyp*) in zwei Hälften getheilt. Der vordere Theil ist von der Mundbucht (*m. b.*) durch die noch erhaltene Rachenhaut (*r. h.*) getrennt. Der vordere Rand der Hypophysis liegt auf diesem Schnitt etwa in der Höhe der beiden Tubenenden. Auf Fig. 3 würde er viel weiter hinten liegen, zwischen den obern Enden der Quadratumanlage. Das erklärt sich dadurch, dass auf dem

späterm Stadium, dem Fig. 3 entspricht, sowohl das äussere Tubenende nach vorn gewachsen ist, als auch die Hypophysis sich nach hinten zusammengeballt hat.

Bestätigt und befestigt wird die bisher gewonnene plastische Vorstellung durch die Combination einiger Querschnitte. Auf Fig. 15 sieht man rechts den transversal gestellten äussern Theil der Tubenanlage (*tub*), von der Mundhöhle durch die flächenhaft getroffene Anlage des Quadratum (*qu*) getrennt. Etwas weiter nach hinten, auf Fig. 16 links, den nach hinten ziehenden Strang (*tub*) im Querschnitt, rechts die Falte (*l. v. f.*) in breitem Zusammenhang mit der Schlundhöhle. Man vergleiche diesen Querschnitt mit dem entsprechenden des vorigen Stadiums Fig. 8.

Wir wenden uns zur Darstellung des Skelets auf diesem Stadium. Uns interessiren zunächst die beiden Stücke, welche die erste Schlundfalte begrenzen, sie zwischen sich fassen, wie man ein Stückchen Wachs zwischen die Fingerspitzen fasst und dünn drückt. Das Quadratum (Fig. 4 *qu*) ist in die Länge gewachsen, nach oben und unten über die Schlundhöhle hinaus. Es bildet, wie im vorigen Stadium, eine nach vorn offene, die Kaumuskeln begrenzende Rinne, deren Boden aus dichterm Gewebe besteht, das nach den Rändern hin lockerer wird und ohne scharfe Grenze ins allgemeine embryonale Bindegewebe übergeht. In der Mitte des lateralen und medialen Randes dieser Rinne beginnen zwei Fortsätze sich zu erheben, am äussern der Proc. muscularis (*pr. musc*) oder orbitalis, am innern die Comm. quadrato-cranialis anterior (*c. qu. cr. a.*). Die Rinne geht nach unten continuirlich in einen in gleichem Sinne gebogenen Strang über, die Anlage des Mandibulare (*md*). Der Ausdruck Strang greift der Entwicklung etwas vor; die Anlage des Mandibulare ist in diesem Stadium besser als unterer Rand der vom Quadratum dargestellten Rinne zu bezeichnen, bloss hinten und vorn grenzt sie sich gegen ihn ab; hinten wird der Ansatzpunkt für die vom Hyoid entspringenden Muskeln, der Angulus (*ang. md*), als nach aussen gerichteter Vorsprung sichtbar; nach vorn ragt das distale Stück des späteren Mandibulare, an dem das Infrarostrale aufgehängt ist, über den medialen Rand der Quadratrienne hinaus, etwa so weit wie die Comm. quadrato-cranialis anterior auf diesem Stadium. Dieses mediale Ende des Mandibulare setzt sich ununterbrochen in das nach hinten, unten und innen umbiegende Infrarostrale fort.

Wir nehmen zur grössern Klarheit einige Horizontalschnitte zu Hülfe, die wir, von unten nach oben aufsteigend, betrachten. Fig. 11 stellt einen Schnitt dar, dicht unter dem untern Rand der ersten



Schlundfalte, und unter der Einmündung der Glandula thyreoidea (*gl. thyr.*) in die Mundhöhle. Der leere Raum (*mb*) gehört der Mundbucht an, die Mundhöhle erscheint erst einige Schritte höher dahinter, durch die schräg getroffene Rachenhaut von der Mundhöhle getrennt. Das Mundbuchttepithel wird beiderseits umfasst von der Anlage des Infrarostrale und zwar von ihrem obern Theil; ihre untern, median sich vereinigenden Hälften liegen einige Schritte tiefer. Die Anlage des Infrarostrale geht ununterbrochen über in die des Mandibulare, einen nach vorn und aussen concaven Strang, in dessen Ausbuchtung der unterste Theil der Kaumusculatur zu sehen ist. Nach oben geht die Anlage des Mandibulare ohne Grenze über in das Quadratum (Fig. 12 *qu* u. *km*, die Querschnitte durch die Rinne mit der in ihr liegenden Kaumusculatur). Der bis nach vorn zum Riechsäckchen (*R*) reichende Fortsatz des Quadratum ist die *Comm. quadrato-cranialis* ant., von der auf der rechten Seite ein Gewebzug längs dem Schnitt durch das Riechsäckchen hinzieht, die erste Andeutung des *Lig. quadrato-ethmoidale* GAUPP's (*lig. qu. ethm.*). Auf dem beträchtlich höhern Schnitt (Fig. 13) ist vom Quadratum nicht mehr viel zu sehen.

Auf einer Reihe von Querschnitten stellen sich dieselben Verhältnisse folgendermaassen dar. Das Infrarostrale und der vorderste Theil des Mandibulare ist getroffen auf Fig. 14, und zwar zeigt sich das Infrarostrale (*i.r*) als ein die Mundhöhle umfassender Strang wie im vorigen Stadium (Fig. 7), an dem die Vertheilung der Hauptzellenmasse auf die beiden Seitenhälften unverkennbar ist. Rechts sieht man einen kleinen Fortsatz (*md*); es ist der in das Infrarostrale übergehende vorderste Theil des Mandibulare. Dasselbe zeigt Fig. 15 auf der linken Seite; rechts dagegen ist das Quadratum flächenhaft getroffen, unten noch die Kaumusculatur gestreift. Noch deutlicher ist dasselbe auf Fig. 16 links; rechts dagegen ist das nach hinten etwas concave Quadratum oben und unten getroffen, dazwischen die sich von hinten dem Quadratum eng anschmiegende erste Falte (*l.v.f*) etwas hinter der Stelle, wo sie in den freien Strang übergeht.

Die Stellung des Quadratum zur Chorda ist gegen das erste Stadium ziemlich bedeutend verändert (vergl. Fig. 2 mit Fig. 4). Während dasselbe dort senkrecht zur Chorda stand, bildet es hier einen stumpfen Winkel mit ihr. Dabei trifft seine Verlängerung noch immer ihr vorderes Ende, so dass man also sieht, dass das Quadratum als Ganzes eine Drehung nach oben ausgeführt hat, um die Spitze der Chorda als Drehpunkt. Das Hyoid hat seine relative Stellung zum Quadratum beibehalten (Fig. 4), seine Richtung gegen die Chorda also

entsprechend geändert; es steht ziemlich genau rechtwinklig zu derselben. Seine Gestalt ist nicht wesentlich anders geworden, aber in allen Stücken deutlicher zu erkennen. Die beiden, die Schlundhöhle von unten umfassenden Hälften haben sich in der Mitte vereinigt (Fig. 16 *ky*). Der laterale Theil (Fig. 4), an dem Muskeln entspringen und sich ansetzen, ist etwas complicirter gestaltet. Er ist von vorn, unten und der Seite her ausgehöhlt. In dieser Höhlung lagern die Ursprünge einiger Muskeln, der noch wenig differenzirten Senker des Unterkiefers. Der hintere Rand dieser Schale erhebt sich in der Mitte zu einem Knöpfchen, an dem der *Musc. orbito-hyoideus* inserirt. Von oben nach vorn verstreicht dieser Rand allmählich; vorn hängt er mit dem Quadratum schon durch ein paar Züge dichtern Gewebes zusammen und zwar genau so weit nach hinten, wie die ausführlich besprochene Einbuchtung der ersten Falte reicht. Wir sehen also unsere im Anfang ausgesprochene Vermuthung bestätigt, dass zwischen dem Anschluss des Hyoids an das Quadratum und der eigenthümlichen Bildung der Tuba ein Zusammenhang besteht. Wie die Falte zurückweicht, dringt das verbindende Gewebe nach; beide Vorgänge, die Sonderung der Tubenanlage vom übrigen Theil der Falte und die Verbindung der beiden Skeletstücke, gehen genau Hand in Hand. Die Frage, ob hier ein mechanischer Zusammenhang vorliegt oder nicht vielmehr ein harmonisches Ineinandergreifen zweier auf einander angewiesener Vorgänge, soll später erörtert werden.

Nebenbei sei bemerkt, dass auf diesem Stadium die allererste Andeutung der Trabekel sichtbar wird. Dem Boden des Hirns angelagert verläuft ihr grösster hinterer Theil parallel zum vordern Chordae, bildet also mit dem Quadratum einen spitzen Winkel. Ihr hinterstes Ende ist wie zwischen die beiden Quadrata hineingesunken. Ihr Vorderende biegt als Trabekelhorn um die Riechsäckchen nach unten und aussen um und tritt mit der oben schon erwähnten Zellenansammlung zu Seiten der Mundhöhle, der ersten Anlage der Suprarostalia (*s.r.*), in Verbindung. Ich gebe nebenstehend eine Textfigur (Fig. A), um die Grössenverhältnisse und Lagebeziehungen der Organe des Kopfs auf diesem Stadium zu zeigen.

So sehen wir also bei einer Larve von ca. 7 mm Länge alle Theile, deren Weiterentwicklung uns im Folgenden beschäftigen wird, Trabekel und Suprarostale, Quadratum, Mandibulare und Infrarostale, Tuba und Zungenbeinhorn angelegt, und können nun, einen etwas freieren Gang wählend, die weitere Ausbildung der Anlagen im einzelnen verfolgen. Ueber die Entwicklung der Trabekel kann ich mich



Fig. A. Seitliche Projektion der Organe des Kopfes einer Larve von ca. 7,5 mm Länge, entsprechend der Fig. 4. 2.—4. Visceralfalte sind angeschnitten dargestellt, ebenso die Klebrüse. *Au* Augenbecher, *ch* Chorda dorsalis, *Ep* Epiphysis, *gl. thy* Glandula thyroidea, *hyp* Hypophysis, *kl. dr* Klebrüse, *L* Labyrinthbläschen, *r. ht* Rachenhaut, *R* Rieschäckchen, 1. 2. 3. . . . *v. f*, 1. 2. 3. . . Visceralfalte.

kurz fassen, da ich nur wenig dem von Störm (l. c.) Festgestellten hinzuzufügen habe. Die Gewebsverdichtung, welche wir im vorigen Stadium (Fig. 4 *tr*) als ihre erste Anlage kennen gelernt haben, schreitet nach hinten fort (Fig. 17 *tr*), legt sich, nach innen umbiegend, der Spitze der Chorda an und setzt sich schon jetzt an ihren Seiten eine kurze Strecke weit nach hinten fort, als erste Anlage der Balkenplatten (*tr. pl*). Dabei hat sie sich im Ganzen etwas gehoben, über das Niveau des obern Randes des Quadratus hinaus. Medial vom Rieschäckchen (*R*), hinter dem sie mit der vom Quadratus aus entstehenden Comm. quadrato-cranialis ant. durch einen Strang dichter gedrängter Zellen in Verbindung tritt, zieht sie nach vorn, biegt nach aussen um und geht ohne scharfe Grenze in die Anlage des Suprarostrale (*s. r*) über. Auf Fig. 17 ist versucht worden, Form, Dichtigkeit und Anordnung der Zellen, welche die Anlage der Trabekel und Suprarostrale zusammensetzen, halb schematisch darzustellen. Das

dichteste Gewebe findet sich in der Anlage der Suprarostalia. Die Zellen sind concentrisch um die Mitte des Haufens geordnet, sie besitzen ein spärliches Protoplasma um den grossen runden Kern und sind einander fast bis zur Berührung genähert. Wir müssten nach STÖHR's Bezeichnung also von einer „Anlage“ sprechen. Am nächsten in der Differenzirung steht dieser Anlage der Theil des Trabekels, welcher sich mit der Comm. quadrato-cranialis ant. verbindet. Die Zellen sind hier ziemlich stark in die Länge gezogen und quer zur Längsaxe des Gewebzugs gestellt. Viel weniger dicht stehen sie in den zum Suprarostrale herab- und zur Chorda hinaufziehenden Theilen. Im letztern sind sie so sehr in die Länge gezogen, dass STÖHR's Beschreibung der vorknorpigen Elemente kaum mehr auf sie passt, und deutlich in die Längsrichtung des Gewebzugs eingestellt. Ueber den Grad der Gewebsdifferenzirung des Trabekels und Suprarostrale auf diesem Stadium vergl. man auch Fig. 29—33 *tr.* Man beachte namentlich auf Fig. 29, wie weit das Suprarostrale (*s. r.*) dem vordersten Ende des Trabekels (*tr.*) in der Entwicklung voraus ist. Auch in der Folge behalten die Suprarostalia und der mittlere Theil des Trabekels diesen Vorsprung bei. So besteht der letztere in Fig. 18, so weit er mit einem blauen Ton bezeichnet ist, und ebenso das Suprarostrale aus einem fast schon Knorpel zu nennenden Gewebe, während im Trabekelhorn die Zellen bedeutend weiter aus einander liegen. Es ist daher bloss natürlich, dass bei der Verknorpelung zwei Centren auftreten, wie STÖHR angiebt, eines im Trabekelhorn und eines im Suprarostrale. Dieses Stadium ist in Fig. 19, 34—37 dargestellt. Von oben gesehen, lassen sich die beiden Trabekel mit der eben entstehenden Internasalplatte und der von ihren Hinterenden eingeschlossenen Chordaspitze am besten mit dem Gerüst einer Leier vergleichen, deren Knäufe, die Trabekelhörner (*tr. h.*), nach der einen Seite umgebogen sind (Fig. 36, Fig. 19). An zwei Stellen erhebt sich der sonst ziemlich gleich hohe Knorpelstab zuerst zur Bildung einer Schädelseitenwand, vorn an der Verbindungsstelle mit der Comm. quadr.-cran. ant. und hinten, wo der Proc. asc. des Quadr. sich ihm nähert, um bald darauf mit ihm zu verwachsen. Diese Stellen, namentlich die vordere, waren schon bei der ersten Anlage gegen die andern im Vorsprung (Fig. 17). Auch das Trabekelhorn ist jetzt verknorpelt und setzt sich ziemlich deutlich gegen das vom hintern und lateralen Ende aus verknorpelnde Suprarostrale ab, wenn es auch erst später zur Bildung eines Gelenks kommt. Wegen der Form des Suprarostrale vergleiche man Fig. 19, 34, 36, 37 *s. r.* Es ist eine

schmale, der vordern Wand der Mundhöhle angeschmiegte Platte, ihr laterales verdicktes Ende dient dem Ansatz von Muskeln, das mediale, das auf diesem Stadium noch vorknorpelig ist, bleibt von dem der andern Seite getrennt, wenigstens bei *Rana fusca*. Die untere Kante der länglichen Platte sitzt der Basis des Hornkiefers auf, während etwa die Mitte des obern Randes mit dem Trabekelhorn durch dichtes Gewebe verbunden ist. Der mediale Theil dieses Suprarostrale, der, wie gesagt, erst später verknorpelt, ist schon auf den frühern Stadien angedeutet, wie hier nachgetragen werden mag. Er erscheint auf Sagittalschnitten als eine ganz leichte Gewebsverdichtung, welche dem obern Hornkiefer aufsitzt, lateral mit dem schon vorknorpeligen Seitentheil, nach oben mit der ersten Anlage des Trabekelhorns zusammenhängt und nach der Mitte zu sich allmählich verliert. So erhält man auf Querschnitten das von STÖHR (l. c.) beschriebene Bild zweier, die vordere Wand der Mundhöhle umkreisender Spangen, sehr deutlich auf Fig. 37 s.r. Ueberhaupt habe ich dem von STÖHR (l. c.), F. E. SCHULZE<sup>1)</sup>, GAUPP (l. c.) u. A. festgestellten Thatbestand nichts Neues hinzuzufügen und bin auf diese Verhältnisse bloss deshalb etwas näher eingegangen, weil ich in ihrer Deutung in einem Punkt von STÖHR abweiche. STÖHR hält bekanntlich die Suprarostria für den vordersten sich abschmürenden Theil der Trabekelhörner, leitet sie also genetisch von ihnen ab. Mir scheint beides nicht gerechtfertigt. Zuerst wird der laterale Theil der Suprarostria angelegt; während von ihm aus die Gewebsverdichtung längs des obern Hornkiefers fortschreitet, werden die Trabekel sichtbar. Das vorknorpelige Gewebe beider stösst zusammen, eine Grenze zwischen ihnen ist nicht mehr vorhanden. An den Stellen, wo die erste Gewebsverdichtung auftrat, beginnt auch die Verknorpelung, sie rückt gegen die spätern Gelenkenden vor, die jetzt noch durch ein Gewebe verbunden sind, das ich von vorknorpeligen nicht unterscheiden kann, zumal wenn ich die lang gestreckten Zellen der hintern Trabekelanlage mit in Vergleich ziehe. Das scheint mir der Thatbestand, und aus ihm allein wenigstens möchte ich nicht auf die genetische Zusammengehörigkeit beider Skelettheile schliessen. Denn wollte man als Criterium den Zusammenhang beider Theile durch vorknorpeliges Gewebe gelten lassen, so könnte ich auch sagen, das Hyoid schnüre sich vom Quadratum ab, mit dem es nach dem Rückzug der ersten Schlundfalte und vor Bildung des Gelenks

---

1) F. E. SCHULZE, Ueber die innern Kiemen der Batrachierlarven, 2. Mitth., in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1892.

auch durch ein Gewebe zusammenhängt, welches ich von vorknorpeligem nicht unterscheiden kann (Fig. 22). Dass die Falte vorher dazwischen war, ist ein Glück für den Morphologen, berührt aber jenes Criterium nicht. Auch möchte ich darauf aufmerksam machen, dass nach STÖHR's<sup>1)</sup> Abbildung (tab. 29, fig. 12, 13) das vorderste Ende der Trabekelhörner bei Tritonen an derselben Stelle liegt wie bei *Rana*; man müsste also erst ein Auswachsen der Trabekel und dann die Abschnürung der Suprarostalia annehmen. Die embryonale Entwicklung scheint mir diese Auffassung nicht zu stützen. Denn der laterale, vom Trabekel am weitesten entfernte Theil des Suprarostale entsteht zuerst. Mein Widerspruch richtet sich bloss gegen jenes embryologische Criterium, dass der Zusammenhang durch vorknorpeliges Gewebe den genetischen Zusammenhang beweisen soll. Dagegen halte ich es nicht für unmöglich, dass die Suprarostalia doch von den Trabekeln abstammen; denn für ebenso unbegründet wie jenen Schluss halte ich den entgegengesetzten, der aus getrennter Entstehung auf das Fehlen des genetischen Zusammenhangs gezogen wird. Wenn sich vielleicht vergleichend-anatomisch etwas über die phylogenetische Entstehung der Hornkiefer ermitteln lässt, so wird sich auch zeigen, welches Gebilde sie zuerst stützte. Vielleicht waren es die Trabekelhörner. Dass die lateralen Theile, wo die Muskeln inseriren, zuerst entstehen, kann eine besondere Anpassung sein.

Den Kieferbogen verliessen wir auf dem Stadium, wo die drei Stücke, aus denen er später besteht und die schon in der allerersten Anlage (Fig. 2 *qu*, *md*, *i. r*) durch die doppelte Knickung des Bogens angedeutet waren, anfangen sich von einander abzugliedern (Fig. 4). Wir können den Angulus des Mandibulare (*ang. md*) deutlich unterscheiden von der Pars articularis des Quadratum, wenn auch die Umrise noch verschwommen sind und die später gelenkig mit einander verbundenen Skeletstücke sich bloss durch die Anordnung ihrer Zellen gegen einander abgrenzen. Zur Bildung einer Gelenkhöhle ist es selbst auf Fig. 19 noch nicht gekommen, obgleich die Gelenkenden scharf umschrieben und die zwischen ihnen liegenden Zellen spärlich geworden sind, wohl indem sie sich theils den Gelenkenden angelagert haben, theils zur Bildung der Gelenkbänder zusammengerückt sind. Die Stadien der Figg. 4, 17, 18, 19 zeigen alle Uebergänge dieses Processes, den ich aber nicht näher verfolgt habe, da er meinem eigent-

1) STÖHR, Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels, in: Z. wiss. Zool., V. 33, 1880.

lichen Zweck zu fern lag. Auf eines möchte ich jedoch nicht unterlassen hier noch hinzuweisen, wie viel zierlicher nämlich die Skelettheile im Lauf der Entwicklung werden. Fig. 18 und 19 sind bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet, und doch sind z. B. alle Gelenkenden in Fig. 19 nicht nur relativ, sondern absolut kleiner als in Fig. 18. Etwas Aehnliches ist auch von spätern Stadien beobachtet und beschrieben worden; GAUPP spricht öfters (l. c.) davon, dass ein Theil wie aus dem Groben herausgearbeitet erscheine. In unserm Fall ist der Vorgang aber doch wohl etwas anders aufzufassen. Wenn ein älteres Knorpelstück oder ein Knochen im Lauf der Entwicklung zierlichere, bestimmtere Formen erhält, so kann das auf zweierlei Weise geschehen: entweder kommt die Formveränderung durch Wachstumsdifferenzen zu Stande oder aber durch directe Auflösung der Knorpelsubstanz (z. B. bei der Metamorphose des Kaulquappenschädels) resp. des Knochens durch Osteoblasten. An beide Erklärungen ist in unserm Fall nicht zu denken. Eine Auflösung so junger Elemente ist höchst unwahrscheinlich, auch konnte ich sie nicht beobachten; und Wachstumsdifferenzen kommen nicht in Betracht, da die betreffenden Theile ja absolut kleiner oder dünner geworden sind (Fig. 18 u. 19). Hingegen sind die Grenzen des vorknorpeligen Gewebes in Fig. 18 noch viel verschwommener als in Fig. 19, wo sich schon ein deutliches Perichondrium gebildet hat. Ich möchte also glauben, dass die Elemente, welche den schon gebildeten vorknorpeligen Kern der Skeletanlage umgeben, zusammenrücken, und halte es bei dem ganz allmählichen Uebergang, der auch in den ersten Anlagen zwischen dem verdichteten und dem lockern Gewebe zu beobachten ist, für wahrscheinlich, dass neben der Theilung auch das Zusammenrücken der Zellen bei der Bildung der Skeletanlagen eine Rolle spielt. Vielleicht lässt sich dadurch auch die eigenthümliche typische Gruppierung jener Zellen besser erklären als durch die Annahme bestimmter Theilungsrichtungen. Ueber die Form der einzelnen Stücke, des Quadratum, Mandibulare und Infrarostrale, habe ich nichts Neues beizubringen und verweise bezüglich ihrer Entwicklung auf die Figg. 17, 18, 19, 34—37 *qu, md, i. r.* Mein ältestes dargestelltes Stadium (Fig. 19, 34—37) ist etwas jünger als das von STÖHR (l. c.) abgebildete Modell, wie man aus der geringern Entwicklung sowohl des Proc. ascendens wie der Balkenplatten entnehmen kann. Merkwürdig ist dabei freilich, dass STÖHR's Larve 7,5 mm, meine 10 mm maass. Wegen der Entwicklung des Hyoids wolle man bei STÖHR (l. c.) nachlesen, dessen Angaben ich im Allgemeinen bestätigen kann. Nur über den lateralen Theil, an dem die Muskeln

entspringen und inseriren und der uns auch besonders interessirt wegen seiner Beziehung zum Quadratum, möchte ich etwas hinzufügen. Er hat zunächst noch deutlich wie in Fig. 4 die Form einer Schale, die nach aussen vorn und unten geöffnet ist, deren Längsaxe aber jetzt mit dem Quadratum nicht mehr einen spitzen, sondern einen rechten Winkel bildet (Fig. 17 *hy*). Es ist also die Stellung erreicht, die während des ganzen Larvenlebens bis zur Metamorphose beibehalten wird. Später bildet sich das kleine Knöpfchen, welches sich am hintern Rand erhob und an dem der *Musc. orbito-hyoideus* inserirt, zu einem kräftigen Fortsatz aus, und die Schalenform verliert sich (Fig. 18, 19 *hy*). Recht gut kann man sich die allgemeine Gestalt verdeutlichen, die das Hyoid am Ende der von uns verfolgten Entwicklung hat, wenn man Fig. 19 und 28 mit Fig. 34 vergleicht. Man sieht auf der Seitenansicht (Fig. 19) und auf dem schrägen Querschnitt (Fig. 28), dass die grösste Ausdehnung des lateralen Theils senkrecht zum Quadratum steht, also in der Ebene des stärksten Muskelzuges liegt, nach einem in der Technik allgemein angewandten Princip, und dass in der Ansicht von unten (Fig. 34) der aussen sehr schmale Knorpel sich innen, wo er die Mundhöhle zu heben und zu senken hat, zu einer ansehnlichen Platte verbreitert. Ueber das Genauere dieses Mechanismus kann man sich bei F. E. SCHULZE (l. c.) unterrichten.

Ich komme nun zum eigentlichen Kern meiner Aufgabe und will zu zeigen versuchen, wie die Tuba aus der ersten Visceralspalte entsteht. Den Anfang dieser Entwicklung habe ich schon beschrieben. Der Theil der ersten Falte, welcher zwischen Quadratum und oberem Ende des Hyoids liegt, wird sehr dünn (Fig. 13, 20 *l. v. f.*), und während sich in der Mitte ihrer Höhe eine Einbuchtung bildet, erhebt sich etwas darüber ein kleiner Stumpf (Fig. 3 u. 4, *tub*). In gleichem Maasse, wie dieser in die Länge wächst, wird die Einbuchtung tiefer, die Zellen der ersten Falte weichen nach aussen und innen auseinander (Fig. 33). So zieht sich die trennende Zellschicht zwischen Quadratum und Hyoid nach hinten und beiden Seiten zurück, die Skeletanlagen kommen zur Berührung, doch ist nach völligem Schwund der Scheidewand zuerst noch ein feiner Spalt zwischen ihnen deutlich zu bemerken (Fig. 21), der während des Zurückweichens der Falte noch nicht zu sehen war, wie wir oben erwähnten, wohl weil die beiden Skeletanlagen noch nicht compact genug waren, um sich scharf gegen einander abzugrenzen. Dieser Spalt verschwindet sehr bald vollständig (Fig. 18 u. 22), so dass wir Hyoid und Quadratum ihrer histologischen



Beschaffenheit nach für ein einziges Skeletstück halten müssten, vielleicht mit zwei Verknorpelungscentren, wenn wir ihre Entstehung nicht kennen. Bald hierauf bildet sich das Gelenk zwischen ihnen aus (Fig. 18 u. 23). Ehe ich den besonders günstigen Sagittalschnitt (Fig. 21) gefunden hatte, welcher die beiden Skeletanlagen vor ihrer vorübergehenden Verschmelzung zeigt und dieselben Conturen aufweist wie ein Sagittalschnitt durch ein Stadium nach der Wiederlösung (Fig. 23), hielt ich es nicht für unmöglich, dass der Gelenkfortsatz des Quadratum (Fig. 23 *proc.art.*), der nach GOETTE (l. c.) bei *Bombinator* noch mehr entwickelt ist, vom Hyoid abstamme. Fig. 21 schliesst diese Deutung aus.

Wie kommt nun der Schwund der Falte zwischen den Skeletanlagen zu Stande? Ein Freund mechanischer Erklärungen würde von einem Zerquetschtwerden oder doch mindestens von einer Druckatrophie sprechen. Das Aussehen der Schnitte durch die fraglichen Stellen scheint mir gegen diese Erklärung zu sprechen. Auf Sagittal- und Querschnitten (Fig. 20, 21; Fig. 13, 33 *l.v.f.*) sah ich nie etwas von Zellenzerfall, sondern bloss eine scharf umgrenzte Lamelle immer dünner werden, schliesslich in der Mitte zerreißen und nach beiden Seiten aus einander weichen. Zu gleicher Zeit und in gleichem Maass wächst aber der obere Theil der Falte in einen Stumpf und dann in einen langen Strang aus. Es liegt also wohl am nächsten, anzunehmen, dass die nach aussen sich zurückziehenden Zellen der ersten Falte (Fig. 33) sich umordnen, in den Strang hineinwandern. Der innere Theil der sich zertrennenden Falte drängt sich zuerst noch scharf in den Winkel zwischen Quadratum und Hyoid hinein (Fig. 33), zieht sich dann aber auch mehr und mehr zurück und rundet sich damit ab (Fig. 24—28). Er geht continuirlich über in den untern Theil der Falte, welcher mehr und mehr verstreicht (Fig. 3, 17—19 *l.v.f.*), aber doch noch im letzten dargestellten Stadium (Fig. 19), namentlich in der Ansicht von unten (Fig. 34 *l.v.f.*), als eine die Seiten und den Boden der Mundhöhle umziehende Aussackung des Epithels zwischen Quadratum, Mandibulare und Infrarostrale einerseits und Hyoid andererseits zu beobachten ist, von der lang ausgewachsenen Tubenanlage durch das Hyo-Quadratgelenk getrennt. Die Loslösung des Strangs vom obern nach hinten streichenden Theil der ersten Falte (Fig. 1, 3 *l.v.f.*) können wir am besten auf Schnitten verfolgen, die das Quadratum quer treffen, also in den jüngsten Stadien horizontal, in den ältern mehr quer durch das Thier gelegt sind. Zuerst sehen wir eine deutliche, ziemlich dicke Lamelle den ersten und zweiten

Bogen in ganzer Länge von einander trennen, so im Stadium der Fig. 5 (*l. v. f.*). Diese Scheidewand wird, wie schon mehrmals erwähnt, später in der Mitte ihrer Höhe und Breite sehr dünn, geht aber nach unten durch, Fig. 13 (*l. v. f.*). Bei weiter vorgerückter Entwicklung findet man auf den vordersten, resp. untersten Schnitten das äussere, kolbige Ende der Tubenanlage eine Strecke weit von dem scharfen Grat des innern Theils der aus einander weichenden Falte getrennt (Fig. 33), hinten aber durch viele Schnitte hindurch Zusammenhang mit der Mundhöhle. Dieses Stadium entspricht etwa der Fig. 17. Auf etwas ältern Stadien, etwa wie Fig. 18, lassen sich sehr deutlich drei Strecken des Verlaufs von einander unterscheiden. Zuerst auf einem oder zwei Schnitten das kolbenförmige, rein transversal gerichtete Vorderende (Fig. 24 *tub*), welches am Vorderrand des *Musc. orbito-hyoideus* von aussen nach innen zum Quadratum zieht. Letzterm dicht angelagert kann man durch eine grosse Zahl von Schnitten den nach hinten gehenden Theil verfolgen (Fig. 25 *tub*), der sich dann breit mit der Mundhöhle verbindet (Fig. 26 *tub*). Figg. 27 und 28 zeigen uns dasselbe auf dem Stadium der Figg. 19, 34—37. Das transversale Ende ist immer noch sehr dick (Fig. 27 *tub*), dagegen der Querschnitt durch den nach hinten ziehenden Theil (Fig. 28 *tub*) schon sehr klein, er bleibt aber wie die Einmündung in die Mundhöhle völlig deutlich. Es ist das der Fall bei einer Larve von 10 mm Länge, wo GAUPP (*l. c.*) das transversale Vorderende beobachtet und beschrieben hat. Auch die Seitenansichten (Fig. 3, 17—19) zeigen, wie die Tuba beim Auswachsen sich entsprechend verdünnt; man kann also wohl bloss von einer Umordnung der Zellen, nicht von einem eigentlichen Wachsthum sprechen. Später wird der mittlere Theil ausserordentlich schwächtigt, und ich kann es trotz aller aufgewendeten Mühe nicht entscheiden, ob der Zusammenhang des Strangs während der Entwicklung gewahrt bleibt oder nicht. Jedoch ist diese Frage für unsern Zweck ohne Bedeutung, denn das vorderste transversale Stück bleibt erhalten, wie GAUPP angiebt und wie ich bestätigen kann, und auch die Einmündung in die Mundhöhle konnte ich immer feststellen. Die Anlage der Tuba, welche später wieder deutlich wird, nach GAUPP bei Kaulquappen von etwas über 15 mm Länge, nimmt genau denselben Verlauf wie der beschriebene Strang in Fig. 19, 27, 28, 34. Dass jener Strang im mittlern Theil eine Zeit lang nicht sicher zu constatiren, vielleicht unterbrochen ist, berechtigt zu keinem Zweifel, dass er mit der später ganz deutlichen Tubenanlage identisch ist. Fig. 19 erklärt es auch leicht, wie

GOETTE (l. c.) dazu kam, das hinterste Ende der Tubenanlage, seine „Seitenbucht der Mundhöhle“, der zweiten Schlundfalte zuzuzählen. Der mittlere und vordere Theil kann bei einer nicht besonders darauf gerichteten Untersuchung leicht übersehen werden, und den hintern Theil, das „Divertikel“ VILLY's, muss jeder zur zweiten Falte rechnen, der seine Entwicklung nicht kennt. So aber sehen wir das eigenthümliche Verhalten schon auf unserm ersten Stadium (Fig. 1), in dem Nach-hinten-streichen des obern Theils der ersten Falte vorbereitet.

Die erste Falte schrumpft nach GOETTE (l. c.) „zu einem unansehnlichen Klümpchen zusammen, welches sich endlich vom medialen Theil abschnürt und entweder ganz vergeht oder den gleichen Resten der zweiten Schlundfalte sich anschliesst, woraus . . . die Halsdrüse entsteht“. Eine ähnliche Angabe finde ich bei MAURER<sup>1)</sup>. Nach ihm bildet sich am obern Theil der ersten Schlundfalte eine kleine Epithelknospe, die der ventralen Fläche des Ganglions des Trigemini anliegt, sich abschnürt, noch einige Zeit als ganz kleines, dem Ganglion Gasserii anhaftendes Knötchen zu erkennen ist, vom Ganglion durch den Mangel an Pigment unterschieden, bald aber ganz rückgebildet wird.

Ich kann diese Angaben nicht bestätigen. Ich finde bloss an der zweiten Schlundfalte eine Epithelknospe (Fig. 3, 17, 18 *thym*), die sich später abschnürt (Fig. 19); an der ersten Falte konnte ich weder eine Knospe noch überhaupt eine Ablösung von Zellen beobachten, obwohl ich nach Kenntniss der Befunde MAURER's auf diesen Punkt besonders aufmerksam war. Das mit dem Trigemini-ganglion verbundene Ganglion des Facialis (nicht das Trigemini-ganglion) stösst mit seinem untern Zipfel auf die obere Kante der ersten Schlundfalte (Fig. 20—22), gerade so wie das Ganglion des Glossopharyngeus (nicht des Facialis) auf die Epithelknospe der zweiten Schlundfalte. Eine Ablösung von Zellen der Schlundhöhle konnte ich nie beobachten. Der unterste Theil des Gangl. VII erscheint allerdings etwas heller als der obere, wie MAURER angiebt, doch fehlen die für die Zellen der Schlundhöhle charakteristischen Dotterplättchen. Ich glaube also, dass MAURER die Anlage der Tuba in frühen Stadien gesehen und später aus dem Auge verloren hat. Ich habe ganz ähnliche Schnitte gesehen wie MAURER's Abbildung tab. 12, fig. 18 *th*, etwa meine Fig. 26, ein oder zwei Schnitte weiter

1) MAURER, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, in: Morph. Jahrb., V. 13, 1888.

nach vorn. Nach DE MEURON<sup>1)</sup> trägt auch bei Selachiern die erste Schlundfalte nicht zur Bildung der Thymus bei. Bei Urodelen mag sich etwas abschnüren; dort bildet sich ja auch der obere Theil der ersten Visceralfalte zurück.

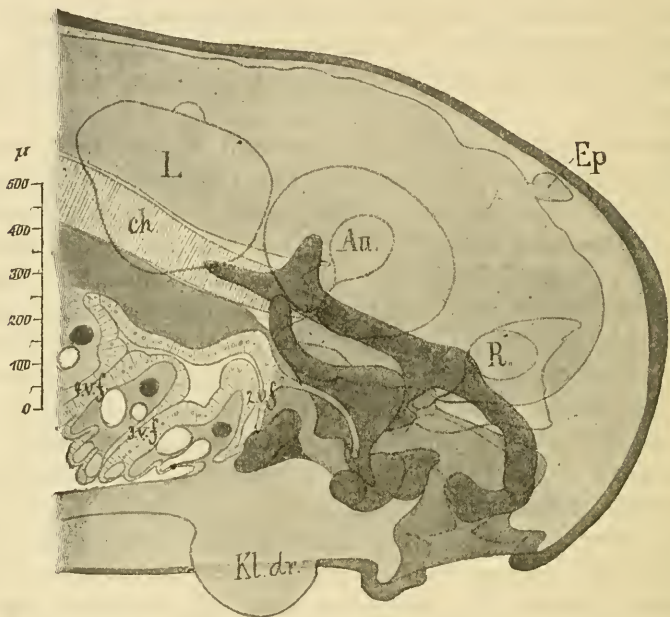


Fig. B. Seitliche Projection der Organe des Kopfes einer Larve von ca. 10 mm Länge, entsprechend der Fig. 19. 2.—4. Visceralspalte sind als Schnittfläche dargestellt. *Au* Auge, *ch* Chorda dorsalis, *Ep* Epiphysis, *Kl. dr.* Kl. dr. Klebdrüse, *L* Labyrinthbläschen, *R* Riechsäckchen, 1. 2. 3. . . . *v. f.* = 1. 2. 3. . . . Visceralfalte.

Wenn man auf Fig. 17, 18, 19 und 34 den seitlichen und untern Theil der ersten Falte (*1. v. f.*) sieht, der seine ursprüngliche Form so ziemlich beibehalten und bloss seine Richtung im Anschluss an das Quadratum geändert hat, und fast parallel zu ihm, aber durch das Hyo-Quadratgelenk von ihm getrennt, die Anlage der Tuba, so könnte man die Vorstellung gewinnen, die letztere sei der laterale, durch das Gelenk abgetrennte Theil der ursprünglichen ersten Schlundfalte. In diesem Fall müsste man ziemlich grosse cänogenetische Veränderungen annehmen, um die Tuba dem Spritzloch der Selachier,

1) DE MEURON, P., Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroïde. Genève 1886.

also dem oberen Theil der ersten Visceralspalte, zu homologisiren. Wir sahen aber, dass der Entwicklungsvorgang ein anderer ist, dass sich schon früh, schon vor dem Auswachsen der Tubenanlage in den langen, nach vorn gerichteten Strang, der obere Theil der ersten Visceralfalte zu einem kleinen Stumpf erhebt. Bei MAURER<sup>1)</sup> finde ich die Angabe, dass auch bei Tritonenlarven der oberste Theil der ersten Schlundfalte stärker entwickelt ist, allein noch die Epidermis erreicht. Es ist also bei Urodelen und Anuren die erste Visceralfalte in früher Jugend ähnlich gestaltet wie bei den Selachiern. Während aber die Urodelen im Lauf der weitem Entwicklung die ganze erste Falte rückbilden, bleibt sie bei den Anuren erhalten, und zwar trotz der stark abgeänderten Entwicklung. Als Anpassung an die Lageveränderung der Muskeln und Skelettheile im Kaulquappenkopf können wir die am Anfang dieser Abhandlung erwähnten Eigen thümlichkeiten des Verlaufs der Tubenanlage verstehen. Die Eingangs gestellte Frage, ob der Verlauf der Tubenanlage hinter dem Hyo-Quadratgelenk etwas Secundäres ist, lässt sich deshalb noch nicht beantworten, weil wir nicht wissen, ob wir in dem Hyoid der Kaulquappe den ganzen zweiten Visceralbogen der Selachier, Hyoid + Hyomandibulare, vor uns haben, welche sich nicht mehr von einander abgliedern, oder bloss das Hyoid, während das Hyomandibulare entweder gar nicht mehr zur Entwicklung kommt oder in einem andern Skelettheil zu suchen ist. Von diesen beiden Möglichkeiten lässt sich nach meiner Meinung bis jetzt keine als ausgeschlossen erweisen. Ist die erste Ansicht richtig, haben wir also im Zungenbeinhorn der Kaulquappe Hyoid + Hyomandibulare vor uns, so muss das Hyo-Quadratgelenk im Laufe der Generationen am Quadratum herabgewandert sein und dabei einmal die Anlage der Tuba überschritten haben. Die Lage der Tuba hinter dem Gelenk wäre dann secundär. Entspricht aber das Zungenbeinhorn der Kaulquappe dem Hyoid der Selachier, so braucht bloss die Verbindung mit dem Quadratum überhaupt secundär zu sein, nicht die Lage des Gelenks vor der Tuba. In diesem Fall legte sich dann das Hyomandibulare gar nicht mehr an oder später, vielleicht oben am Quadratum. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass wir es im Proc. basalis zu sehen haben, kann aber an dem mir augenblicklich zugänglichen Material die Frage nicht entscheiden. Der Verlauf des Ram. hyomandibularis des Facialis ist

1) MAURER, Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien, in: Morph. Jahrb., V. 14.

ein derartiger, dass ich sagen möchte, er geht vor dem Proc. basalis nach aussen, entgegen der Angabe GAUPP's. Doch muss ich diesen Punkt noch weiter prüfen.

Mit mehr Sicherheit glaube ich das Auswachsen des kleinen Tubenstumpfes in den langen, nach vorn gerichteten Strang erklären zu können. Der Ursprung des Musc. orbito-hyoideus weit vorn am Quadratum, seine mächtige Entwicklung und im Zusammenhang damit die Ausbildung des Proc. muscularis sind ohne Zweifel Larvencharaktere. Der Muskel gehört zum zweiten Visceralbogen, liegt ursprünglich hinter der ersten Visceralfalte (Fig. 2, roth punktirt). Wenn sein Ursprung nach vorn wandert, so muss die Tube mit, sonst wird sie überwachsen. Wir können diesen Vorgang, die Wanderung des Muskels, und damit Schritt haltend das Auswachsen der Tuba, ontogenetisch genau verfolgen. Auf den Seitenansichten (Fig. 2, 4, 17, 18, 19) ist der grösste Umfang des Muskels roth punktirt eingetragen. Auf Fig. 2 hängt die ganze Muskelanlage des ersten Visceralbogens noch zusammen, sie ist völlig zwischen erste und zweite Falte eingeschlossen, die sie an keiner Stelle überschreitet. Das Gleiche lehrt eine Durchmusterung von Horizontalschnitten im Stadium der Fig. 5. Auf Fig. 4 hat sich die Anlage des Musc. orb. hyoid. von den übrigen gesondert. Während sein unteres hinteres Ende Anschluss an jenes Knöpfchen des Hyoids gewinnt, drängt der obere Theil schon nach vorn, sein vorderer Rand schneidet mit der ersten Falte ab, der kleine Tubenstumpf, der sich um ihn herum schlägt, fängt an in die Länge zu wachsen. Der Proc. musc. erhebt sich, während der Muskel noch weit von ihm entfernt ist. Auf Fig. 17 und 18 sieht man das Fortschreiten der Wanderung und das immer Schritt damit haltende Auswachsen der Tubenanlage, bis endlich in Fig. 19 der Muskelursprung sich am Proc. musc. befestigt hat. Der Ausdruck: das obere Ende des Muskels wandert, ist in unserm Fall wenigstens bloss bildlich zu verstehen und soll besagen, dass die Längsaxe der ganzen Muskelanlage sich im Lauf der Entwicklung nach vorn neigt. Es wäre jedoch falsch, daraus zu schliessen, dass der Muskel als in sich starres Ganzes diese Schwenkung ausführt. Denn die Muskelfasern verlaufen erst im Stadium der Fig. 19 in der Richtung jener Längsaxe (ausgedrückt durch den rothen Pfeil); je weiter man aber in der Entwicklung zurückgeht, um so grösser wird der Winkel, den sie oder die ihnen vorhergehende Längsstructur der Anlage mit der Längsaxe bilden. Dabei sind die Fasern immer schon auf den Proc. musc. gerichtet. Es sind also Wachsthumsvorgänge im Innern der Muskel-

anlage selbst, welche jene scheinbare Wanderung bewirken, die man eher dem Fliessen eines in sich beweglichen Flüssigkeitstropfens als der Schwenkung eines starren Körpers vergleichen könnte. Für das Auswachsen der Tuba kommt natürlich bloss die Verschiebung der Oberfläche in Betracht, nicht die innern Vorgänge, welche jene bewirken. Die sich verlängernde Tubenanlage registriert also gewissermaassen den Weg, den der Muskel bei seiner Wanderung zurücklegt. Da sich nun die erste Schlundfalte in ganz typischer Weise bildet, die fertige Tuba in allem mit dem Spritzloch der Selachier verglichen werden kann, so documentirt sich ihr Auswachsen in jenen langen, nach vorn gerichteten Strang als eine Episode des Larvenlebens, der Zustand des fertigen Thiers ist, wie so häufig, der phylogenetisch ursprünglichere.

---

### Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Abkürzungen (alphabetisch geordnet).

<i>Au</i> Augenanlage	<i>M. qu. a</i> Musc. quadrato-angularis
<i>ang. md</i> Angulus mandibulae	<i>M. s. a</i> „ suspensorio-angularis
<i>br</i> Branchiale	<i>M. sh</i> „ subhyoideus
<i>ch</i> Chorda dorsalis	<i>M. st</i> „ subtemporalis
<i>c. qu. cr. a</i> Commissura quadrato-cranialis anterior	<i>M. t</i> „ temporalis
<i>ep</i> Epidermis	<i>M.*</i> nicht beschrieben, inserirt am Suprarostrale
<i>G</i> Gehirn	<i>pr. art</i> Processus articularis
<i>g</i> Ganglion	<i>pr. asc</i> Processus ascendens
<i>G. VII</i> Facialistheil des G. trigemino-facialis	<i>pr. musc</i> Processus muscularis
<i>gl. thy</i> Glandula thyroidea	<i>qu</i> Quadratum
<i>hyp</i> Hypophysis	<i>R</i> Riechsäckchen
<i>hy</i> Hyoid	<i>r. ht</i> Rachenhaut
<i>i. r</i> Infrarostrale	<i>r. m. i. V</i> Ramus maxillaris inf. nerv. trig.
<i>kl. dr</i> Klebdrüse	<i>r. h. m. VII</i> Ramus hyomandibularis nerv. facialis
<i>k. m</i> Musculatur des Kieferbogens	<i>schl. h</i> Schlundhöhle
<i>L</i> Labyrinth	<i>s. r</i> Suprarostrale
<i>lig. qu. ethm</i> Ligamentum quadrato-ethmoidale	<i>thym</i> Thymus
<i>lig. md. - s. r</i> Ligamentum mandibulo-suprarostrale	<i>tr, tr. h, tr. pl</i> Trabekel, Trabekelhorn, Trabekelplatten
<i>m. b</i> Mundbucht	<i>tub</i> Anlage der Tuba Eustachii + Cavum tympani
<i>md</i> Mandibulare	<i>1. 2. 3. . . v. f</i> 1. 2. 3. . . Visceralfalte
<i>M. c. h. a</i> Musculus cerato-hyo-angularis	<i>z. m</i> Musculatur des Zungenbeinbogens
<i>M. m</i> Musc. masseter	
<i>M. o. h</i> „ orbito-hyoideus	
<i>M. pt</i> „ pterygoideus	

Gelb: Schlundhöhlenepithel.

Blau: Knorpel und Vorknorpel.

Roht: Musculatur.



## Tafel 28.

Fig. 1. Reconstruction der Schlundhöhle einer Larve von etwa 5 mm Länge, bei der die äussern Kiemen hervorzusprossen beginnen, der vorderste Stummel sich schon in 2—3 fingerförmige Fortsätze gegabelt hat, der zweite noch nicht.

Fig. 2. Dasselbe, in Verbindung mit den ersten Skeletanlagen. Roth punktirt die Muskelanlage des zweiten Visceralbogens.

Fig. 3. Reconstruction der Schlundhöhle einer Larve von etwa 7 mm Länge; die äussern Kiemen sind stärker verzweigt, der Kiemendeckel beginnt eben bemerkbar zu werden.

Fig. 4. Dasselbe, in Verbindung mit den Skeletanlagen. Vergl. Textfigur A.

Fig. 5. Horizontalschnitt durch ein Stadium wie Fig. 1 u. 2; die Lage des Schnittes ist auf Fig. 2 angegeben.

Fig. 6—9. Querschnitte durch ein Stadium etwa wie Fig. 1 u. 2.

Fig. 10. Schräger Schnitt durch ein Stadium etwas jünger als Fig. 4.

Fig. 11—13. Horizontalschnitte (Serie) durch ein Stadium etwas jünger als Fig. 3 u. 4, Textfig. A; Schnittrichtung von Fig. 11 u. 12 s. Textfig. A.

Fig. 14—16. Querschnitte (Serie) durch ein Stadium wie Fig. 3, 4, Textfig. A; Schnittrichtung von Fig. 15 s. Textfig. A.

## Tafel 29.

Fig. 17. Reconstruction von Schlundhöhle und Skeletanlagen einer Larve von etwa 7,5 mm Länge; Kiemendeckel deutlich.

Fig. 18. Dasselbe bei einer Larve von etwa 8 mm Länge; äussere Kiemen noch auf beiden Seiten sichtbar.

Fig. 19. Dasselbe bei einer Larve von etwa 10 mm Länge; äussere Kiemen rechts völlig überwachsen, links noch etwas zu sehen. Vergl. Textfig. B.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch eine Larve von etwa 7 mm Länge, entsprechend der Fig. 3 u. 4.

Fig. 21. Dasselbe durch eine Larve von etwa 7,5 mm Länge, entsprechend der Fig. 17.

Fig. 22. Dasselbe durch eine Larve von etwa 8 mm Länge, entsprechend der Fig. 18.

Fig. 23. Dasselbe durch eine Larve von etwa 10 mm Länge, aus der Serie von Fig. 19. Es wurden zu den 4 letzten Figuren die Schnitte gewählt, bei denen sich die Falte am wenigsten weit zwischen Quadratum und Hyoid hineinschob, also etwa durch die Mitte des Hyoidfortsatzes.

Fig. 24—26. Schräge Schnitte (Serie) durch ein Stadium von etwa 7,5—8 mm Länge, etwas jünger als Fig. 18, wo die Lage der Schnitte angegeben ist.

Fig. 27, 28. Dasselbe durch ein Stadium von etwa 10 mm Länge, entsprechend Fig. 19, wo die Lage der Schnitte angegeben ist.

Fig. 29—33. Dasselbe durch ein Stadium von etwa 7,5 mm Länge, entsprechend Fig. 17, wo die Lage der Schnitte 31 und 33 angegeben ist.

#### Tafel 30.

Fig. 34. Reconstruction der Schlundhöhle und des Visceralskelets einer Larve von etwa 10 mm Länge, entsprechend Fig. 19, Textfig. B. Ansicht von unten.

Fig. 35. Reconstruction des Kopfskelets, dieselben Serie wie Fig. 34. Ansicht von unten.

Fig. 36. Dasselbe. Ansicht von oben.

Fig. 37. Reconstruction des Kopfskelets eines gleich alten Stadiums. Ansicht von vorn.

---

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

## Die Larve von *Discinisca*.

(Die Müller'sche Brachiopodenlarve.)

Von

Prof. Dr. **F. Blochmann** in Rostock.

---

Hierzu Tafel 31.

Das Material zur folgenden Mittheilung verdanke ich Herrn Dr. MRÁZEK, dem ich auch an dieser Stelle dafür den verbindlichsten Dank sage.

Es waren 10 Exemplare, alle genau auf demselben Entwicklungsstadium. Die Larven waren von Herrn Capitän J. HENDORFF vom Schiffe „Werner“ im Auftrieb in der Rhiostrasse, in der Nähe von Rhio, der Hauptstadt der Insel Bintang, südlich von Singapore, gefangen, und zwar am 3. Juli 1889. Sie waren alle mit Alaunkarmin gefärbt. Leider liess sich durch Nachfärbung nicht mehr viel ausrichten, was die Ermittlung feinsten Verhältnisse auf Schnitten unmöglich machte.

Die Untersuchung der Larven zeigte, dass dieselben mit der von FRITZ MÜLLER<sup>1)</sup> bei Desterro (Santa Catharina) gefundenen Larve vollständig übereinstimmt. Es ist mir gelungen, in manchen Punkten die Beschreibung FRITZ MÜLLER's zu vervollständigen.

Ich werde nun zuerst eine Darstellung meiner Befunde geben, wobei ich gleich bemerke, dass die allgemeinen Verhältnisse von FRITZ MÜLLER richtig dargestellt wurden. Dagegen hat er den End-

---

1) MÜLLER, F., Beschreibung einer Brachiopodenlarve, in: Arch. Anat. Physiol., 1860, p. 72—80. — Die Brachiopodenlarve von Santa Catharina, 2. Beitrag, in: Arch. Naturg., Jg. 27, V. 1, 1861, p. 53—56.

darm nicht gesehen, die Nephridien für Otocysten gehalten und die Muskelverhältnisse nicht genauer untersucht.

Weiter werde ich dann zeigen, dass die MÜLLER'sche Larve keineswegs, wie nach dem Vorgang von BALFOUR (Vergl. Embryol., p. 302) angenommen wurde, zu *Crania* gehört, sondern eine *Discinisca*-Larve und zwar wahrscheinlich die von *Discinisca atlantica* ist.

Die allgemeinen Gestaltungsverhältnisse zeigt ein Blick auf Fig. 1. Die Maasse sind folgende:

Dorsalschale	
Längsdurchmesser	Querdurchmesser
416 $\mu$	464 $\mu$
384 „	432 „
448 „	480 „
368 „	432 „
im Mittel 404 $\mu$	452 $\mu$

Der Körper wird vollständig von zwei Schalen umschlossen. Die Dorsalschale ist die grössere und steht ringsum über den Rand der Ventralschale vor. Sie ist im Umriss fast kreisförmig, etwas kürzer als breit. Sie ist uhrglasförmig gewölbt (Fig. 4). Die Ventralschale ist am Hinterrand stark ausgeschnitten und in demselben Sinne gewölbt wie die Dorsalschale, jedoch etwas schwächer. Auf diese Weise wird der Raum zwischen beiden Schalen sehr beschränkt. Der Rand beider Schalen ist ringsum vollständig frei. Ihre Verbindung wird nur durch den dazwischen liegenden Körper und seine Muskeln vermittelt.

Die Schalen sind glasartig durchsichtig und enthalten wahrscheinlich noch keinen Kalk. Auf der äussern Oberfläche zeigen beide Schalen eine feine Punktirung, die durch das Periostracum bedingt wird. Auf Durchschnitten erkennt man leicht den Bau der Schale. Der Hauptsache nach besteht sie aus einer ziemlich dicken, homogen ausschenden Lamelle. Diese ist auf der ganzen Aussenfläche und in der Randregion auch auf der Innenfläche von dem Periostracum überzogen. Das Periostracum entsteht längs des Mantelrands (*Mtrd*, Fig. 1—4), der bei der Betrachtung von der Fläche als dunkle, dem Rand der Schale parallel laufende Furche erscheint und auch auf den Durchschnitten deutlich als schwacher Wulst hervortritt. Vom Mantelrand aus erstreckt sich das Periostracum distalwärts zum Schalenrand und geht dann auf die Aussenseite der Schale über<sup>1)</sup>. Auf

1) Wegen der genauern Verhältnisse dieser und anderer Dinge beim erwachsenen Thier verweise ich auf das im Druck befindliche

Schnitten (Fig. 4d) sieht man leicht, dass die Punktirung der Schale durch feine Höckerchen des Periostracums bedingt wird. Ihre Spitze wendet sich auf der Innenseite der Schale gegen den Rand, auf der Aussenseite dem entsprechend nach dem Schalenmittelpunkt.

Bei genauer Betrachtung des Flächenbilds (Fig. 4c) hatte ich den Eindruck, dass die etwa rhombischen Höckerchen in dem Rand etwa parallelen Reihen angeordnet sind.

Der die Schalen auf der Innenseite auskleidende Mantel ist eine Membran von äusserster Zartheit. Genaueres über seinen Bau konnte ich nicht feststellen. Auf den Schnitten ist in Folge der schwachen Färbung nur der verdickte Mantelrand stets deutlich. Die Mantellamelle ist nur stellenweis wahrnehmbar. Trotz dieser äussersten Feinheit muss sie noch aus zwei Epithelschichten und einer Lage der Stützsubstanz bestehen.

Im Mantelrand sind nun die für die Larve charakteristischen Borsten eingepflanzt. Am auffallendsten von diesen sind die beiden grossen, hinten rechts und links stehenden hakenförmigen Borsten. Sie gehören dem ventralen Mantel an. Ihre Gestalt ergibt sich zur Genüge aus Fig. 1. Der distale Theil dieser Borsten ist mit feinen Dörnchen besetzt. Zu ihrer Bewegung dient eine Gruppe von radiär angeordneten Muskelfasern nahe ihrem basalen Ende.

Vor diesen Hakenborsten stehen im ventralen Mantelrand noch jederseits 3 durch ihre Grösse auffallende Borsten. Eine solche findet sich hinter den Hakenborsten. Sie gehört dem dorsalen Mantelrand an.

Auch an der Basis dieser 4 Borstenpaare sind Gruppen von Muskelfäserchen zu bemerken. Zu diesen leicht wahrnehmbaren Borsten kommt dann im dorsalen Mantel jederseits eine Gruppe von feinen Borsten, die sich etwa über den Raum zwischen der ersten und letzten grossen Borste jederseits vertheilen. Diese feinen Borsten sind bei meinen Exemplaren — jedenfalls in Folge der Conservirung — etwas durch einander gerathen und zeigen nicht mehr die von MÜLLER dargestellte regelmässige Lagerung. Zwischen diesen feinen Borsten des dorsalen Mantels habe ich bei einigen Larven vor der grossen Hakenborste ein oder zwei dickere Borsten gesehen, die jedoch von den zuerst besprochenen starken Borsten deutlich verschieden sind. Man hat

---

2. Heft meiner Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden, in dem eine ausführliche Darstellung des Baues von *Discinisca* und *Lingula* gegeben ist.

den Eindruck, dass sie hohl wären, was wohl so zu verstehen ist, dass eine dichtere Rinde und ein weicherer Mark vorhanden ist. Dadurch sind sie sehr blass und unterscheiden sich sofort von den stark glänzenden grossen Borsten, die allgemein vorkommen. Diese blasse Beschaffenheit ist auch der Grund, dass man sie zwischen den andern Borsten leicht übersieht. Ausserdem habe ich sie nicht regelmässig gesehen. Diese Umstände machen es erklärlich, dass FRITZ MÜLLER nichts von ihnen berichtet.

Zwischen dem Hinterrand der Ventralschale und der Hinterwand des Körpers liegt die Stielanlage (MÜLLER's querovale Platte, Fig. 1—4 *St*). Bei der Betrachtung von der Fläche erkennt man schon längs gerichtete Muskelfasern, die auch auf dem Schnitt deutlich hervortreten. Leider erlaubte das Material nicht, zwei Punkte von grosser Bedeutung klarzustellen, nämlich ob der Stielhohlraum in offener Verbindung mit dem Cölom steht und ob der Mantel sich dorsal über denselben fortsetzt, wie das beim erwachsenen Thier der Fall ist. Ich habe mich überzeugt, dass auf der Dorsalseite des Stiels das Periostracum bis nahe an die Körperwand reicht. Von einem deutlichen Mantelrand konnte ich nichts sehen. Ob die in Fig. 4 am Ursprung des Stiels vorhandene kleine Einsenkung einen Stielcanal vorstellt, wage ich nicht zu entscheiden, obwohl diese Deutung nach den Befunden beim erwachsenen Thier nahe genug liegt.

Der centrale Theil des zwischen beiden Schalen vorhandenen Hohlraums wird nun von dem Körper und dem Armapparat eingenommen.

Der Armapparat ist der auffallendste Theil. Es stellt eine Scheibe dar, deren Fläche bei den zusammengezogenen Thieren den Schalenflächen parallel liegt (Fig. 4). In der Mitte ihrer Ventralfläche liegt die Mundöffnung (Fig. 3). Am Rand der Scheibe stehen jederseits 4 Cirren und vorn in der Medianebene ein Tentakel (*Tent*).

Die Cirren folgen den beigeschriebenen Zahlen entsprechend von der Ventralseite zur Dorsalseite, so dass die mit 1 bezeichneten, ventral hinter dem Munde stehenden die ältesten, die mit 4 bezeichneten, neben dem Tentakel stehenden die jüngsten sind. Zwischen ihnen und dem Tentakel werden weitere Cirren gebildet. An den Cirren lassen sich schon dieselben Unterschiede erkennen, wie sie bei dem erwachsenen Thier für die Cirren der äussern und innern Reihe charakteristisch sind. Und zwar sind die beiden hinter dem Mund stehenden (1) solche der äussern Reihe. Weiter gehört dann No. 3 zur äussern, 2 und 4 zur innern Reihe. Die Cirren tragen auf der der

Armscheibe zugewandten Seite ansehnliche Wimpern. Sie enthalten einen Cirrencanal und in diesem Cirrenmuskeln.

Der Tentakel hat mit den Cirren nichts zu thun, das hat schon FRITZ MÜLLER erkannt; auch ist es neuerdings von SIMROTH<sup>1)</sup> richtig betont. BROOKS<sup>2)</sup> dagegen spricht von einem unpaaren Cirrus.

Am klarsten erkennt man das Verhalten des Tentakels auf dem Medianschnitt (Fig. 4). Er ist nichts weiter als ein kolbiger Fortsatz der vor dem Mund liegenden Membran, der Armfalte (des Epistoms). Sein verdicktes Epithel ist bewimpert, und ich erkannte in der Tiefe desselben auf beiden Seiten deutlich die für Nerven charakteristische Punktirung. An der Basis der Armfalte liegt beim erwachsenen Thier das Cerebralganglion in Gestalt der beiden Hauptarmnerven. Der Tentakel ist also wohl geradezu als Kopflappen in Anspruch zu nehmen.

Er kann, wie die Beobachtungen FRITZ MÜLLER's lehren, weit ausgestreckt werden und empfängt daher auch besondere Muskeln, die weiter unten beschrieben werden sollen. Er ist im Leben bräunlich roth pigmentirt.

Von der Mundöffnung steigt der Oesophagus bei der zusammengezogenen Larve (Fig. 4) in der für die erwachsene Form charakteristischen Krümmung zur Dorsalseite auf und tritt hier in die Leibeshöhle ein. Dadurch kommt es zwischen dem Armapparat und der Vorderwand des Körpers zu einer tiefen Einsenkung (\*), welche beim erwachsenen Thier als bleibende Einrichtung besteht, bei der Larve aber verschwinden kann, wenn der Armapparat ausgestreckt wird.

An der Vorderwand des Körpers liegt das untere Schlundganglion (*Ggl. i. oes*, Fig. 4).

An den Oesophagus schliesst sich in der Leibeshöhle ein sackförmiger Darm an, in dem gewöhnlich Nahrungskörper sich finden (Fig. 4). Das Epithel des Oesophagus besteht aus sehr kleinen Zellen, die da, wo die Wand stark zusammengezogen ist, fein fadenförmig werden (dunkel in der Figur). In der Wand des Mitteldarms zeigt das Epithel an verschiedenen Stellen ein verschiedenes Verhalten. Die ganze Dorsalfäche und ein Theil der Hinterwand, ebenso der hinter dem untern Schlundganglion gelegene Theil der Wand bestehen aus grossen, körnchenreichen Cylinderzellen (Fig. 4a). Aus diesen Be-

---

1) SIMROTH, H., Die Brachiopoden der Planktonexpedition, 1897.

2) BROOKS, W. K., The development of *Lingula*, in: Chesapeake Zool. Lab. sc. Res., 1878, p. 35—112.

zirken gehen die beiden dorsalen Lebern und die ventrale Leber hervor. Die ventrale Wand des Mitteldarms besteht aus hohen, sehr fein fadenförmigen Zellen. Aus diesem Bezirk entwickelt sich der Mitteldarm. Die von diesem, aus hohen fadenförmigen Zellen bestehenden Epithel eingenommene Fläche hebt sich auch in der Flächenansicht deutlich ab (Fig. 1, 2, 3). Aus diesem Darmabschnitt entspringt dann ventral und etwas rechts der Enddarm (*Edrm*, Fig. 1—3), der, ampullenförmig anschwellend, an der Hinterwand des Körpers nach rechts zieht, sich dann verengt und nach vorn zieht, und zwar dorsal von dem *Musc. lateralis*, um an der rechten Seite auszumünden. Dass der After wegsam ist, konnte ich nicht durch directe Beobachtung feststellen. Ich schliesse es jedoch daraus, dass bei manchen Larven der Enddarm reichlich Ueberreste der Nahrung enthält, bei andern ganz leer ist.

Rechts und links von dem sackförmigen Abschnitt des Darms bemerkt man die beiden Gebilde, welche FRITZ MÜLLER für Otocysten hielt (Fig. 1, 2 *Nephr*). Das war ein Irrthum. Es sind die Trichter der Nephridien. Sie liegen dicht unter der Dorsalschale und wenden ihre weite Oeffnung dorsalwärts. Den Anfang ihres Ausführungsgangs sieht man leicht (Fig. 1). An einem Exemplar konnte ich diesen bis zu seiner Mündung an der Vorderwand verfolgen. Er verläuft zwischen dem *Ocluser anterior* und dem *lateralis*.

Die 20—30 Körnchen, die FRITZ MÜLLER für Otolithen hielt, waren jedenfalls nichts weiter als Excretkörnchen, die durch die Wimpern des Trichters in Bewegung gehalten wurden.

Ich kann auch die von BROOKS für die *Lingula*-Larve beschriebenen Otocysten nicht als solche anerkennen und habe das eingehender in der oben erwähnten, der Anatomie von *Lingula* gewidmeten Abhandlung auseinandergesetzt.

Die Leibeshöhle wird von dem Darm u. s. w. fast vollständig ausgefüllt. Hinten rechts und links vom Stiel bildet sie im Anschluss an die Muskeln dorsal und ventral eine ohrartige Ausbuchtung. Ueber Mesenterien, Gastro- und Ileoparietalbänder konnte ich nichts ermitteln. Ebenso gelang es nicht, festzustellen, ob die Leibeshöhle mit dem Hohlraum des Armapparats zusammenhängt. Der letztere ist hinter dem Oesophagus ansehnlich entwickelt (Fig. 4 *Centr. sin*). Dieser Abschnitt entspricht dem Centralsinus des erwachsenen Thiers. Der Hohlraum umgreift dann rechts und links den Oesophagus und giebt die Cirrencanäle ab. Der ganze Hohlraum entspricht also dem kleinen Armsinus. Von einem grossen Armsinus konnte ich nichts finden.



Von den Muskeln fallen am meisten in die Augen die beiden *Occlusores anteriores*, ein Verhalten genau wie beim erwachsenen Thier. Eine mediale und laterale Portion lässt sich noch nicht erkennen. Hintere *Occlusoren* fehlen noch. Von dem vordern Rand der dorsalen Insertionsfläche der *Occl. ant.* strahlt, etwas medianwärts und vorwärts gerichtet, ein kleines Muskelbündel aus (Fig. 2). Es dürfte wohl dem *Retractor brachiorum* der erwachsenen Form entsprechen.

Von schiefen Muskeln sind 3 Paar vorhanden (Fig. 2, 3). Ein Paar, die *Obliqui interni*, entspringen ventral vom Oesophagus dicht bei einander und ziehen dann divergirend zu beiden Seiten des Darms nach der Dorsalschale. Die Muskeln des zweiten Paares (*lat*) entspringen weit hinten rechts und links in der Ventralschale und ziehen an den Seitenwänden schief nach der Dorsalschale empor und inseriren sich vor den *Occl. ant.*

Das dritte Paar verhält sich eigenthümlich. Der eine Muskel verläuft von rechts dorsal nach links ventral, der andere von links dorsal nach rechts ventral. Der letztere liegt vor dem erstern. Beide Muskeln kreuzen sich in der Mitte hinter dem Darm. Die Deutung dieser Muskeln bleibt zweifelhaft. Bei der erwachsenen *Discinisca lamellosa*, die ich anatomisch untersucht habe, kommen solche Muskeln nicht vor. Das schliesst nicht aus, dass sie bei andern Arten sich finden, und, wie ich unten zeigen werde, gehört die MÜLLER'sche Larve zu einer andern Art. Es können die Muskeln auch später verloren gehen. Es ist aber auch denkbar, dass die Muskeln etwas mit dem Ileo-*parietalbande* zu thun haben. Ich sah auf den Sagittalschnitten die beiden Muskeln öfter durch eine feine Membran verbunden. Ihre Lage würde mit dem Ileo-*parietalbande* ungefähr übereinstimmen.

An der Körperwand finden sich hinter dem untern Schlundganglion (Fig. 4) von rechts nach links verlaufende Muskelfasern, an der Hinterwand solche, die dorsoventral ziehen (Fig. 3).

Eine besondere Musculatur dient der Bewegung des Armapparats.

Rechts und links vom Oesophagus und unter demselben sich ausdehnend, liegen mächtige Muskelbündel (Fig. 2, 3), die an der Hinterwand des Centralsinus absteigen (Fig. 4). Es sind Rückziehmuskeln für den ganzen Armapparat. Sie sind jeden Falls eine der Larve eigenthümliche Einrichtung, da bei dieser der ganze Apparat aus der Schale vorgestreckt werden kann.

Hinter dem Oesophagus verläuft von rechts nach links ein kräftiges Muskelband, das nach jeder Seite in 5 Aeste sich spaltet, von denen der vorderste zu dem Tentakel, die 4 nachfolgenden zu den 4 Cirren gehen.

Nachdem ich die mir vorliegenden Larven so genau geschildert habe, wie es nach der Lage der Dinge möglich war, bleiben noch folgende Punkte zu erörtern:

1) Ist die Larve, wie Eingangs angedeutet, identisch mit der MÜLLER'schen Larve?

2) Gehört diese Larve zu *Discinisca* oder zu *Crania*?

3) Lässt sich die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Art wahrscheinlich machen?

Was den ersten Punkt betrifft, so wird eine Vergleichung der von MÜLLER und mir gegebenen Abbildungen und Beschreibungen die behauptete Identität leicht erweisen. MÜLLER giebt als Dimensionen der Rückenschale: Länge 380  $\mu$ , Breite 410  $\mu$ . Aus den oben von mir angegebenen Maassen ergeben sich kleine Schwankungen nach oben und nach unten. Augenflecken habe ich nicht gefunden. Bei der sonstigen grossen Uebereinstimmung kann darauf wohl kein Gewicht gelegt werden, da sie voraussichtlich durch den Alkohol verschwunden sind.

Dass die MÜLLER'sche Larve zu *Discinisca* und nicht zu *Crania* gehört, liesse sich, wie ich gleich zeigen werde, durch einen einfachen Verweis auf MÜLLER's Mittheilung erledigen. Es lohnt sich aber doch der Mühe, zu untersuchen, woher eigentlich die Behauptung kommt, dass die Larve von St. Catharina zu *Crania* zu ziehen sei.

Soweit ich es ermitteln konnte, war BALFOUR (Vergl. Embryologie, p. 302) der Erste, der die Beziehungen zu *Crania* behauptete. Er hat sich dabei voraussichtlich von der Anmerkung M. SCHULTZE's zu der ersten Mittheilung MÜLLER's leiten lassen. Diese lautet: „Hier die Bemerkung, dass ich neuerdings von dem Verfasser oben stehenden Aufsatzes ein Stückchen einer bei Desterro gefundenen *Pinna*-Schale zugesandt erhielt, an welchem die Bauchschale einer *Crania* oder verwandten Brachiopode angeheftet war.“

Dieser Bemerkung ist aber gar keine Bedeutung beizulegen, denn sie zeigt nur, dass M. SCHULTZE offenbar über die in Betracht kommenden Formen — es kann sich nur um *Discinisca* oder *Crania* handeln — nicht genügend orientirt war. Denn eine *Crania*-Schale ist von allen andern Brachiopodenschalen auf den ersten Blick zu unterscheiden. Gleichwohl haben sich spätere Autoren: BROOKS, KORSCHOLT u. HEIDER, dieser Deutung angeschlossen.

Nun hat aber FRITZ MÜLLER (1861) selbst mitgetheilt, dass seine Larven sich mit dem Stiel, der um den Hinterrand der Ventralschale herum auf die Aussenseite derselben tritt, festsetzen. *Crania* sitzt ohne Stiel fest. Darauf will ich aber noch kein besonderes Ge-

wicht legen, denn eine Stielanlage könnte ja bei der Larve von *Crania* vorhanden sein und später verschwinden.

FRITZ MÜLLER berichtet aber weiter, dass von den festsitzenden Thieren nach einigen Tagen die definitiven Borsten gebildet werden. Diese sind doppelt so lang wie der grössere Durchmesser der Schale (800  $\mu$ ) „und mit zarten, schief aufwärts gerichteten Seitenborsten weitläufig besetzt“. *Crania* hat aber überhaupt keine Borsten. Die einzige Brachiopodengattung, bei der die Borsten gefiedert sind, ist *Discina* (im weitem Sinne), und ebenso erreichen allein bei *Discina* die Borsten eine verhältnissmässig so bedeutende Länge.

FRITZ MÜLLER hielt selbst die von ihm beobachtete Larve für eine *Discina*-Larve. Denn, wie aus einer Notiz bei MORSE (in: Proc. Boston Soc. Nat. Hist., V. 15, 1872/73, p. 356—357) hervorgeht, hat er später noch eine andere *Discina*-Larve beobachtet, die zu einer Art gehört, welche Prof. DUNKER als *D. radiata* bestimmte.

MORSE selbst erklärt an verschiedenen Stellen MÜLLER's Larve für eine *Discina*-Larve.

Es ist also zweifellos, dass die in Rede stehende Larve zu *Discina* gehört.

Man kann aber noch weiter gehen und mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit behaupten, dass die MÜLLER'sche Larve zu *Discinisca atlantica* KING gehört. Diese Art ist im Atlantischen Ocean weit verbreitet.

Der südlichste bis jetzt bekannte Fundort liegt etwas nördlich vom Aequator in einer Linie, welche Fernando Noronha und die Capverdischen Inseln verbindet.

Die Discinen im Allgemeinen gehören dem seichten Wasser an. *Discinisca atlantica* ist eine Tiefseeform, damit stimmt auch überein, dass FRITZ MÜLLER die erwachsenen Thiere nicht beobachtet hat.

Die von mir untersuchten Larven stammen aus dem Indischen Ocean. Auch hier ist, ebenso wie im Stillen Ocean, *Discinisca atlantica* an verschiedenen Stellen gefunden, so z. B. auf 4° 33' S. und 120° 58' O., d. h. im Golf von Boni an der Südküste von Celebes, also gar nicht besonders weit von der Rhoistrasse, wo die mir vorliegenden Larven gefangen sind.

Ziehen wir also die vollständige Uebereinstimmung der von FRITZ MÜLLER beobachteten Larven und der von mir untersuchten in Betracht und berücksichtigen den Umstand, dass für keine andere *Discina*-Art eine so weite Verbreitung nachgewiesen ist wie für *D. at-*

*lantica*, so halte ich es für ziemlich sicher, dass die MÜLLER'sche Larve zu der genannten Form gehört.

Weiter halte ich es denn für sehr wahrscheinlich, dass die von SIMROTH aus dem Planktonmaterial unter No. 4 beschriebene Larve zu *Crania* gehört.

### Erklärung der Abbildungen.

Es bedeutet:

*Centr. sin* Centralsinus

*Drm* Darm

*Edrm* Enddarm

*Ggl. i. oes* unteres Schlundganglion

*lat* Musc. lateralis

*Mtrd* Mantelrand

*Nephr* Nephridien

*obl. int* Musc. obliquus internus

*occl. ant* Musc. ocluser anterior

*Oes* Oesophagus

*Periostr* Periostracum

*S* Schale

*St* Stiel

*Tent* Tentakel

### Tafel 31.

Fig. 1. Eine Larve von der Dorsalseite. Von den Muskeln sind nur die *Occl. ant.* eingezeichnet. Vergr. 187.

Fig. 2. Die rechte Hälfte, von der Dorsalseite. *h* hoch, *t* tief (ventral). Vergr. 340.

Fig. 3. Ventralansicht. Vergr. 340.

Fig. 4. Sagittalschnitt. Vergr. 340. 4 a u. b das Epithel des Mitteldarms an den entsprechenden Stellen (stärker vergr.). 4 c Oberflächenstructur des Periostracums (stärker vergr.). 4 d Hinterrand der Dorsalschale (stärker vergr.).

# Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata — Helix and Arion.

By

**J. A. Murray**, B. Sc., Edinburgh.

(From the Zoological Institute of the University of Würzburg.)

---

With Plate 32 and 33.

The investigation detailed in the following pages was commenced at the suggestion of Prof. BOVERI and carried out in his laboratory during the summer sessions 1895, 1896, 1897.

It is a pleasant duty to acknowledge the liberality with which Prof. BOVERI has always put the resources of his well-appointed Institute at my disposal and his valuable advice and criticism.

My thanks are also due to Prof. BALFOUR of Edinburgh for the use of his laboratory during the autumn of 1895 and 1896; and to Prof. HERMANN of Erlangen for the use of several extremely beautiful and instructive preparations.

## I. Historical.

This work was instituted as a control to the observations of PLATNER, whose views, in spite of several attacks from various sides, are still generally accepted by cytologists.

The latest and most complete exposition of the behaviour of the Nebenkern in mitosis, given by PLATNER, is contained in the communication titled: Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. I. Zelltheilung und Samenbildung in der Zwitterdrüse von *Limax agrestis*, in: Arch. mikr. Anat., V. 33, p. 125. Briefly this is as follows: The Nebenkern never disappears entirely but only undergoes peculiar changes in form. The number of "rods" making

up the Nebenkern is constant and equal to half the chromosome number. When the centrosomes begin to move apart, the Nebenkern segments are arranged in two groups, each group containing half of the total number. On this follows a longitudinal splitting of each segment by which process the number of segments around each centrosome is again raised to the original number. It is important to note in this account, that the splitting takes place after the separation into two groups, not before, as would be necessary to make a complete analogy with the division of the chromosomes during mitosis with which it has been compared. The centrosomes move to opposite poles of the nucleus each accompanied by its rosette of Nebenkern segments, and these constitute the principal rays or "Hauptstrahlen". These remain unaltered during the metaphase, but again become arranged in two groups as soon as the division of the protoplasm and rounding off of the daughter cells is completed. In this way the second ripening division is initiated without intervention of a resting phase.

ZIMMERMANN<sup>1)</sup> recognised the division of the Nebenkern into two parts at the commencement of mitosis, and although unable to demonstrate the centrosomes, observed that the radiations were centred around a point a short distance from the nuclear membrane. He apparently did not distinguish the second spermatocyte division (second ripening division).

LEE<sup>2)</sup> combats on almost every point the statements of PLATNER. According to him the Nebenkern is the degenerating vestige of the polar portion of the spindle and is absorbed by the cytoplasm in situ when the spermatocyte enters on its next mitosis (l. c. p. 228): "La portion polaire du fuseau subit, après chaque cinèse une dégénérescence pateuse granuleuse qui aboutit à la formation du corps connue sous le nom de Nebenkern; que cette dégénérescence est totale et aboutit à l'incorporation dans le cytoplasme de tous les éléments de la portion polaire du fuseau, et enfin qu'aucun élément du Nebenkern n'intervient à titre d'élément figuré et actif dans une cinèse subséquente."

It is true when one seeks for the evidence for the conclusions

1) ZIMMERMANN, K. W., Ueber den Kerntheilungsmodus bei der Spermatogenese von *Helix pomatia*, in: *Verh. Anat. Ges.* 1891.

2) LEE, A. B., Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau etc., in: *La Cellule*, V. 11, Fasc. 2.

so boldly stated in the introduction it is not so satisfactory as could be desired. Thus as to the origin of the Nebenkern from the remains of the spindle we read (l. c. p. 240): "En présence de l'impossibilité qu'il y a à établir par l'observation ce que devient le cône fusorial à partir du moment où il est dérobé à notre regard par les chromosomes qui l'enveloppent en se constituant en noyau fille, je n'ai que la ressource de prier le lecteur d'admettre avec moi pour un instant que le Nebenkern n'est autre chose que le cône fusorial persistant, et de voir en quels points les caractères de ces deux éléments correspondent." This is far from absolute demonstration. The spindle fibres which are measured and compared in the succeeding paragraph with the Nebenkern-elements, are not these of the spermatogonium but of the first spermatocyte mitosis; the very division in which the Nebenkern is supposed to disappear.

As regards the origin of the achromatic figure LEE opposes the results of most modern work as well as those of PLATNER. The spindle is merely the nucleus which has taken this shape and become fibrillar. The Nebenkern takes no part in its formation. The polar radiations of the amphiaster are formed around two polar funnels ("entonnoirs polaires") which are extruded from the nucleus through pores in its membrane and serve to fix the nucleus to the cell-wall during mitosis. There are no centrosomes either in the Nebenkern, at the apices of the polar funnels, or at the centres of the amphiaster. The summits or points of convergence of the fibrils of the polar funnels are occupied by the pores in the nuclear membrane by which their substance is continuous with the interior of the nucleus. In the sequel facts will be detailed incompatible with these views.

The results of the present investigation may be briefly summarised as follows: The Nebenkern is the attractionsphere of the spermatocyte and contains the centrosomes. Its rodlets are optical sections of the folded condensed outer layer ("Rindenschicht"), and the division into two parts which takes place at the beginning of mitosis is a mass-division. A resting stage intervenes between the two last divisions of the spermatogenesis, so that *Helix* is an unfavorable object for the purpose of solving the reduction problem.

## II. The Nebenkern of resting Cells.

When a resting spermatocyte of the first order of *Helix pomatia* is examined in the living condition, the nucleus is clear and transparent, and at one side of it a group of highly refractive curved

rodlets is seen. They lie in all directions and together constitute the Nebenkern. Similar smaller rodlets lie in the protoplasm, giving it an opaque granular appearance. Material fixed with HERMANN'S mixture with subsequent pyroligneous acid reduction, gives almost identical results. Fig. 1a represents a cell from such a preparation in optical section. In Fig. 1 the vertical extension of each apparently independent segment is shown by shading. The rodlets do not disappear at once on changing the focus, but undergo a lateral or torsional movement: they are not rods but minute scales, the appearance of rods being merely the optical sections of minute curved surfaces. In neither figure has an attempt been made to introduce all the segments visible. Their number is much greater than the twelve or fourteen figured, and is, as LEE notes, about twenty, but it will presently appear why an accurate determination cannot be made. The cytoplasmic rodlets exhibit a similar change of position on changing the focus.

Fig. 21, which is from an *Arion* preparation, forms a transition to the appearances seen in PERENYI and sublimate acetic material given in Figs. 3—6. Here (Fig. 21) the whole Nebenkern is stained dark brown, the contours are sharp, and the black lines which limit the Nebenkern toward the cytoplasm also alter their position when the focus is changed. In fact they are the optical sections of those thicker parts of the deeply staining shell of the mamillated rounded mass, which lie in the optical axis. From this figure the transition is easy to Figs. 3—5, which are from PERENYI (Figs. 3 and 4) and sublimate acetic material (Fig. 5), stained with Bordeaux red and iron-alum haematoxylin. Here the Nebenkern stains more diffusely and seems sharply indented or drawn out into rounded projections in Figs. 4 and 5. Fig. 6 is from a sublimate acetic preparation stained with iron-alum haematoxylin alone. The Nebenkern surfaces are very deeply stained, so that they are visible in surface view, whereas in the preparation from which Fig. 1 is taken they are invisible in this position. The Nebenkern is thus a mamillated or lobulated body, the only part of which that stains strongly is the thin condensed outer layer or shell, which varies in thickness from place to place. The intricacy of the folding of this outer layer is illustrated in Fig. 2. The Nebenkern has been divided equally and the figure represents the lower half. The cut margin is represented black, and the shading shows the vertical extension.

Figs. 3, 4 and 5 also show two minute black granules in the



Nebenkern, to which the cytoplasmic radiations which surround it seem to converge. They are the centrosomes. In spermatocytes with fine nuclear network I have not been able to see them, but they soon become visible as the chromosomes become differentiated, and are of considerable size before the beginning of mitosis. Hence we must conclude that the Nebenkern is the attractionsphere of the spermatocyte. The rodlets, "Nebenkernschleifen", are not independent elements but merely optical sections of favorably lying thickened portions of the much crumpled and folded outermost layer (Umhüllungsmembran, Sphärenhülle). To speak of them as present in constant number is at least hazardous, for the methods which give the appearance of separate segments, do not enable us to observe them from every direction.

Quite recently MEVES<sup>1)</sup> has described and figured similar structures in *Salamandra*. The similarity of my Figs. 4 and 5 to his fig. 39, and of my Fig. 21 to his fig. 42, tab. 3 is very striking.

If we seek for an explanation of the occurrence of such a complicated attractionsphere in resting spermatocytes, we must apparently associate it with the long resting (i. e. not dividing) stage of the growing period. Especially noteworthy in this connection are MEVES' pregnant remarks on the relative development of the attractionsphere in spermatogonia which are dividing rapidly and those dividing more slowly (l. c. p. 14). And p. 15: "Ebenso entstehen, wie wir sehen werden, deutlich abgesetzte Sphären dann, wenn die kleinen Spermatogonien in das Ruhestadium der Spermatocyten übergehen."

### III. First Spermatocyte Mitosis.

When the chromosomes, already well formed rings, begin to lose their ragged appearance and become smooth, the centrosomes which have shown a steady increase in size, separate slightly from each other and approach the nuclear membrane (Figs. 5 and 7). They then move rapidly apart and the next stage figured shows them already separated by a considerable arc of nuclear membrane (Figs. 8 and 12). In Fig. 8 the nucleus is no longer spherical but ovoid, its long axis lying at right angles to the line joining the centrosomes. This deformity is even better marked in Fig. 9 representing a some-

1) MEVES, F., Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Sal. maculosa*, in: Arch. mikr. Anat., V. 48, tab. 3, fig. 39, 42, 45, 46).

what later stage (only one centrosome in the section). Here, in addition the centrosome lies in a depression in the nuclear membrane. Fig. 14 represents a more exaggerated form of the same condition, the nuclear membrane being greatly crumpled and the whole nucleus as it were compressed between the two radiations.

The nuclear membrane now disappears (in *Arion* much earlier, Fig. 22), and the typical amphiaster is formed (Figs. 11, 15, 23). The chromosomes now divide in the equatorial plane, and the rings become drawn out into ellipses, the long, attenuated, almost parallel limbs of which may persist for some time.

The centrosomes have steadily increased in size, reaching their greatest development in the amphiaster. The appearance of the poles in preparations stained with Bordeaux red and iron-alum haematoxylin varies with the extent to which the differentiation is carried. If only so far that the protoplasmic reticulum, while perfectly sharp, remains of a deep violet colour we get the appearance depicted in Fig. 10. The radiations end centrally in a large, dark, sharply demarcated sphere. If the process of decolourisation be continued, the black sphere can be progressively diminished in size till only a minute granule remains. The centrosome itself, i. e. the large spherical body, retains only the preliminary stain (Fig. 9 and 11). The centriole ("Centralkorn") in the preparation from which these figures are taken, is not spherical but appears drawn out into a point towards the spindle fibres. A horizontal extension of the centriole indicates the beginning of its bipartition, a process which is completed by the time the mitosis has reached its metaphase. If preparations stained with iron-alum haematoxylin alone, be decolourised to a degree corresponding to Fig. 9 and 11 the spindle fibres thin off suddenly before reaching the centriole at a distance corresponding to the outer limit of the centrosome (cf. LEE, l. c. p. 238). If the differentiation be pushed too far the centriole also is decolourised<sup>1</sup>).

If Figs. 8, 9 and 14 be examined carefully it will be seen that the radiations end centrally in a point at some distance from the nuclear membrane (as noted previously by ZIMMERMANN, l. c.). This distance increases with the progress of the centrosomes towards the poles and in Fig. 14 (representing a condition probably not constant),

---

1) This behaviour of the centrosomes corresponds exactly with that in the egg of *Ascaris megalcephala* according to the researches of Mr. E. FÜRST of the Würzburg Zoological Institute.

it is considerable. Such appearances seem to me quite incompatible with the view, held by LEE, that the radiations (for his "entonnoirs polaires" can be nothing else), are centred around pores in the nuclear membrane. The discovery of centrosomes in the Nebenkern prior to mitosis is corroborative evidence of the most indisputable kind that the processes of cell division in the spermatogenesis of *Helix* conform to the generally accepted type.

#### IV. The Nebenkern during the preceding Changes.

When the centrosomes separate from each other the Nebenkern undergoes important changes. It suffers disintegration into a number of fragments which separate into two groups, one around each centrosome. Still preserving this arrangement they accompany the centrosomes to the poles of the nucleus (Figs. 7, 12—15, 19, 22). I have been unable to count the number of fragments in each group. In late prophase a marked inequality in this respect is often noticeable between the two radiations. In addition several lobules frequently separate en masse, and pass to one or the other pole (Figs. 14 and 22; cf. MEVES' figures of "Sphaerenbrocken", l. c.). In the amphiaster the Nebenkern fragments lie so that they are seen from the edge when the achromatic figure is seen in profile (Figs. 15, 23), from the surface when looked at from the pole (Fig. 10 a). It is extremely difficult to decide whether they lie between the radii or are connected with them. During the metaphase I have only obtained fragmentary evidence of their continued existence in *Helix*, but they are easily demonstrable in telophases (Fig. 16). In *Arion* the series is quite complete (Figs. 24 and 25). Here we can see how the Nebenkern fragments lose their orderly arrangement with the involution of the radial system and coalesce to form the Nebenkern of the spermatocytes of the second order.

A similar series of figures (Figs. 18—20) is given for the second ripening division of *Helix* which now ensues, the chromatin of the daughter nuclei having in the meantime formed a rather coarse reticulum (Fig. 16 and 17). The amphiaster of the second ripening division is sharply distinguished from that of the first, by the smaller size of the cells, rather finer cytoplasmic reticulum and the loosely apposed parallel daughter chromosomes (cf. Figs. 15 and 20).

The number of ring chromosomes entering into the equatorial plate of the first ripening division is twenty-four. The number of pairs of sister-chromosomes in the second division is probably the

same; it is at any rate much greater than twelve. The divisions of the spermatogonia are characterised by a much larger number and in those cases where it has been possible to count, as nearly as could be made out, forty-eight. This is interesting as VOM RATH<sup>1)</sup> gives the somatic number of chromosomes for *Helix* as twenty-four — the reduced number as twelve. PLATNER counts in the first ripening division twenty-four, in the second twelve. I have never seen preparations with twelve rings in the first ripening division although I have examined material collected from widely separated parts of Germany, and in the absence of such, decline to decide whether there are here two varieties comparable to *Asc. meg. univalens* and *bivalens*, or whether a difference in interpretation of the microscopic images is the explanation.

### V. Conclusion.

The observations recorded above, are so little in favour of the nuclear nature of the Nebenkern, that it would be preferable to drop the term altogether. At present any doubtful structure in the protoplasm of cells belonging to the cycle of spermatogenesis, is dubbed Nebenkern and each author is under the necessity of defining his use of the hackneyed term. Some purely descriptive name, such as archoplasm mass or attractionsphere (although this is also open to objection), should be adopted till our knowledge of these structures is more advanced.

Whether the sphere fragments are partly transformed into the radiations is very difficult to decide. It is certainly very suggestive of such a fate, that, in preparations which show the Nebenkeru in resting cells, and even in late prophase, with diagrammatic clearness, the fragments in amphiaster and metaphase are smaller and much less strongly stained, or even completely decolourised.

The cause of the disintegration of the attractionsphere as mitosis begins is not very clear. Probably, the entrance of new material into it in connection with the increased activity of the centrosomes, distends it and ultimately separates the lobules from each other. It is difficult otherwise to comprehend the sudden increase in the number of radial fibres and the recession of the fragments from the centrosome.

---

1) VOM RATH, O., Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris*, in: Arch. mikr. Anat., V. 40, 1892.

The most important result of this research consists in the proof I have adduced for the conclusion that in the attractionsphere (Nebenkern) of Pulmonata no structures exist in any way comparable to chromosomes. The salient characters by which these are recognised: constant number, equal distribution to the daughter cells, and longitudinal division, are absent. The figures show that the number of the constituent elements ("Stäbchen", "Archoplasmaschleifen", "batonnets") varies considerably and that the total of twelve, given by PLATNER, is frequently exceeded. The distribution to the poles is frequently a very unequal one, and the fact that large masses consisting of several "Stäbchen" may pass together to one of the poles in very strong evidence against an equal division, especially by means of longitudinal division. The form of the elements is also against the possibility of such a mode of multiplication and the figures which simulate such a condition are seen on careful analysis to result from the approximation of the optical sections of a much curved surface. Such considerations militate strongly against the supposed high importance of the constituent elements of the sphere (Nebenkern) as such. The importance of the attractionsphere from a morphological and cytomechanical standpoint cannot be decided till our knowledge of its origin and participation in the formation of the spermatozoon is more complete. On these points I have no observations to offer.

The intervention of a well-marked resting phase of the chromatir between the two ripening divisions renders futile attempts to decide the relations existing between the daughter elements of the first spermatocyte division and those forming the equatorial plate of the second.

### Appendix.

The recent paper of LEE<sup>1)</sup> came into my hands too late to receive notice in the text. Although dealing in the main with different points there are in it a number of statements and conclusions which are, to say the least, rendered improbable by the observations detailed above.

As regards the spermatogonia LEE states that the number of chromosomes entering into the equatorial plate is 48 arranged in pairs.

1) LEE, A. B., Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia, in: La Cellule, V. 13, Fasc. 1.

My statement that there are 48 pairs of sister-chromosomes rests on many observations and partial counts of the daughter chromosomes in the spermatogonium metakinesis; and on an observation of a late prophase in one of these cells. There were two radiations at nearly opposite poles of the nucleus which (the nucleus) appeared in three consecutive sections. The pairs of chromosomes were very closely apposed and had apparently arisen by longitudinal splitting of single elements. There were of these pairs between 40 and 50 in the three sections. If this be so LEE has probably identified an amphiaster of a spermatocyte II with little cytoplasm, with the spermatogonium-amphiaster (cf. figs. 20 and 59). The growing zone is not represented and there is no attempt to show how, from the telophases of spermatogonium mitoses (fig. 29), the resting spermatocytes are produced (fig. 30). The gap is wide enough to need bridging.

In chapter 2 the author discusses the structure and division of the spermatocytes I. While dealing mainly with the evolution of the chromosomes some points treated of in the present communication are discussed.

According to LEE the rings or ellipses, which are formed before mitosis begins, lose the lumen and become solid unanalysable granules. I feel sure if LEE had used material fixed with PERENYI'S fluid he would have had no difficulty in demonstrating rings even in the equatorial plate. Osmic mixtures and sublimate produce images which, however valuable for the study of the cytoplasm, are far from satisfactory when the chromosomes are under observation.

In the new paper also, LEE maintains his position with regard to the existence of centrosomes. He confounds them with the peculiar granules which occur scattered through the cytoplasm and are characterised by a much stronger affinity for iron-alum haematoxylin than is possessed by the centrosomes. The position, staining reactions, and variations in size of the bodies which I have described as centrosomes should leave no doubt in the mind of any one that here at least LEE is at fault. A negative is proverbially hard to prove and negative evidence in cases like the present is far from being conclusive. In view of these considerations LEE'S account of the origin of the achromatic figure loses considerably in probability and he would probably find it difficult to account for appearances such as my Fig. 14. There is moreover an important discrepancy between the account of the prophases of mitosis of the spermatocytes I as

given in the former publication<sup>1)</sup> and that in the memoir under consideration. In the earlier paper the asters are described as being formed at a late period around the polar funnels ("entonnoirs polaires"), these latter being fibrillar portions of nuclear substance which have been extruded through pores in the nuclear membrane, l. c. p. 237. In the more recent paper in discussing on p. 233 the arrangement of the chromosomes into two groups, one in the vicinity of each aster the autor speaks as if the asters were formed first and then had superadded to them the polar funnels. Thus on p. 234 we read: "Je crois . . . qu'il y a un moment peu après l'établissement des asters où les chromosomes se présentent en un ou deux groupes au voisinage immédiat des deux asters ou de l'un d'eux . . . . Je soupçonne qu'à ce moment il s'établit à chaque pôle du noyau un pore par lequel le noyau est mis en communication ouverte avec le cytoplasme: que par ces pores le noyau déverse une substance milieuse dans le corps de la cellule, substance qui y forme les entonnoirs polaires etc."

But if the polar funnels are formed after the asters, what is the cause of the appearance of the latter? A return to the old well-established point of view seems inevitable. As to the point of fact whether the radiations have any influence on the position of the chromosomes prior to the resolution of the nuclear membrane, I have not a sufficient number of observations on which to found an authoritative opinion.

I have little to remark about the spermatocytes II. The peculiar glassy appearance which osmic acid gives to the chromosomes renders their analysis very difficult and I have little doubt that if LEE had used PERENYI material as a control he would have easily found such figures as those appended to the present paper. Whether these indicate a longitudinal splitting in the morphological sense or not is difficult or impossible to determine as the analysis of the metakineses and anaphases of the first ripening division is extremely difficult.

It is needless to undertake an exhaustive review of the concluding chapters which deal with theoretical conclusions. These, for the most part, depend on the non-existence of centrosomes and on the absence of a numerical reduction in the spermatogenetic series. The first of these premises is untenable and the second far from secure.

LEE considers the cytoplasm of the spermatocytes I as made up

1) Sur le Nebenkern etc., in: *La Cellule*, V. 11.

of an interlacing mass of fibrils which bifurcate or divide into three or more branches during their course. The result at which I have arrived after somewhat extended study is that we have here an alveolar structure of which the interspaces are in wide intercommunication. In this way the septa are reduced to the condition of compressed fibrils which anastomose with each other freely. The evidence for this view is contained in my figures especially such as show the appearances presented by the peculiar cytoplasmic rodlets mentioned in the text.

Edinburgh, March 1898.

---



## Explanation of the Figures.

All figures were drawn with the camera with the paper on the work-table. The protoplasm could only be partly so traced but in every case the coarseness of the reticulum was obtained in this way.

### Plate 32.

Figs. 1—20. *Helix pomatia*. Figs. 21—25. *Arion*. Figs. 1, 1a, 10a, 12, 13, 21—25 are from Professor HERMANN'S preparations.

Figs. 1—15. Spermatocytes of first order. *Helix pomatia*.

Fig. 1. Resting spermatocyte. HERMANN'S mixture pyroligneous acid.  $\times$  2250.

Fig. 1a. Same cell optical section.

Fig. 2. Resting spermatocyte. Folded attractionsphere. HERMANN'S mixture pyroligneous acid, iron-alum haematoxylin.  $\times$  2250.

Fig. 3. Attractionsphere diffusely stained, centrosomes and radiation, chromosomes already rings. PERENYI'S mixture Bordeaux red, iron-alum haematoxylin.  $\times$  1100.

Fig. 4. Similar preparation, sphere indented, same fixation and stain.  $\times$  comp. ocular 6, apoch. 1.5 mm, projected on work-table.

Fig. 5. Similar preparation, nucleus more advanced, radiation stronger. Sublimate acetic, same stain.

Fig. 6. Resting spermatocyte. Sublimate acetic, iron-alum haematoxylin.  $\times$  2250.

Fig. 7. Early prophase, centrosomes approach nuclear membrane. PERENYI'S mixture, Bordeaux red, iron-alum haematoxylin.  $\times$  2250.

Fig. 8. Prophase later, vide text. Same fixation and stain.  $\times$  2250.

Fig. 9. Still later prophase, vide text. Same fixation and stain.  $\times$  2250.

Fig. 10. Pole of amphiaster, large centrosome, vide text. Same fixation and stain.  $\times$  2250.

Fig. 10a. Pole of nearly comple amphiaster from below. Sphere fragments in surface view. HERMANN'S mixture pyroligneous acid.  $\times$  2250.

Fig. 11. Amphiaster centrosomes as in Fig. 9, vide text. PERENYI'S mixture, Bordeaux red, iron-alum haematoxylin.  $\times$  2250.

Fig. 12. Prophase. HERMANN'S mixture pyroligneous acid.  $\times$  2250.

Plate 33.

Fig. 13. Slightly later prophase. Same fixation.  $\times$  2250.

Fig. 14. Still later prophase — distortion of nuclear membrane. Large mass of sphere fragments near one centrosome. HERMANN'S mixture pyroligneous acid. Alcoholic haematoxylin and potassium bichromate.  $\times$  2250.

Fig. 15. Amphiaster. Sphere fragments around both poles. HERMANN'S mixture pyroligneous acid, alcoholic haematoxylin with permanganate of potash differential on slide saffranin.  $\times$  2250.

Figs. 16—20. Spermatocytes of second order. HERMANN'S mixture and pyroligneous acid, haematoxylin on slide, saffranin.

Fig. 16. Telophase of first ripening division, Verbindungsfasern becoming transformed into Zellkoppel.  $\times$  2250.

Fig. 17. Later stage, nucleus vesicular, coarse chromatin network, fusion of Verbindungsfasern with old Zellkoppel.  $\times$  2250.

Fig. 18. Chromosomes differentiated for second division, sphere still single.  $\times$  2250.

Fig. 19. Late prophase, chromosomes apparently longitudinally splitting.  $\times$  2250.

Fig. 20. Amphiaster second ripening division, vide text.  $\times$  2250.

Figs. 21—25. *Arion*, spermatocyte I.

Fig. 21. Resting spermatocyte, vide text.  $\times$  2250.

Fig. 22. Prophase. Large sphere fragment with one pole.  $\times$  2250.

Fig. 23. Amphiaster.  $\times$  2250.

Fig. 24. Metaphase.  $\times$  2250.

Fig. 25. Telophase.  $\times$  2250.

---

# Beitrag zur Kenntniss der Gaumenbildung bei den Reptilien.

Von

Dr. Carl II. Busch.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Giessen.)

---

Hierzu Tafel 34—40.

Die morphologischen Verschiedenheiten der Munddecke bei den Reptilien sind zwar schon öfter von Forschern angedeutet und in speciellen Fällen theilweise auch näher beschrieben worden, aber eine zusammenhängende, umfassende Behandlung dieses Gegenstands existirt meines Wissens bis heute noch nicht. Es dürfte daher ein Beitrag zur Erweiterung unserer Kenntnisse, wenn auch nur in Bezug auf die Munddeckenbildung der Lacertilier, um so willkommener sein, als die schon bei den Schildkröten begonnene, aber erst bei den Krokodilen zur hohen Vollendung kommende Ausbildung eines wirklichen Gaumens uns die Fragen nahelegen:

- a) Finden wir unter den heutigen Eidechsen Formen, die sich hinsichtlich einer allmählich fortschreitenden Vervollkommnung des Baues ihrer Munddecke zu einer aufsteigenden Reihe anordnen lassen?
- b) Vermögen wir in den obersten Gliedern dieser Reihe Vorstufen zu der Gaumenbildung von Schildkröten, Krokodilen und Säugethieren zu erkennen?

Bevor wir nach dieser Richtung hin die einzelnen Familien der Lacertilier einer nähern Betrachtung unterwerfen, ist es nöthig, zunächst mit wenigen Worten des abweichenden Verhältnisses zu gedenken, in welchem bei den niedern und höhern luftathmenden Vertebraten das Geruchsorgan zur Mundhöhle steht. Bei den Amphibien

ist das Geruchsorgan im Wesentlichen nichts anderes als ein einfacher Nasengang, der die Decke der primären Mundhöhle kurz hinter dem Prämaxillare durchbricht. In einen Gegensatz dazu tritt die Nasenhöhle der Säuger dadurch, dass an ihrer Bildung nicht nur ein dem Nasengang der Amphibien entsprechender Hohlraum, sondern auch noch ein Abschnitt der ursprünglichen Mundhöhle theilhaftig ist, der gegen die definitive oder secundäre Mundhöhle durch den harten und weichen Gaumen abgegrenzt wird. Nur in diesem Sinne werde ich in meiner Arbeit von einer Nasenhöhle sprechen. — Der bei den Säugethieren noch verbleibende, ungetheilte hintere Abschnitt der primären Mundhöhle bildet bekanntlich den Pharynx, in den die Einmündung der Nasenhöhle hinter dem weichen Gaumen durch das Ostium pharyngo-nasale erfolgt. Als Choanen bezeichne ich in Uebereinstimmung mit dem ursprünglichen Gebrauch nur die hintere Oeffnung am macerirten knöchernen Schädel. Eine scharfe Definition dieser Benennungen und ein strenges Festhalten an der ihnen einmal in der Anatomie des Menschen gegebenen Bedeutung erscheint mir unerlässlich. Ich werde deshalb im Folgenden nur da von Choanen sprechen, wo eine Trennung der secundären Mundhöhle von der Nasenhöhle durch einen knöchernen Gaumen besteht.

Unter den Reptilien ist letzteres bekanntlich am vollständigsten der Fall bei den Krokodilen. Diese übertreffen hierin sogar noch die meisten Säuger, in so fern sich bei ihnen an der Herstellung der Gaumenplatte nicht nur die Maxillaria und Palatina, sondern auch noch die Pterygoidea dadurch theilhaben, dass sie von ihrem lateralen Rand aus Gaumenfortsätze bilden, die in der Mittellinie zusammenstossen. Hierdurch fallen die Choanen gänzlich in den Bereich der Flügelbeine, was bei den Säugethieren fast niemals geschieht. Aehnliche Verhältnisse der Gaumenbildung wie bei den letztern finden wir unter den Schildkröten bei den Cheloniiden, indem auch bei diesen die Pterygoidea nicht in die Begrenzung der Choanen mit einbezogen werden. Der Gaumen der Cheloniiden kommt ausschliesslich dadurch zu Stande, dass sich an den langen, unpaaren Vomer von beiden Seiten her vorn die Gaumenfortsätze der Maxillaria und dahinter diejenigen der Palatina anlegen. Diese sowie die Gaumenfortsätze der Maxillaria berühren sich hier jedoch in der Mittellinie nicht, sondern bleiben durch den Vomer von einander getrennt. Am hintern Rande des letztern, ziemlich weit vor den Flügelbeinen, liegen die Choanen. Bei *Testudo*, *Emys* und *Trionyx* finden wir keinen harten, sondern nur einen weichen Gaumen in mehr oder weniger ausgeprägter Form.

Bei den Ophidiern kommt es überhaupt nicht zu einer Gaumenbildung; wir können sie daher gänzlich von unserer Betrachtung ausschliessen und uns nunmehr der engeren Frage nach dem Munddeckenbau der Lacertilien zuwenden. Ich bemerke jedoch von vorn herein, dass es mir bei dem grossen Umfang des Gebiets nicht möglich gewesen ist, von allen Familien geeignete Repräsentanten zu erlangen und zu untersuchen; ich habe deshalb meine Beobachtungen auf die bekanntesten Familien beschränkt. Der Anordnung meines Materials habe ich den BOULENGER'schen „Catalogue of the Lizards in the British Museum, Second Edition, Vol. 1—3“ zu Grunde gelegt. Von den echten Lacertilien habe ich die *Geckonidae*, *Agamidae*, *Iguanidae*, *Anguidae*, *Varanidae*, *Teiidae*, *Amphisbaenidae*, *Lacertidae*, *Scincidae* und *Chamaeleontidae* untersucht; ausserdem habe ich noch, trotz seiner Sonderstellung, *Sphenodon* in meine Betrachtungen mit hineingezogen.

Die Munddecke der Eidechsen stellt allgemein ein mehr oder weniger hohes Gewölbe dar, dessen Seitentheile die bogenförmige Zahnreihe tragen. Längs der Aussenseite von dieser erstreckt sich ringsum ein mit der Oberlippe der Säuger zu vergleichendes Gebilde, dem an der lingualen Seite des Zahnbogens ein mehr oder weniger dicker Wulst gegenüber steht. Ersteres ist im Wesentlichen eine Hautduplicatur, die oft durch Einlagerung von Drüsen verdickt wird; es trägt an der Aussenseite die Lippenschilder und ist von den Zähnen gewöhnlich durch einen schmalen, aber tiefen Spalt getrennt. Ich werde dieses als „Aussenlippe“ (*A. L.*) bezeichnen, im Gegensatz zu dem längs der lingualen Seite des Zahnbogens hinziehenden Wulst, den ich „Innenlippe“ (*J. L.*) nennen will. An der letztern lassen sich in der Regel zwei verschiedene Abschnitte unterscheiden. Von diesen bildet den Haupttheil die eigentliche Innenlippe, welche sich in Gestalt eines Wulstes längs der Maxille hinzieht und im Bereich des Zwischenkiefers gewöhnlich eine kleine knopfartige Verdickung aufweist (*Zw. K.*). Wo eine solche vorhanden ist, setzt sie sich jederseits durch eine seichte Furche von dem übrigen Lippenwulst ab. Dieser trägt als zweiten Theil der Innenlippe medianwärts eine durchweg stark entwickelte Schleimhautfalte, die „Lippenfalte“ (*L. F.*) genannt sein mag. Diese ist histologisch dadurch von der eigentlichen Innenlippe verschieden, dass sie bei fast sämmtlichen von mir untersuchten Eidechsen vollkommen drüsenfrei bleibt, während die letztere gewöhnlich Drüsen enthält. Nach hinten reicht die Lippenfalte jederseits bis an zwei mächtige Wülste (*K. W.*) heran, welche durch die Kaumuskeln hervorgerufen werden.

Von diesen Wülsten setzt sich jene Falte mit ihrem hintern Ende meist ziemlich scharf ab, während sie gegen die vordere Partie der Mundhöhle ganz allmählich verstreicht.

Zwischen diesen, gleichsam die Pfeiler des Gewölbes darstellenden Seitentheilen des Mundes spannt sich nun dessen eigentliche Decke aus, die in ihrem Bau mannigfaltige Variationen aufweist. Ihre gewöhnliche Grundform zeigt dicht hinter dem Bereich des Zwischenkiefers ein auf dem Pflugscharbein ruhendes Feld, welches BORN „Mittelpatte“, REICHEL „Gaumenfeld“, VOGT u. YUNG — bei *Lacerta* — „Vomerknopf“ genannt haben, für das mir „Vomerpolster“ (*V. P.*) eine passendere Bezeichnung zu sein scheint. Gestalt und Grösse dieses Polsters wechseln in den einzelnen Familien der Lacertilier sehr; auch ist es häufig in verschiedene Abschnitte gesondert. Fast ausnahmslos führt ein niedriger, medianer Kamm, die „Vomerleiste“, (*V. L.*) von dem vordersten Theil der Innenlippe auf das Vomerpolster über. Zu beiden Seiten wird dieses durch zwei weite Oeffnungen begrenzt, die mit dem Epithel der Mundschleimhaut ausgekleidet sind und nach oben in die mit Riechzellen versehenen Abschnitte des Nasengangs hinleiten. Da sie die Einmündung des letztern in die Mundhöhle vermitteln und sich zu demselben analog verhalten wie die mit Epidermis ausgekleideten „äussern Vorhöhlen“ des Nasengangs (BORN), sollen sie als dessen „innere Vorhöhlen“ (*J. V.*) bezeichnet werden. Diese wie auch das Vomerpolster sind nach hinten durch die grösste Partie der Munddecke begrenzt, die ich nach den über ihr liegenden Knochen „Palatopterygoidfeld“ (*Ppt. F.*) nenne. Dasselbe trägt jederseits die hintern Partien der Lippenfalte und ist von einer bald engern, bald breitem medianen Furche durchzogen. In diese schneidet von hinten die „Sphenoidbucht“ (*Sph. B.*) ein, an deren Grund gewöhnlich ein langer, spindelförmiger Wulst die Lage des Rostrum sphenoidale erkennen lässt. Ausser dieser Bucht bilden den hintern Abschluss des Palatopterygoidfelds die bereits oben erwähnten Kau-muskelwülste.

In der Regel bleiben an der Munddecke die innern Vorhöhlen des Nasengangs nicht in ihrer ganzen Breite sichtbar, sondern jede von ihnen wird durch eine klappenartige Falte überdeckt, die sich vom Palatopterygoidfeld aus längs der Basis der Innenlippe gegen den Zwischenkiefer hin erstreckt. Hierdurch bleiben zumeist von den weiten Oeffnungen der innern Vorhöhlen des Nasenganges nur zwei schmale Spalten zu beiden Seiten des Vomerpolsters übrig. Letztere will ich „Nasengaumenspalten“ (*N. Sp.*) nennen, jene Deckfalten aber

— aus später zu ersehenden Gründen — „Gaumenblätter“ (*G. Bl.*). An ihrem vordern Ende sind die Nasengaumenspalten gewöhnlich äusserst eng und gegen die Innenlippe umgebogen; sie vermitteln daselbst die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs. Ihr hinterer Abschnitt besitzt dagegen eine bald mehr bald weniger beträchtliche Breite, so dass man von hier aus einen Theil der innern Vorhöhlen des Nasengangs überblicken kann.

Der Beschreibung der echten Lacertilier lasse ich diejenige des einzigen lebenden Rhyngocephaliers, *Sphenodon punctatus*, vorausgehen. Die Munddecke (Taf. 34, Fig. 1) desselben zeigt eine der einfachsten Formen. Von den meisten echten Lacertiliern abweichend ist bekanntlich u. A. bei *Sphenodon* das Vorkommen einer Reihe kräftiger Gaumenbeinzähne, welche annähernd parallel mit der hintern Hälfte des maxillaren Zahnbogens verläuft. Dieser eigenthümlichen Anordnung der Zähne entsprechend ist auch die Innenlippe modificirt, indem sie sich in ihrem hintern Abschnitt gabelt und mit dem einen Ast zwischen beide Zahnreihen, mit dem andern medianwärts von den Gaumenbeinzähnen hinzieht. Der mediale Ast trägt die Lippenfalte. Dieselbe bleibt ganz auf den Bereich der Gaumenbeinzahnreihe beschränkt und verstreicht an deren vorderem Ende jederseits ziemlich plötzlich gegen die Innenlippe. Letztere nimmt kurz hinter der Prämaxille erheblich an Breite zu, bis sie sich mit dem schmalen, in der Mittellinie aufsteigenden Zwischenkieferknopf vereinigt. Von diesem nach hinten führt die Vomerleiste als ein niedriger, medianer Wulst zur eigentlichen Munddecke empor. Den vordern Theil der letztern bildet das Vomerpolster. Dasselbe zerfällt in zwei deutlich unterschiedene Abschnitte: hinten ein grosses Oval mit verdickten lateralen Rändern und davor ein rautenförmiges kleineres Stück, das von den umgebenden Partien scharf abgegrenzt und von der Vomerleiste durchzogen ist. Diese erstreckt sich von vorn her ungefähr bis zur Mitte des ovalen Abschnitts als ein niedriger medianer Kamm, dann aber gabelt sie sich und läuft nach hinten in Form zweier dicken Wülste gegen die lateralen Ränder des Vomerpolsters aus. Die zu beiden Seiten von diesem gelegenen schmalen Nasengaumenspalten bilden lange, sichelförmig gegen die Medianlinie gebogene Einschnitte, die von unten her keinen Einblick in die innern Vorhöhlen des Nasengangs gestatten. Ueber die letztern hin legen sich die nur mässig entwickelten Gaumenblätter. Dieselben setzen sich mit ihrem freien vordern Rand scharf von den benachbarten Weichtheilen der Mund-

decke ab, verstreichen aber nach hinten allmählich gegen das Palatopterygoidfeld. Dieses wird seiner ganzen Länge nach von zwei starken, gegen einander convexen Leisten durchzogen, welche mit ihrem vordern Ende unmittelbar an die aufgeworfenen Ränder des Vomerpolsters grenzen, während sie nach hinten bis an die mächtigen Kaumuskelwülste reichen, vor denen sie zusammen mit der Innenlippe endigen. Das von diesen Leisten eingeschlossene Stück des Palatopterygoidfelds erscheint im Wesentlichen als eine breite Furche, in die von hinten her die verhältnissmässig schmale Sphenoidbucht scharf einschneidet.

Vergleichen wir diese Weichtheile der Mundhöhle mit deren knöcherner Decke (Taf. 34, Fig. 1 a), so zeigt uns letztere einen noch einfachern Bau. Die kräftigen Maxillen entbehren eines Gaumenfortsatzes gänzlich und legen sich mit ihrem vordern Ende an den breiten, paarigen Zwischenkiefer an. Auch diesem mangelt jede Spur eines horizontalen Fortsatzes, so dass die beiden Pflugscharbeine schon kurz hinter den Vorderzähnen mit ihm in Berührung treten. Zusammen genommen haben die Pflugscharbeine eine annähernd dreieckige Form und eine schwach gewölbte Unterfläche. Sie stossen in der Mittellinie eng an einander und besitzen vorn an ihrem ein wenig nach unten gewendeten lateralen Rand eine scharfe Ausbuchtung, entsprechend der Mündung des JACOBSON'schen Organs anderer Eidechsen. Ob aber *Sphenodon* selbst ein solches besitzt, ist mir nicht bekannt und konnte von mir nicht näher untersucht werden, weil mir zur Anfertigung von Schnittpräparaten kein Material zur Verfügung stand.

Die lateral von den Vomeris gelegenen „inneren Nasenöffnungen“ bilden zwei lang gestreckte, weite Löcher, die in den Weichtheilen fast vollständig von den Gaumenblättern überdeckt werden. Ihren hintern Abschluss erhalten sie durch die Palatina. Diese sind vorn erheblich breiter als hinten und werden in ihrer ganzen Länge durch die nach vorn bis an die Vomeris reichenden Flügelbeine von einander getrennt. In ihrer vordern Partie stossen die letztern medianwärts eine Strecke weit zusammen, nach hinten dagegen trennen sie sich und schliessen eine breite „Pterygoidspalte“ ein. Ausser dieser Spalte und den inneren Nasenöffnungen zeigt die knöcherne Munddecke aller Eidechsen — ausgenommen die der *Amphisbaenidae* — noch zwei mehr oder weniger grosse Löcher: die Foramina suborbitalia. Jedes von diesen bildet gewöhnlich ein längliches Oval, an dessen Umrandung sich von den Knochen der Munddecke gemeinschaftlich entweder das Palatinum, Pterygoideum, Transversum und Maxillare oder



nur die drei erstern allein betheiligen. Bei *Sphenodon* ist das erstere der Fall, indes bilden bei ihm die Foramina suborbitalia keine Ovale, sondern stellen knieartig gebogene Löcher dar, in welche die zahntragenden lateralen Ränder der Palatina mit einem nach hinten gerichteten Fortsatz hineinragen. In den Weichtheilen werden jene Foramina bei sämtlichen Eidechsen, wo sie vorkommen, von den hintern Theilen der Innenlippe vollständig verschlossen.

Unter den echten Lacertiliern zeigen den einfachsten Bau der Munddecke die *Agamidae* und *Iguanidae*; beide Familien lassen darin aber keine grössern Abweichungen von einander erkennen als ihre einzelnen Genera wieder unter sich. Von den erstern habe ich mit Heranziehung von Schnittpräparaten *Calotes jubatus* und *Uromastix hardwickei*, von den letztern *Iguana tuberculata* und *Phrynosoma cornutum* untersucht, während meine Beobachtungen bei den nachbenannten übrigen Vertretern jener Familie sich auf die äussere Form der Mundweichtheile und den macerirten Schädel beschränken mussten.

#### *Agamidae.*

*Calotes jubatus.* Die Munddecke von *Calotes* (Taf. 34, Fig. 2) ist verhältnissmässig stark gewölbt und in ihrem vordern Theil mit einem gewaltigen Vomerpolster versehen. Letzteres stellt eine breite, nach hinten abgerundete Platte dar, die sich sammt der niedrigen Vomerleiste ohne scharfe Abgrenzung vom intermaxillaren Theil der Innenlippe emporwölbt. Lateral trägt das Vomerpolster jederseits eine schwache Ausbuchtung, wodurch die Nasengaumenspalten an ihrem hintern Ende sich erweitern, so dass ein kleines Stück der innern Vorhöhlen des Nasengangs sichtbar wird. In ihrem vordern Abschnitt sind die Nasengaumenspalten äusserst schmal; sie vermitteln daselbst den Austritt des JACOBSON'schen Organs, das bei *Calotes* sehr klein und im Verhältnis zur Lage des gleichen Organs bei andern Lacertiliern auffallend weit von der Medianlinie entfernt ist. Die mässig stark entwickelten Gaumenblätter sind längs ihres medialen Randes schwach wellig gebuchtet und ziemlich scharf nach oben gerichtet. Sie überragen nach hinten das Vomerpolster nur ein wenig und verstreichen dann in einem sanften Bogen gegen die Lippenfalte und das Palatopterygoidfeld. Aehnlich wie bei *Sphenodon* wird letzteres auch hier in seiner ganzen Länge von zwei breiten, nach hinten convergirenden Leisten durchzogen, so dass seine Gestaltung im Wesentlichen die nämliche ist wie dort. Abweichend von der vorigen Form ist nur die breite Medianfurche des Palatopterygoidfelds, in so fern dieselbe vorn

in zwei zu den Nasengaumenspalten hin führende schmale Rinnen ausläuft. Hervorgerufen wird diese Bildung durch einen breiten, bei allen Agamiden vorkommenden keilartigen Wulst, der sich hinten an das Vomerpolster als eine Fortsetzung des die beiden Nasengänge von einander trennenden Septums ansetzt und den ich deshalb „Nasengangscheide“ nennen will.

Diesen einfachen Verhältnissen in den Weichtheilen entspricht in der Hauptsache auch die knöcherne Munddecke (Taf. 34, Fig. 2a). Die mässig starken Maxillaria tragen nur an ihrem vordern Ende wohl entwickelte Gaumenfortsätze. Dieselben stossen eine Strecke weit zusammen und trennen dadurch — im Gegensatz zu *Sphenodon* — das unpaarige Prämaxillare von den Pflugscharbeinen. Ersteres ist schmal und besitzt einen nur winzigen Processus intermaxillaris; die letztern aber sind breit und bilden zusammen ein längliches Oval, dessen untere convexe Fläche von einer breiten medianen Furche durchzogen wird. Medianwärts legen sich die beiden Vomerer in ihrer ganzen Länge an einander; ihr lateraler Rand ist nach aussen gekrümmt und entbehrt eines Einschnitts für die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs gänzlich. Die verhältnissmässig breiten Palatina liegen in ihrer vordern Partie annähernd horizontal und berühren sich daselbst, weiter nach hinten sind sie jedoch getrennt und ein wenig dachförmig gegen einander geneigt. Längs ihres medialen Randes werden sie zum grössten Theil von den Flügelbeinen umsäumt, die ihrerseits lange spitze Fortsätze gegen die Vomerer entsenden, ohne indes — wie bei *Sphenodon* — mit diesen selbst in Berührung zu treten. Eine nur an ihrem hintern Ende breit auslaufende Palatopterygoidspalte trennt die Flügelbeine vollständig von einander. Vom hintern medialen Rand der letztern erstrecken sich zwei scharf gegen die Mittellinie gebogene Cristen nach vorn bis an die innern Nasenöffnungen. Diese sind sichelförmig gegen die Vomerer gekrümmt und an ihrem hintern Ende erheblich breiter als vorn, wo sie in eine Spitze auslaufen; ein Verschluss dieser Oeffnungen findet sich am Knochen nicht.

Fragen wir jetzt nach den weitem Elementen, die ausser den soeben betrachteten Knochen zur Bildung der Munddecke von *Calotes* beigetragen haben, so geben uns die Schnittpräparate hierüber den gewünschten Aufschluss; es sind: das Epithel, Bindegewebe und Drüsen. Hiervon sind die letztern ganz und gar auf die Lippen beschränkt.

Die Aussenlippe enthält zusammengesetzte tubulöse Drüsen mit kurzen, schräg nach innen gerichteten Ausführungsgängen. Nur von einem mässig starken Bindegewebsgerüst zusammengehalten, ziehen sie

sich längs des ganzen Zahnbogens hin und häufen sich besonders in der vordern Aussenlippe zu einem mächtigen Drüsencomplex an. Im Gegensatz zu ihnen zeigen die Drüsen der Innenlippe einen acinösen Bau und weite, leicht erkennbare Ausführungsgänge, die an der medialen Seite der Lippe ausmünden. Die Drüsen durchziehen die letztere jedoch nicht ganz, sondern lassen den vordern Theil im Bereich des Zwischenkiefers frei, so dass sie in zwei getrennte Lager zerfallen. An der eigentlichen Munddecke befinden sich keine Drüsen, vielmehr sind hier die weichen Partien hauptsächlich aus Bindegewebe und Epithel gebildet. Ersteres tritt im Ganzen nur recht spärlich auf, so dass wir — abgesehen von der Nasengangscheide — nur in den Gaumenblättern und dem Vomerpolster eine mässig dicke Bindegewebsschicht antreffen. Für die übrigen Theile der Munddecke liefert vorwiegend das Epithel den Ueberzug der Knochen.

Eine im Wesentlichen gleiche Bildung der Munddecke wie bei *Calotes* zeigen unter den Agamiden *Draco volans* (Taf. 35, Fig. 6), *Agama stellio* (Taf. 34, Fig. 4) und *Amphibolurus barbatus* (Taf. 35, Fig. 5). Bei sämmtlichen finden wir ein breites Vomerpolster, das lateral von engen Nasengaumenspalten begrenzt wird und sich nach hinten durch die Nasengangscheide mit dem Palatopterygoidfeld verbindet. Dieses trägt bei allen drei Genera je zwei breite Leisten, die es in analoger Weise wie bei *Calotes* gestalten. Während aber diese Leisten bei *Agama* und *Amphibolurus* sich mit ihrem hintern Ende scharf von den Kaumuskelwülsten absetzen und von dort in einem gegen die Mittellinie convexen Bogen bis an die Nasengaumenspalten hinziehen, heben sie sich bei *Draco* von jenen Wülsten ganz allmählich ab, umschliessen ein ovales Mittelfeld und endigen, fast quer gegen die Innenlippe gerichtet, auf der Grenze zwischen dem Palatopterygoidfeld und den Gaumenblättern. Letztere sind im Allgemeinen gut entwickelt; ihre untere Fläche hat bei *Draco* ein glattes Aussehen, während dieselbe bei *Agama* und *Amphibolurus* von wellenförmigen Furchen durchzogen erscheint.

Auch die knöcherne Munddecke zeigt bei allen drei Genera ein ganz ähnliches Verhalten wie bei *Calotes*. Abweichend ist nur die breitere Palatopterygoidspalte, die sich nach vorn sogar bis zwischen die Vomeres erstreckt und von den verdickten medialen Rändern der Gaumen- und Flügelbeine begrenzt wird. Letztere entsprechen zugleich den bei *Calotes* scharf hervortretenden Leisten an der knöchernen Munddecke.

Sehr verschieden von den bisherigen Agamiden ist die Bildung der weichen Munddecke bei *Uromastix hardwickei* (Taf. 34, Fig. 3).

Schon die Lippen weichen von der gewöhnlichen Form ab. Die Aussenlippe ist zu mächtiger Entwicklung gelangt und gegen ihre hintern Enden in Folge der zahnartigen Zuspitzung der Lippenschilder mit einer eigenthümlichen Umrandung versehen. Der Innenlippe fehlt die Lippenfalte vollständig. Sie besteht im Wesentlichen aus zwei niedrigen Längswülsten, die vorn durch einen doppelten Zwischenkieferknopf mit einander verbunden werden. Von diesem führt die niedrige Vomerleiste nach hinten auf das Vomerpolster hinüber. Letzteres zerfällt in zwei ungleich grosse Abschnitte; von denselben liegt das kleinere vordere Stück mit einer glatten Unterfläche zu beiden Seiten der Vomerleiste, während der grössere Abschnitt sich an deren hinteres Ende als ein längliches Oval ansetzt und zahlreiche Querfurchen trägt. — Die Nasengaumenspalten erscheinen in ihrem Haupttheil als je zwei durch einen engen Schlitz mit einander verbundene kleine Löcher, deren vorderes an der Grenze zwischen den beiden Abschnitten des Vomerpolsters liegt. Von ihm geht nach vorn ein schmaler Spalt aus, der die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs vermittelt. Zuerst verläuft dieser Spalt annähernd sagittal, dann aber wendet er sich schräg nach aussen und schneidet in die Innenlippe ein. Die an ihrer Unterfläche mit zahlreichen Querfurchen versehenen Gaumenblätter sind breit und äusserst kräftig entwickelt. Sie erstrecken sich nach hinten fast in gleicher Länge mit dem Zahnbogen, während ihr lippenartig aufgeworfenes vorderes Ende bis an den Zwischenkieferknopf reicht. Von der Innenlippe sind die Gaumenblätter deutlich durch eine Furche getrennt; ebenso setzt sich ihr hinterer Rand scharf von dem Palatopterygoidfeld ab. Letzteres wird seiner ganzen Länge nach durch die Nasengangscheide und einen von dieser nach hinten sich erstreckenden medianen Wulst halbirt. Da jede Hälfte des Palatopterygoidfelds sich mit ihrem verdickten medialen Rand zum grössten Theil bis auf einen engen Spalt an diesen Wulst anlegt, verschwindet an der Munddecke von *Uromastix* die bei den übrigen Agamiden auftretende breite Mittelfurche vollständig. Nur eine mächtige Sphenoidbucht bleibt bestehen, wodurch die beiden Hälften des Palatopterygoidfelds in ihren hintern Partien weit von einander getrennt werden.

Eine erheblich grössere Uebereinstimmung als in den Mundweichtheilen besteht zwischen *Uromastix* und den andern Agamiden hinsichtlich des Baues der knöchernen Munddecke (Taf. 34, Fig. 3a). Die Maxillaria sind kräftig und tragen ziemlich breite Gaumenfortsätze, die sich vorn mit einer kleinen Spitze berühren. Hierdurch wird das unpaarige schmale Zwischenkieferbein, dem eine Horizontallamelle

gänzlich fehlt, von den beiden Pflugscharbeinen getrennt. Diese bilden zwei schmale Knochenblätter, die sich mit ihrer vordern Partie keilartig zwischen die Gaumenfortsätze der Maxillaria einschieben. Sie liegen vorn annähernd horizontal und stossen daselbst ein kurzes Stück zusammen, weiter nach hinten aber divergiren sie und sind dachartig gegen einander geneigt. Eine kleine, von aufgeworfenen Kanten umgrenzte Oeffnung vorn am lateralen Rand der Vomeris bezeichnet den Ort der Ausmündung des JACOBSON'schen Organs. Nach hinten werden die Pflugscharbeine durch zwei lange Fortsätze der Palatina begrenzt, die gleich den erstern aufwärts geneigt sind, während die eigentlichen Gaumenbeinkörper mehr eine flache Lage haben. Letztere sind vorn erheblich breiter als hinten und längs ihres lateralen Rands stark leistenartig verdickt. Ihr vorderer, weit ausgebuchteter Theil bildet die hintere Begrenzung der lang gestreckten und breiten innern Nasenöffnungen. Eine Berührung der Palatina unter sich findet nicht statt, vielmehr bleiben dieselben durch die nach hinten an Breite beträchtlich zunehmende Palatopterygoidspalte weit von einander getrennt. Gleiches gilt auch von den Flügelbeinen, die sich mit einem breiten Fortsatz an die Transversa anlehnen und die Palatina medianwärts eine weite Strecke umsäumen. Leistenbildungen, wie bei den übrigen Agamiden, finden sich hier nicht.

Von grossem Einfluss auf die Ausbildung der Mundweichtheile sind bei *Uromastix* die zahlreichen Drüsen, die sich in verschiedene, getrennte Lager sondern. Die Aussenlippe ist vollständig durchzogen von zusammengesetzten tubulösen Drüsen, welche in ein nur spärliches Bindegewebsstroma eingebettet liegen. Ihre kurzen Ausführungsgänge münden an der medialen Seite der Lippe aus, in dem zwischen dieser und dem Zahnbogen befindlichen Spalt. Auch die Innenlippe ist mit Drüsen versehen, und zwar liegt in ihrem vordern Drittel jederseits eine grosse traubenförmige Drüse, deren lange Ausführungsgänge, getrennt von einander, auf dem Zwischenkieferknopf ausmünden. Eine weitere grosse traubenförmige Drüse mit einem langen, nach hinten gerichteten Ausführungsgang liegt im vordern Theil des Vomerpolsters, während dessen hintere Partie ein mächtiges Lager tubulöser Drüsen enthält, die von einem zarten Bindegewebsgerüst zusammengehalten werden und am Grunde der bereits erwähnten wellenförmigen Querfurchen ausmünden. Ganz ähnlichen Bau und eine ähnlich starke Anhäufung wie im Vomerpolster zeigen die Drüsen der Gaumenblätter; auch sie tragen in unverkennbarer Weise zur stärkern Ausbildung der von ihnen besetzten Weichtheile bei. Nicht minder deutlich tritt

dies hervor bei einer weitem Gruppe von Drüsen, die sich längs des medialen Rands der beiden Hälften des Palatopterygoidfelds hinziehen und kurz hinter der Nasengangscheide auf dem medianen Längswulste in einander übergehen. Es sind zusammengesetzte tubulöse Drüsen, welche ihre kurzen Ausführungsgänge fast vertical nach unten senden.

An denjenigen Stellen der Munddecke, wo weder Knochen noch Drüsen zur stärkern Entfaltung der einzelnen Weichgebilde beigetragen haben, bestehen die letztern im Wesentlichen aus Bindegewebe und Epithel. Vorwiegend ist dies der Fall bei den hintern Partien der Innenlippe und dem drüsenfreien Theil des Palatopterygoidfelds.

Von erheblich geringerem Einfluss auf die Gaumenbildung als die vorbenannten Factoren ist ein Knorpel, der in den Gaumenblättern auftritt. Seinen Ausgang nimmt derselbe in sämmtlichen von mir beobachteten Fällen von der Knorpelkapsel des JACOBSON'schen Organs, indem er entweder hakenförmig aus dem Boden derselben oder als ein nach hinten gerichteter Fortsatz der Seitenwand jener Kapsel entspringt. Ich werde ihn deshalb kurz als „JACOBSON'schen Knorpel“ bezeichnen. Nur in wenigen Familien erstreckt sich dieser Knorpelfortsatz nach hinten bis gegen die Mitte der innern Nasenöffnungen und darüber hinaus; er endigt gewöhnlich in einer Spitze, seltener gabelförmig. Bei *Calotes* ist der JACOBSON'sche Knorpel schmal und kurz, so dass er medialwärts den Gaumenfortsatz der Maxillare kaum überragt und nach hinten nicht einmal bis an den vordern Rand der innern Nasenöffnungen reicht; bei *Uromastix* hingegen ist er viel breiter und reicht auch bedeutend weiter nach hinten.

#### *Iguanidae.*

Unter den Iguaniden zeigt *Phrynosoma cornutum* (Taf. 35, Fig. 7) den einfachsten Bau der Munddecke. Dieselbe ist seitlich und vorn von dicken Lippen umsäumt, entbehrt aber, in Folge äusserst schwach entwickelter Kaumuskeln, eines deutlichen Abschlusses nach hinten, wie wir solchen bei den andern Eidechsen vorfinden. Das an der vordern Munddecke gelegene Vomerpolster trägt in seiner ganzen Länge die spatelförmig gestaltete Vomerleiste. Es zerfällt in zwei annähernd ovale Abschnitte, von denen der vordere eine glatte, der hintere eine gefurchte Unterfläche besitzt. Die Nasengaumenspalten zeigen die gewöhnliche Form; ihr schmales vorderes Ende schneidet gegen die Innenlippe ein und dient der Ausmündung des JACOBSON'schen Organs, während ihr erweiterter hinterer Abschnitt ein Stück der innern Vorhöhlen des Nasengangs freilegt. Die schwach ausgebildeten

Gaumenblätter reichen nach hinten kaum über das Vomerpolster hinaus. Sie sind mit ihrem gebuchteten medialen Rand ein wenig nach oben gerichtet und mit welligen Längsfurchen versehen; ihr abgerundeter hinterer Rand hebt sich frei von dem Palatopterygoidfeld ab. Dieses ist von bedeutender Ausdehnung und grosser Einförmigkeit, die ausser durch kleine unregelmässige Aufwulstungen nur durch die, auch bei allen Iguaniden vorhandene, Nasengangscheide und einen tiefen medianen Spalt unterbrochen wird. Das vordere Ende des letztern reicht bis nahe an das Vomerpolster, nach hinten dagegen endigt er erst kurz vor den kleinen kommaähnlichen EUSTACHISCHEN Oeffnungen. Eine Sphenoidbucht, wie bei den übrigen Eidechsen, finden wir hier nicht.

Vergleichen wir mit diesen Weichtheilen wieder die knöchernen Munddecke (Taf. 35, Fig. 7 a), so lässt sich eine Aehnlichkeit zwischen beiden kaum feststellen. Der schmale Zwischenkiefer ist, wie bei allen Iguaniden, unpaarig und ohne jede Spur einer Horizontallamelle. Er wird nach hinten von den sich berührenden schmalen Gaumenfortsätzen der Maxillaria begrenzt und dadurch von den beiden Vomern getrennt. Diese legen sich in ihrer vordern Partie eine kurze Strecke weit an einander, während sie hinten stark divergiren. Jeder von ihnen zerfällt in einen schmalen vordern und einen breiten hintern Theil, dessen Ränder leistenartig verdickt sind. — Die innern Nasenöffnungen bilden zwei längliche Ovale, welche der knöchernen Munddecke fast quer vorlagern; sie laufen an ihrem hintern Ende spitz zu, besitzen dagegen vorn eine beträchtliche Weite. Die Palatina sind ausserordentlich breit und bilden mit den gleichfalls mächtigen Körpern der Flügelbeine den Haupttheil der knöchernen Munddecke. Beide Knochenpaare umschliessen mit ihren ziemlich steil aufwärts gerichteten medialen Rändern eine gewaltige Palatopterygoidspalte, die sich fast bis an das vordere Ende der Pflugscharbeine erstreckt. Gegen diese entsenden die Palatina kurze, gedrungene Fortsätze, die durch eine breite, schräg gegen die Mittellinie verlaufende Furche von den eigentlichen Gaumenbeinkörpern deutlich abgesetzt sind. Lateral von den letztern liegen die sehr kleinen, annähernd dreieckigen Foramina suborbitalia. Dieselben treten, im Gegensatz zu den bisher betrachteten Eidechsen und den übrigen Iguaniden, mit den Flügelbeinen nicht mehr in Berührung und werden nach hinten durch die sehr breiten Transversa begrenzt. An der Berührungsstelle mit diesen zeigen die Pterygoidea starke, nach unten gerichtete Fortsätze, die mit einer knopfartigen Verdickung endigen.

Ein ziemlich umfangreiches Lager acinöser Drüsen zieht sich von der vordern Partie des Palatopterygoidfelds nach hinten zu beiden Seiten der Medianfurche hin und verursacht kleine, unregelmässige Aufwulstungen. Im Verein mit einer beträchtlichen Bindegewebslage rufen diese Drüsen an der hintern Munddecke ein dickes Polster hervor, welches die Palatopterygoidspalte fast vollständig verschliesst, so dass von ihr nur jene mediane Furche übrig bleibt. Weitere Drüsen befinden sich an der Munddecke nicht; es betheiligen sich daher an der Bildung der übrigen Weichtheile nur noch das Bindegewebe und das Epithel. Ersteres kommt in dickern Lagen nur in den Lippen und dem Vomerpolster vor, während aus letzterem vorwiegend die Gaumenblätter gebildet sind.

Nicht ganz so einförmig wie bei *Phrynosoma*, aber in den wesentlichsten Punkten doch mit ihr übereinstimmend, ist die Bildung der weichen Munddecke von *Sceloporus spinosus* (Taf. 35, Fig. 8). Ihre vordere Partie nimmt zum grössten Theil das breite ovale Vomerpolster mit seiner spindelförmigen Vomerleiste ein. Die Gaumenblätter sind nur sehr schwach ausgebildet; sie sind kurz vor ihrem hintern Ende am breitesten und verstreichen nach hinten allmählich gegen die Innenlippe bzw. gegen das Palatopterygoidfeld. Letzteres trägt vorn die sehr kurze Nasengangscheide, an welche sich nach hinten eine tiefe Medianfurche ansetzt, deren hintern Abschluss — im Gegensatz zu *Phrynosoma* — die breite aber flache Sphenoidbucht bildet. An der Grenze zwischen beiden hebt sich das Palatopterygoidfeld durch zwei, quer gegen die Innenlippe gerichtete Wülste scharf von dem hintersten Theil der Mundhöhle und den Kaumuskeln ab.

Aehnliche Verhältnisse treffen wir auch bei *Urocentron azureum* (Taf. 35, Fig. 9) an, nur dass sich hier die tiefe Medianfurche des Palatopterygoidfelds nach hinten allmählich erweitert und ohne merkliche Abstufung in die Sphenoidbucht übergeht, während die hintere Begrenzung der Munddecke nicht mehr durch besondere Querwülste, sondern direct durch die Kaumuskelwülste erfolgt.

Den ausgeprägtesten Charakter unter den Iguaniden zeigt uns in Bezug auf den Bau der Munddecke *Iguana tuberculata* (Taf. 36, Fig. 10). Die Lippen sind in normaler Weise entwickelt; ebenso treffen wir einen kleinen Zwischenkieferknopf an. Das breite Vomerpolster ist im ganzen oval geformt, im einzelnen aber lassen sich an ihm deutlich zwei verschiedene Abschnitte erkennen, von denen der kleinere vordere die Vomerleiste trägt. Der hintere Rand dieses Abschnitts ist scharf ausgebuchtet und lateral in zwei lange Zipfel ausgezogen, welche die



grössere hintere Partie des Vomerpolsters zwischen sich fassen. Diese läuft nach hinten in eine stumpfe Spitze aus und wird von einer flachen medianen Furche durchzogen. Die Nasengaumenspalten sind schwach sichelförmig gekrümmt und von mässiger Breite. Ihr vorderes Ende schneidet fast rechtwinklig gegen die Innenlippe ein; es ist von glatten, aufgeworfenen Rändern eingefasst und bezeichnet die Ausmündungsstelle des JACOBSON'schen Organs. Von den innern Vorhöhlen des Nasengangs ist nur ein kleines Stück zu erkennen, den übrigen Theil derselben verdecken die Gaumenblätter. Diese sind verhältnissmässig schmal und haben eine gefurchte Unterflache. Sie erstrecken sich nach hinten nur ein wenig weiter als das Vomerpolster und heben sich daselbst mit ihrem abgerundeten Rand frei von dem Palatopterygoidfeld ab. Durchzogen wird das letztere von zwei schwach S-förmig gekrümmten Leisten, welche mit einander eine lyraähnliche Figur bilden und gegen ihr hinteres Ende zahlreiche Pterygoidzähne tragen. Das von diesen Leisten umschlossene Mittelfeld trägt vorn die kurze, aber breite Nasengangscheide, während von hinten her die Sphenoidbucht mit einem schmalen Spalt in dasselbe einschneidet.

Die knöcherne Munddecke (Taf. 36, Fig. 10 a) weicht von derjenigen der bisher betrachteten Eidechsen zunächst dadurch wesentlich ab, dass das Zwischenkieferbein einen wohl entwickelten Processus intermaxillaris besitzt, dessen zwei seitliche Blätter mit ihrem medialen Rand scharf nach unten umgerollt und keilartig zwischen die Gaumenfortsätze der Maxillaria eingeschoben sind. Letztere berühren sich in der Mittellinie nicht; sie sind im Ganzen sehr schmal und nur an ihrem vordern Ende etwas verbreitert. Ihr medialer Rand ist daselbst ebenfalls nach unten umgebogen und längs einer kurzen Strecke den Pflugscharbeinen angelagert. Diese bilden zwei breite, grosse Knochenblätter, die medianwärts fast in ihrer ganzen Länge zusammenstossen und eine tiefe Furche zwischen sich einschliessen. Nur an ihrem hintern Ende divergiren die Vomerer ein wenig, vorn dagegen lassen sie einen kurzen medianen Spalt frei, der sich an eine runde Oeffnung des Zwischenkieferfortsatzes anschliesst und mit dieser zusammen eine Lücke bildet, welche den sonst knöchernen Verschluss des darüber gelegenen Nasengangs nach unten hin durchbricht. Bedeckt wird diese Lücke in den Weichtheilen ausser von dem Nasenknorpel noch durch die denselben überziehenden Schleimhäute, deren stärkste Herabsenkung die Vomerleiste repräsentirt. Lateral trägt jedes Pflugscharbein ausser einer kleinen Einkerbung für die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs

noch eine tiefe Rinne für die Einmündung des Thränennasengangs in die Mundhöhle. Der mediale Rand dieser Rinne ist kammartig erhaben; er setzt sich nach vorn als eine flache Leiste fort und verstreicht nach hinten allmählich längs des lateralen Vomerrands. Die innern Nasenöffnungen erscheinen als zwei gewaltige Spalten, welche schwach sichelförmig nach aussen gebogen sind und tief in den vordern Theil der Palatina einschneiden. In Folge dessen entsenden die letztern je zwei breite Fortsätze nach vorn, von denen sich die medialen an die Vomerres, die lateralen an die Maxillaria anlegen. Zwischen sich fassen diese beiden Fortsätze jedes Gaumenbeins noch eine breite Rinne, die gegen die eigentlichen Körper der Palatina scharf abgesetzt ist und sich nach hinten etwas abflacht. Der mediale Rand dieser Rinne bildet eine breite, niedrige Knochenleiste, welche von den Vomerres bis auf die Flügelbeine reicht, wo sie gleichsam den Sockel für die Pterygoidezähne liefert. Eine relativ schmale, bis an die Vomerres reichende Palatopterygoidspalte trennt sowohl die Gaumenals auch die Flügelbeine von einander.

Zahlreiche Drüsen tragen zur Ausbildung der Mundweichtheile bei. Die Aussenlippe wird in ihrer ganzen Ausdehnung von alveolären Drüsen durchzogen, deren kurze Ausführungsgänge theils an der Unterseite der Lippe, theils in den zwischen dieser und dem Zahnbogen befindlichen Spalt ausmünden. Auch die Innenlippe enthält ein grosses Drüsenlager, das aber auf den Bereich der Maxillaria beschränkt bleibt, mithin aus zwei getrennten Gruppen besteht. Die einzelnen Drüsen sind acinös und haben weite, nach unten gerichtete Ausführungsgänge. Sie bilden nur eine einzige Schicht, liegen deutlich von einander getrennt und senken sich gleichsam in das mächtige Bindegewebe ihrer Unterlage ein. Gleichfalls acinösen Bau zeigen die Drüsen, welche den hintern Abschnitt des Vomerpolsters einnehmen und mit ihren kurzen Ausführungsgängen fast senkrecht nach unten gerichtet sind. Sie häufen sich besonders stark an gegen das hintere Ende der Nasengaumenspalten und verschwinden erst allmählich auf der Nasengangscheide. Eine weitere Gruppe acinöser Drüsen überzieht die hintern Theile der zahntragenden Leisten des Palatopterygoidfelds, während dessen übrige Partien drüsenfrei bleiben. Für diese bildet fast ausschliesslich das Epithel den Ueberzug der dazu gehörigen Knochen, dagegen betheiligt sich bei den Gaumenblättern ausser dem Epithel auch noch eine mässig dicke Bindegewebsschicht an deren Ausbildung. In weit stärkern Lagen treffen wir aber das

Bindegewebe in der Innenlippe und dem vordern Theil des Vomerpolsters an.

Der JACOBSON'sche Knorpel ist bei *Iguana* nur äusserst schwach entwickelt und fast ganz ohne Einfluss auf die Gaumenblätter. Wesentlich breiter ist derselbe bei *Phrynosoma*, wo er mit seinem freien Rand medianwärts über den Horizontalfortsatz des Maxillare hinwegragt; doch endigt er auch hier bereits vor dem vordern Rand der innern Nasenöffnungen.

Zwischen dieser charakteristischen Ausbildung der Munddecke von *Iguana tuberculata* und den früher betrachteten einfachern Formen der Iguaniden bieten uns *Polychrus marmoratus* (Taf. 36, Fig. 11) und *Ctenosaura acanthura* (Taf. 36, Fig. 12) gewisse Uebergangsstufen. Bei der letztern Species stimmt die Munddecke in ihrem Bau fast vollkommen mit *Iguana* überein und weist nur ganz unerhebliche Abweichungen von dieser auf. Auch *Polychrus* nähert sich im Ganzen der *Iguana*-Form, zeigt aber andererseits eine gewisse Aehnlichkeit mit *Urocentron*, von dem er sich jedoch in so fern wesentlich unterscheidet, als bei *Polychrus* die langen Leisten des Palatopterygoidfelds und ein deutlicher Processus intermaxillaris vorhanden sind, während diese Gebilde bei *Urocentron* fehlen.

An der Munddecke von *Metopoceros cornutus* <sup>1)</sup> (Taf. 36, Fig. 13) sind die einzelnen Partien verhältnissmässig weit mehr in die Länge gezogen als bei *Iguana*, zeigen aber trotzdem deren Typus in nicht zu verkennender Weise. Der breite Zwischenkieferknopf grenzt mit seinem hintern Rand direct an das mächtige Vomerpolster, das sich in ganz entsprechender Weise wie bei *Iguana* in zwei scharf unterschiedene Abschnitte sondert. Von den lang gestreckten Nasengaumenspalten ist nur der vorderste Theil sehr schmal und hakenförmig nach aussen umgebogen; ihr hinteres Ende dagegen hat eine beträchtliche Weite. Relativ schmal und gleichfalls lang gestreckt sind die Gaumenblätter, die an ihrer Unterfläche zahlreiche Furchen tragen; nur der lippenartig aufgeworfene mediale Rand bleibt von diesen frei. Lateral und vorn sind die Gaumenblätter in deutlicher Weise von der Innenlippe abgesetzt, nach hinten dagegen verstreichen sie kurz vor dem äussersten Ende der Nasengaumenspalten ziemlich plötzlich gegen das Palatopterygoidfeld. Dieses trägt in seiner vordern Hälfte lateral zwei tiefe

1) Von dieser Art hat mir nur ein Kopf vorgelegen, dem die Haut abgezogen war.

Furchen, die von der Mundhöhle zum Nasengang hinaufführen und ein langes Mittelstück zwischen sich fassen. Letzteres grenzt vorn an das Vomerpolster und trägt die lang gestreckte Nasengangscheide, die sich als ein breiter, flacher Kamm nach hinten bis an die Sphenoidbucht erstreckt. Lateral von dieser erhebt sich auf dem Palatopterygoidfeld jederseits eine kräftige, zahntragende Leiste, deren hintern Abschluss die mächtigen Kaumuskelwülste bilden.

#### *Teiidae.*

Als Repräsentanten der Teiiden habe ich *Ameiva vulgaris* (Taf. 36, Fig. 14) und *Tupinambis teguixin* (Taf. 36, Fig. 15) untersucht. Bei beiden Gattungen ist die Aussenlippe in gewöhnlicher Weise entwickelt, dagegen weicht die Innenlippe in so fern ein wenig von der allgemeinen Form ab, als sie sich jederseits in zwei ungleich grosse Abschnitte sondert, deren hinterer die Lippenfalte trägt, während der vordere sich zu einem starken Wulst verdickt. Bei *Ameiva* grenzt dieser lateral an die keilförmige Vomerleiste und den vordersten Theil des relativ grossen Vomerpolsters. Letzteres ist äusserst lang gestreckt, so dass sein spitz auslaufendes hinteres Ende noch ein wenig über die hintersten Maxillarzähne hinausreicht. Von unten gesehen, hat es annähernd die Gestalt eines breiten Kiels, der in seinem vordern Drittel zahlreiche, schräg gegen die Mittellinie gerichtete Furchen trägt. An seinem vordern Ende zeigt das Vomerpolster jederseits einen engen, sichelförmigen Schlitz, dessen medialer Rand lippenartig aufgeworfen erscheint, während der laterale durch jenen Wulst der Innenlippe gebildet wird. Durch diese Spalten münden die JACOBSON'schen Organe aus. Jede dieser Oeffnungen setzt sich nach hinten als eine seichte Furche fort, die zu den Nasengaumenspalten hin führt; sie treten mit diesen selbst aber nicht in Verbindung, sondern bleiben von ihnen durch eine breite Gewebsbrücke getrennt. Die Nasengaumenspalten sind im Ganzen sehr eng und haben einen von oben nach unten schräg gegen die Mittellinie gerichteten Verlauf. Nur ihr hinterer Abschnitt ist mächtig erweitert, so dass ein grosses Stück von den innern Vorhöhlen des Nasengangs sichtbar bleibt. Die Gaumenblätter sind sehr wenig ausgebildet und erheblich kürzer als das Vomerpolster, dem sie mit ihrem verdickten medialen Rand aufliegen. Sie reichen nach hinten ungefähr bis an die Mitte der Lippenfalte, während sie vorn an der Grenzfurche der beiden Innenlippenwülste endigen. Nur einen verhältnissmässig kleinen Theil von der lang gestreckten Munddecke nimmt das Palatopterygoidfeld ein. Dasselbe wird der Länge nach von der

breiten Sphenoidbucht durchschnitten und zeigt an den medialen Rändern seiner beiden Hälften eine schwache Leistenbildung mit einer kleinen, knopfartigen Auftreibung in deren Mitte.

An der knöchernen Munddecke (Fig. 14 a) finden wir nur sehr schmale Gaumenfortsätze der Maxillaria, die hinter dem unpaarigen Zwischenkieferbein zusammenstossen und dieses dadurch von den beiden Vomeris trennen. Letztere bilden lang gestreckte Knochenblätter, die sich in ihrer ganzen Länge an einander legen. Der laterale Rand jedes Blattes ist stark ausgebuchtet und für den Austritt des JACOBSON'schen Organs vorn mit einer kleinen Einkerbung versehen, deren Rand eine dünne Knochenleiste säumt. Nach hinten schieben sich die Pflugscharbeine keilartig zwischen die Palatina ein. Diese sind verhältnissmässig schmal und besitzen lateral wie medial stark nach unten umgebogene Ränder, so dass ihre vordere Partie eine tiefe Rinne bildet, die von der hintern Munddecke allmählich zu den innern Nasenöffnungen empor führt. Jede dieser Oeffnungen erscheint als eine breite, längliche Spalte, die nach vorn spitz zuläuft und an der Ausmündungsstelle des JACOBSON'schen Organs endigt. Eine Berührung der Palatina findet nur in ihrer vordern Hälfte statt, wobei sie eine tiefe Furche zwischen sich fassen; weiter nach hinten trennen sie sich und schliessen mit den Flügelbeinen die lang gestreckte, schmale Palatopterygoidspalte ein. Abweichend von den bisher betrachteten Eidechsen ist hier das Verhalten der Transversa, in so fern dieselben längs des medialen Rands der Maxillaria einen breiten Fortsatz nach vorn entsenden und dadurch mit den Palatina in Berührung treten. Auf diese Weise werden die Maxillaria von der Umgrenzung der Foramina suborbitalia gänzlich ausgeschlossen, so dass hieran nur die Palatina, Pterygoidea und Transversa Theil nehmen.

An Drüsen zeigt die Munddecke von *Ameiva* zwei grössere Lager, von denen das eine den maxillaren Theil der Innenlippe, das andere die hintern Partien des Vomerpolsters durchzieht. Die Drüsen der Innenlippe bilden weite Tubuli; sie liegen in ein dickes Bindegewebe eingebettet und besitzen lange, schräg nach innen gerichtete Ausführgänge. Das andere Drüsenlager erstreckt sich über die hintern zwei Drittel des Vomerpolsters und zwar von der Stelle an, wo die oben erwähnten Furchen endigen. Die acinösen Drüsen werden durch ein kräftiges Bindegewebsstroma zusammengehalten und liegen fast ausschliesslich dem medialen Theil der Pflugscharbeine auf; sie verlieren sich erst allmählich gegen das hintere Ende des Vomerpolsters.

Den Einfluss beider Drüsengruppen auf die kräftigere Entwicklung der von ihnen durchzogenen Weichtheile erkennen wir aus den Schnittpräparaten aufs deutlichste, in so fern die drüsenfreien Partien der Munddecke eine nur mässige Stärke erlangen. An ihrer Ausbildung betheiligen sich wiederum nur das Bindegewebe und das Epithel; letzteres überwiegt besonders in den Gaumenblättern und auf dem Palatopterygoidfeld. Der JACOBSON'sche Knorpel ist auch hier nicht sehr breit. Er überragt medianwärts die Gaumenfortsätze der Maxillaria nur ein wenig und endigt hinten schon eine Strecke weit vor dem vordern Ende der innern Nasenöffnungen. Seine Einwirkung auf die Gaumenblätter ist daher bedeutungslos.

Analoge Verhältnisse wie bei *Ameiva* bestehen auch bei *Tupinambis*; ich kann mich daher auf die Hervorhebung einzelner Abweichungen beschränken. Die Lippenfalte von *Tupinambis* ist relativ weit schwächer ausgebildet als bei *Ameiva*, und auch der vordere Innenlippenwulst zeigt nicht die scharfe Ausprägung wie dort. Statt dessen ist die kurze Vomerleiste gegen ihr hinteres Ende jederseits von einem kleinen, bogenförmigen Kamm begleitet, der die Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs lateral begrenzt. Auch hier sind diese durch eine breite Gewebsbrücke von den engen Nasengaumenspalten getrennt. Letztere zeigen in ihrem vordern Abschnitt eine kleine Erweiterung, die von einem winzigen, zungenförmigen Läppchen der Gaumenblätter verdeckt wird und der Ausmündungsstelle des Thränennasengangs anderer Eidechsen entspricht. Ob aber bei *Tupinambis* gerade an dieser Stelle der Austritt jenes Canals erfolgt, vermochte ich nicht näher festzustellen, da ich Schnittpräparate nicht anfertigen konnte. — Die Gaumenblätter besitzen, obwohl die übrigen Theile der weichen Munddecke hier verhältnissmässig weit gedrungener gebaut sind als bei *Ameiva*, eine bedeutend kräftigere Ausbildung als dort, und zwar gilt dies von ihrer Breite wie Länge. Mit ihrem vordern Abschnitt liegen sie dem lang gestreckten Vomerpolster auf, übertreffen dasselbe aber bedeutend an Länge und endigen nach hinten erst auf dem Palatopterygoidfeld an der vordern Grenze zweier flachen Gruben, die den Foramina suborbitalia der knöchernen Munddecke entsprechen. Eine Leistenbildung längs der Berandung der Sphenoidbucht ist hier nicht zu erkennen, dagegen treten die beiden knopfartigen Polster zu beiden Seiten der letztern besonders scharf hervor.

Fast noch grösser als in den Weichtheilen ist die Uebereinstimmung zwischen *Tupinambis* und der vorigen Form in der knöchernen Munddecke. Die Gaumenfortsätze der Maxillaria erlangen hier jedoch

besonders in ihrem vordern Drittel eine weit grössere Breite, und auch der sich an dieselben anlehrende laterale Rand der Palatina zeigt eine viel schärfere Ausprägung, so dass er eine Art Gaumenleiste bildet, die sich als eine nach hinten erstreckende Verlängerung der maxillaren Gaumenfortsätze auf die Palatina hinzieht. Die Palatopterygoidspalte ist bedeutend erweitert und erstreckt sich nach vorn bis zwischen die Vomerres, dagegen stellt der mit den Palatina in Berührung tretende Fortsatz der Transversa nur eine dünne Knochen-  
spanne dar. In allen übrigen Stücken sind die Verhältnisse im Bau der Munddecke bei beiden Vertretern der *Teiidae* annähernd dieselben.

#### *Varanidae.*

Die Familie der *Varanidae* ist bei meinen Untersuchungen durch *Varanus griseus* (Taf. 37, Fig. 16), *V. salvator* (Fig. 18), *V. indicus* (Fig. 19) und *V. bengalensis* (Fig. 17) vertreten, doch habe ich wegen der grossen Uebereinstimmung sämtlicher Species im Munddeckenbau nur von der zuerst genannten Art Schnittpräparate hergestellt.

Bei *V. griseus* ist die Lippenfalte sehr breit und im ganzen Bereich der Maxillaria durch eine tiefe Furche scharf von der eigentlichen Innenlippe abgesetzt. Diese besitzt eine nur mässige Dicke und trägt an ihrem untern Rand zahlreiche kleine Einkerbungen, so dass sie dadurch perlchnurartig gesäumt erscheint. Der breite Zwischenkieferknopf ist vorn und lateral von den benachbarten Weichtheilen deutlich durch eine Furche getrennt, nach hinten dagegen führt er ohne merkliche Abstufung zur Vomerleiste und damit zugleich zum Vomerpolster hinüber. Letzteres gleicht im Ganzen einem hohen, gleichschenkligen Dreieck, das durch eine kleine Querleiste in zwei ungleich grosse Abschnitte zerlegt wird. Das kleinere vordere Stück trägt einen kräftigen medianen Wulst, der es seiner ganzen Länge nach halbirt, während der grössere hintere Abschnitt ausser einem kleinen medianen Zäpfchen noch warzenähnliche Auftreibungen zeigt, die sich nach hinten jederseits in einem Bogen bis an die Lippenfalte erstrecken. Lateral wird das Vomerpolster von leistenartig verdickten Rändern eingefasst; dieselben biegen an ihrem hintern Ende fast quer nach aussen um und verschwinden schliesslich unter der Lippenfalte. Abweichend von allen übrigen Eidechsen und in so fern auffallend ist das Verhalten der Communicationsöffnungen zwischen dem Nasengang und der Mundhöhle, indem an Stelle der bisher betrachteten, fast durchweg engen Nasengaumenspalten sich hier jederseits des Vomerpolsters ein lang gestrecktes, weites Loch befindet. Durch dieses überblickt

man nicht nur die innern Vorhöhlen des Nasengangs in ihrer ganzen Ausdehnung, sondern man gewahrt in deren oberm Theil auch noch ein Stück der Nasenmuschel selbst. Ihren äussern Grund findet diese abweichende Erscheinung in dem eigenthümlichen Verhalten der Gaumenblätter, in so fern dieselben an der Begrenzung jener Oeffnungen keinen Theil haben. Die Gaumenblätter besitzen nämlich nur in dem vordern Bereich der Munddecke eine nennenswerthe Breite, sind dabei aber eigenartig modificirt. Ihr vorderer, mit zahlreichen Querfurchen versehener Abschnitt legt sich medianwärts dem Zwischenkieferknopf an; sobald er diesen verlässt, gabelt sich sein freier Rand und umschliesst ein kleines Feld mit 5—6 schmalen, schräg gegen die Innenlippe gerichteten Furchen. Kurz hinter diesen liegen die Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs, jede als ein isolirter sichelförmiger Schlitz, dessen lippenartig aufgeworfene Ränder die Gaumenblätter bilden. Von hier ab wendet sich jedes Gaumenblatt in einem ziemlich kurzen Bogen gegen die Lippenfalte, unter der es längs der lateralen Wand der betreffenden innern Vorhöhle des Nasengangs allmählich ganz verstreicht. Den grössten Theil der Munddecke umfasst das Palatopterygoidfeld mit der breiten Sphenoidbucht, deren gegen die Mittellinie vorgewölbte Seitenwände einen Theil des Bodens der Augenhöhlen bilden.

Aehnliche Besonderheiten wie in den Weichtheilen zeigt der Munddeckenbau von *V. griseus* (Fig. 16 a) auch im Knochen. Die langen, fast parallel zu einander gerichteten Maxillaria sind in ihrer vordern Hälfte medianwärts zu breiten, dünnen Knochenplatten ausgezogen, so dass man bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck gewinnt, als besässen sie dort wohl entwickelte Gaumenfortsätze. Diese fehlen jedoch vollständig, und was event. irrthümlich dafür gehalten werden könnte, sind die Maxillaria selbst, die sich mit ihren wellenförmig gebuchteten und ein wenig nach unten umgerollten Rändern dem breiten Zwischenkiefer und den Pflugscharbeinen anlegen. Jener ist unpaarig. Er besitzt einen langen Processus vomero-maxillaris, der an seiner Unterfläche eine kräftige Spina trägt und nach hinten in zwei seitlichen Zipfeln endigt. Zwischen diese schieben sich die beiden lang gestreckten Pflugscharbeine keilartig ein. Dieselben stossen vorn eine Strecke weit zusammen und bilden dadurch eine niedrige Crista, in ihrer hintern Hälfte aber divergiren sie und endigen erst in gleicher Linie mit den hintersten Maxillarzähnen. Jedes Vomerblatt bildet eine lange Knochen- spange, deren Ränder steil aufwärts gerollt sind, so dass ihre obere Fläche grössten Theils rinnenförmig gestaltet ist, während die untere



Fläche, mit Ausnahme des vordern Drittels, convex gebogen erscheint. Letzteres trägt lateral für die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs einen weiten Ausschnitt, längs dessen aufgeworfener Berandung sich medianwärts eine starke Knochenleiste derart hinzieht, dass zwischen beiden eine breite Rinne für die Einmündung des Thränen-nasencanals in die Mundhöhle frei bleibt. Nach hinten verliert sich diese Rinne allmählich gegen das vordere Ende der innern Nasenöffnungen. Abweichend von den übrigen Eidechsen liegen diese von den Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs nicht nur in den Weichtheilen deutlich getrennt, wie bei den *Teiidae*, sondern es besteht hier zwischen beiden auch noch eine breite Knochenbrücke, die von den Vomeris und den Maxillaria gebildet wird. Letztere nehmen ungefähr von ihrer Mitte an erheblich an Breite ab, wodurch die lang gestreckten innern Nasenöffnungen eine beträchtliche Grösse erlangen. Den hintern Abschluss von diesen bilden die schmalen und auffallend kurzen Palatina. Dieselben grenzen nach hinten einerseits an die langen Pterygoidea, andererseits an die Transversa, mit denen zusammen sie die grossen Foramina suborbitalia umschliessen. Eine gewaltige Palatopterygoidspalte trennt sowohl die Gaumen- wie die Flügelbeine von einander. Noch zwei weitere Oeffnungen an der knöchernen Munddecke verdienen hier kurz erwähnt zu werden, da sie ausser bei den Varaniden nur noch bei den Anguiden auftreten und in so fern als besondere Eigenthümlichkeit im Munddeckenbau dieser beiden Eidechsenfamilien gelten müssen. Es sind dies zwei mässig grosse Löcher, die scheinbar nur grösseren Gefässen zum Durchtritt dienen; sie werden vom Zwischenkiefer und den Maxillaria umgrenzt und mögen als Foramina intermaxillaria bezeichnet werden.

Die Betheiligung von Drüsen an der Ausbildung der Mundweichtheile ist nicht sehr ausgedehnt, in so fern sich nur zwei selbständige Lager derselben vorfinden. Von diesen erstreckt sich das eine längs des ganzen Zahnbogens durch die Innenlippe, während das andere das Vomerpolster und den vordern Rand des Palatopterygoidfelds einnimmt, wo es die oben erwähnten warzenähnlichen Auftreibungen hervorruft. Die Drüsen beider Lager sind acinös und besitzen kurze, nach unten gerichtete Ausführungsgänge. Das sie umgebende Bindegewebe zeigt eine nur mässige Dicke, ist aber immerhin mächtiger als die Bindegewebslagen an andern Stellen der Munddecke. Ueberhaupt ist die Polsterung der knöchernen Munddecke relativ sehr dünn, so dass sie vielfach bis auf eine spärliche Bindegewebschicht nur von dem Epithel hergestellt wird; besonders gilt dies von der Lippen-

falte, den Gaumenblättern und dem weitaus grössten Theil des Palatopterygoidfelds.

Grosse Uebereinstimmung mit *V. griseus* zeigt hinsichtlich des Baues der Munddecke *V. bengalensis*. Die Lippenfalte erstreckt sich jedoch nicht bis in den Bereich des Zwischenkiefers, sondern verstreicht bereits hinter demselben ziemlich plötzlich gegen die Innenlippe. Die Vomerleiste ist ein wenig schmaler, und auch die Gaumenblätter treten noch weniger hervor als dort. Besonders ihrem medialen Rand fehlt die scharfe Ausprägung, was auch von den Leisten und den warzenähnlichen Gebilden des Vomerpolsters gilt. — Bei *V. salvator* treten die letztern wieder schärfer hervor; ebenso zeigt das breite Palatopterygoidfeld ziemlich regelmässige Reihen von Drüsenanhäufungen. Die Lippenfalte dieser Species ist ausserordentlich breit und an der Unterseite mit zahlreichen Längsfurchen versehen. Sie zeigt ein ähnliches Verhalten wie bei *V. griseus*, während die Vomerleiste und die Gaumenblätter mehr an *V. bengalensis* erinnern. Das Vomerpolster trägt zwar kräftige Randleisten, entbehrt jedoch der medianen Wülste gänzlich. Gleiches gilt für *V. indicus*, dessen Mundweichtheile gegenüber den complicirten Bildungen der andern Varaniden eine gewisse Einfachheit aufweisen. Die breite Lippenfalte ist weit nach aussen zurückgeschlagen und verstreicht vorn allmählich gegen den Zwischenkieferknopf. Letzterer setzt sich aus zwei Theilen zusammen. Von diesen besteht der vordere Abschnitt aus einer doppelten knopfartigen Verdickung, der sich lateral je zwei bogenförmige Wülste anschliessen, während der hintere Abschnitt eine mässig breite, keilförmige Platte bildet, deren verdickter Rand sich hinten von der kurzen Vomerleiste, lateral aber durch eine tiefe Furche von der vordern Partie der Gaumenblätter absetzt. Diese, wie auch die übrigen Stücke der Munddecke, stimmen im Wesentlichen mit den entsprechenden Theilen der andern Varaniden überein, erscheinen jedoch in Folge ihrer glatten Unterfläche etwas einförmiger als dort. Die bei *V. griseus* ausführlich besprochene eigenthümliche Blosslegung der innern Vorhöhlen des Nasengangs findet sich übereinstimmend bei allen Varaniden wieder, obgleich bei den einzelnen Species die Lage der äussern Nasenöffnungen eine sehr verschiedene ist. Bei *V. griseus* liegen die letztern nämlich fast unmittelbar vor den Augen, bei *V. salvator* und *V. indicus* an der Schnauzenspitze und bei *V. bengalensis* ungefähr in der Mitte zwischen beiden Stellungen; trotz dieser äussern Abweichungen ist aber das Verhalten der innern Vorhöhlen des Nasengangs in Bezug auf den Bau der Munddecke bei allen Species das gleiche.

*Anguidae.*

Die stark gewölbte Munddecke von *Anguis fragilis* (Taf. 38, Fig. 20) trägt seitlich eine auffallend breit Lippenfalte, welche im Bereich des Zwischenkiefers ziemlich plötzlich verstreicht. Das Vomerpolster nimmt fast die ganze vordere Partie der Munddecke ein. Es zerfällt in einen schmalen vordern und einen breiten hintern Theil; jener trägt die kurze Vomerleiste, dieser hingegen wird durch eine breite mediane Rinne in zwei Felder getheilt, deren Umrandung leistenartig verdickt ist. Die Nasengaumenspalten sind schmal und S-förmig gekrümmt; ihr vorderes, an der Grenze der beiden Abschnitte des Vomerpolsters gelegenes Ende dient der Ausmündung des JACOBSON'schen Organs. Die nur schwach entwickelten Gaumenblätter ragen nach hinten kaum über das Vomerpolster hinaus, mit dem sie vorn verwachsen. Ihre untere Fläche ist mit zahlreichen Längsfurchen versehen, die dem doppelt gebuchteten medialen Rand parallel laufen. Der hintere Rand der Gaumenblätter bleibt frei und hebt sich deutlich von dem Palatopterygoidfeld ab. Dieses erreicht eine relativ bedeutende Grösse, doch nimmt seinen Haupttheil die Sphenoidbucht ein, die an ihrem Grunde zahlreiche Falten aufweist. Die lateralen Partien des Palatopterygoidfelds erscheinen als breite, schwach gekrümmte Längswülste, welche sich nach hinten allmählich verjüngen und mit den mässig starken Kaumuskeln endigen.

An der knöchernen Munddecke (Fig. 20 a) zeigt der verhältnissmässig breite Zwischenkiefer in der Mitte seines zahntragenden Bogens einen langen Processus vomero-maxillaris, der sich nach hinten keilartig zwischen die Pflugscharbeine und Gaumenfortsätze der Maxillaria einfügt. Letztere sind im Ganzen gut ausgebildet und vorn sowie bei ihrer Anlehnung an die Gaumenbeine zu einer kleinen, vorspringenden Knochenplatte verbreitert. Sie besitzen an ihrem vordern Ende eine kleine Ausbuchtung und legen sich dem Zwischenkieferbein bzw. dessen Fortsatz derart an, dass jederseits ein deutlich wahrnehmbares Foramen intermaxillare entsteht, welches grossen Gefässen zum Durchtritt dient. An der Umgrenzung dieser Oeffnungen betheiligen sich die Vomeres nicht. Diese gleichen zwei länglichen Knochenblättchen, die nur vorn ein kurzes Stück an einander stossen, nach hinten aber divergiren. Der mediale Rand jedes dieser Blättchen ist leistenartig verdickt und verläuft annähernd sagittal, während der dünne laterale Rand nach oben gewendet ist und vorn eine grosse Einbuchtung trägt, welche die Ausmündungsstelle des JACOBSON'schen Organs aufnimmt. Die innern

Nasenöffnungen erscheinen als zwei breite, nach aussen convexe Spalten von mässiger Länge, deren hintern Abschluss die Palatina bilden. An diesen sind die lateralen wie medialen Ränder vorn stark verdickt, wodurch der vordere Theil jedes Gaumenbeins zu einer tiefen Rinne umgebildet wird, die zu den innern Nasenöffnungen hin führt. Besonders der laterale Rand der Palatina ist zu einem kräftigen Knochenkamm entwickelt, der gleichsam die nach hinten gerichtete Verlängerung der Gaumenfortsätze der Maxillaria bildet. Eine Berührung der Palatina unter sich findet nicht statt, vielmehr werden sie, gleich den lang gestreckten Flügelbeinen, durch die breite, bis zwischen die Vomerres reichende Palatopterygoidspalte weit von einander getrennt. Die Foramina suborbitalia sind auffallend gross; sie werden von den Maxillaria, Palatina und Transversa umschlossen, doch erfolgt eine Berührung zwischen den beiden letztern Knochenpaaren im Gegensatz zu den *Teiidae* und *Varanidae* hier nicht.

Das Vorkommen von Munddeckendrüsen beschränkt sich nach meinen Befunden auf das Vomerpolster, dessen vorderer Abschnitt eine kleine Gruppe tubulöser Drüsen mit kurzen, nach unten gerichteten Ausführungsgängen aufweist. Von einer paarigen Gaumendrüse, welche LEYDIG auf dem Vomerpolster von *Anguis* gefunden zu haben glaubte und die er auch abbildete, finde ich ebenso wenig etwas wie REICHEL; ich kann vielmehr die hierauf bezüglichen Angaben des letztern im Wesentlichen bestätigen.

Wenn trotz dieses Drüsenmangels die Polsterung der knöchernen Munddecke bei *Anguis* eine verhältnissmässig starke ist, so rührt dies von den bald mehr, bald weniger dicken Bindegewebslagen her, die sich in den einzelnen Weichtheilen vorfinden. Nur spärlich vorhanden ist das Bindegewebe auf der medialen und hintern Partie des Palatopterygoidfelds, wo vornehmlich das Epithel die Bekleidung der Mundhöhle bildet.

Unverkennbaren Einfluss auf den vordern Theil der Gaumenblätter übt der JACOBSON'sche Knorpel aus, der hier weit kräftiger entwickelt ist als bei der vorigen Form. Derselbe säumt nämlich nicht nur den Gaumenfortsatz des Maxillare, sondern legt sich medianwärts breit vor diesen und treibt die Gaumenblätter lippenartig vor sich her; er endigt jedoch schon vor dem vordern Rand der innern Nasenöffnungen.

Bei *Ophisaurus pallasii* (Taf. 38, Fig. 21) zeigt die Munddecke in den Weichtheilen und Knochen ganz analoge Verhältnisse wie bei *Anguis*, nur in etwas gestreckterer Form. Abweichend ist hier jedoch das Vor-

kommen zahlreicher kleiner Zähnnchen, die sich vom hintern Theil des Palatopterygoidfelds zu beiden Seiten der Sphenoidbucht bis gegen die Mitte des Vomerpolsters hinziehen. wo sie fast ganz in den Weichtheilen versteckt liegen. Wie der macerirte Schädel zeigt, bilden diese Zähnnchen drei gesonderte Gruppen, von denen je eine den Pterygoidea, den Palatina und den Vomeris angehört.

#### *Lacertidae.*

Die einzelnen Species der Familie der *Lacertidae* zeigen in ihrem Munddeckenbau eine dermaassen grosse Uebereinstimmung, dass ich mich bei der Anfertigung von Schnittpräparaten mit einer einzigen Art habe begnügen können. Mit Rücksicht auf das mir zur Verfügung stehende Material habe ich hierzu *Lacerta ocellata* (Taf. 38, Fig. 22) gewählt; ausserdem habe ich noch *L. viridis*, *L. agilis*, *L. muralis*, *L. vivipara* und *Eremias rubropunctatus* (Fig. 23) in meine Untersuchungen mit hineingezogen.

Die eigentliche Innenlippe von *Lacerta ocellata* erlangt gegen ihr hinteres Ende eine beträchtliche Dicke und hebt sich von der breiten Lippenfalte durch eine schmale Furche ziemlich scharf ab. Sie trägt vorn einen mässig dicken Zwischenkieferknopf, dessen nach hinten gerichtete Fortsetzung die lang gestreckte Vomerleiste bildet. Diese endigt gabelförmig kurz vor dem hintern Rand des ebenfalls lang gestreckten Vomerpolsters. Letzteres gleicht im Ganzen einem breiten Rücken, der nach unten kielartig zuläuft und in seiner hintern Partie zu einer annähernd quadratischen, horizontalen Platte abgeflacht ist. Von den Nasengaumenspalten ist nur der vordere Theil, der der Ausmündung des JACOBSON'schen Organs dient, sichtbar; er ist sichelförmig nach aussen gebogen und von lippenartig aufgeworfenen Rändern eingefasst. Der hintere Abschnitt jener Spalten liegt ganz aus dem Niveau der eigentlichen Munddecke verdrängt und zwar seitlich oberhalb der Gaumenblätter, von denen er vollständig verdeckt wird. Gleiches gilt von den innern Vorhöhlen des Nasengangs, dessen ungefähre Lage eine breite und tiefe Grube jederseits des Vomerpolsters andeutet. Die Gaumenblätter sind breit und gut ausgebildet. Sie reichen nach hinten weit über das Vomerpolster hinaus und sind längs ihres verdickten medialen Rands wellig gebuchtet, so dass sie sich zu einer lyraähnlichen Figur an der Munddecke ergänzen. Ihre untere Fläche trägt zahlreiche Querfurchen sowie eine schmale Längsfalte, die sich vom vordern lateralen Rand in diagonaler Richtung nach hinten erstreckt und erst kurz vor dem Ende des medialen Rands

allmählich verstreicht. An ihren hintern Rändern sind die Gaumenblätter mit den Weichtheilen des Palatopterygoidfelds fest verwachsen. Letzteres ist von beträchtlicher Grösse und wird durch die lang gestreckte Sphenoidbucht und die vom Vomerpolster aus nach hinten sich erstreckende Nasengangscheide vollständig in zwei symmetrische Hälften zerlegt. Jede von diesen erscheint längs ihres medialen Rands leistenartig gesäumt und trägt unmittelbar vor den gewaltigen Kaumuskelwülsten eine ziemlich umfangreiche Gruppe kleiner Pterygoidzähnen.

Wie in den Weichtheilen, so zeigt die Munddecke von *Lacerta* auch im Knochen (Fig. 22 a) gegenüber den früher betrachteten Formen einen Fortschritt in der Gaumenbildung. Die Maxillaria besitzen wohl entwickelte Gaumenfortsätze mit leistenartig verdickten und wellenförmig gebogenen Rändern. Dieselben tragen vorn je einen tiefen Ausschnitt, in welchen sich das nach hinten zu zwei Zipfeln ausgezogene Zwischenkieferbein keilartig einschiebt. Eine Berührung dieser Gaumenfortsätze findet nicht statt, vielmehr bleiben sie durch die breiten Vomeres von einander getrennt. Letztere stossen vorn ein kurzes Stück zusammen und bilden dadurch eine mässig starke Knochenleiste, die in den ausgebuchteten hintern Rand des Zwischenkiefers vorragt; hinten dagegen divergiren sie ein wenig. Die ganze laterale Partie der Pflugscharbeine ist ziemlich steil nach oben gegen die Maxillaria gerichtet und trägt vorn jederseits für die Mündung des JACOBSON'schen Organs einen weiten Ausschnitt, dessen Rand etwas nach unten umgerollt ist. Medianwärts wird letzterer von einer dünnen Knochenleiste begleitet, so dass zwischen beiden eine schmale Rinne für den Austritt des Thränennasencanals entsteht, während jene Leisten eine tiefe Medianfurche zwischen sich einschliessen. Die innern Nasenöffnungen liegen weit zur Seite gedrängt, fast ganz oberhalb des eigentlichen Niveaus der Munddecke, und werden zum grossen Theil durch die Gaumenfortsätze der Maxillaria verdeckt. Jede von ihnen scheint bei einer Ansicht von unten aus zwei ovalen Löchern zu bestehen, die durch einen S-förmigen Spalt mit einander verbunden sind. Eine breite, sich allmählich abflachende Rinne erstreckt sich von ihnen aus bis an das hintere Ende der Palatina. Diese sind verhältnissmässig schmal, zeigen jedoch eine Anlage zur Bildung von Gaumenfortsätzen in deutlichster Weise, in so fern ihr lateraler Rand zu einer dicken Gaumenleiste umgeformt ist, die die nach hinten gerichtete Verlängerung der maxillaren Gaumenfortsätze darstellt. Medianwärts werden die Palatina eine grosse Strecke weit von den zahntragenden Flügelbeinen begrenzt

und bleiben wie diese durch die lang gestreckte, schmale Palatopterygoidspalte von einander getrennt. Aehnlich wie bei den *Teiidae*, aber nicht in so ausgesprochenem Maasse wie dort, stossen auch hier die hintern Ränder der Palatina ausser mit den Flügelbeinen noch mit den Transversa zusammen, doch ist diese Berührung nur bei einer Betrachtung von oben durch die Augenhöhlen sichtbar.

Drüsen kommen an der Munddecke von *Lacerta ocellata* nicht vor; auch ist der schmale und kurze JACOBSON'sche Knorpel für die Gaumenbildung ohne Bedeutung. Es fällt daher die bald mehr, bald weniger dicke Polsterung der Munddeckenknochen sowie die verschiedenartige Stärke der einzelnen Weichgebilde dem Epithel und Bindegewebe zu. Letzteres findet sich in dickern Lagen hauptsächlich im Vomerpolster und den Lippen vor; in den Gaumenblättern bildet es dagegen nur eine mässig dicke Schicht, während die Bekleidung der Gaumen- und Flügelbeine fast ausschliesslich das Epithel liefert.

Fast vollkommen übereinstimmend mit den soeben besprochenen Formen sind die Munddeckenverhältnisse bei *L. agilis* und *L. viridis*. Dagegen zeigen *L. muralis* und *L. vivipara* in so fern einen Fortschritt, als bei ihnen die Gaumenblätter in ihren hintern Partien stärker ausgebildet sind und sich weiter auf das Palatopterygoidfeld erstrecken. Noch vollkommner ist dies der Fall bei *Eremias rubropunctatus*, dessen Gaumenblätter eine bedeutende Länge erreichen und nach hinten dermaassen an Breite zunehmen, dass sie ohne merkliche Abstufung an den Rändern der Sphenoidbucht mit den Weichtheilen des Palatopterygoidfelds verwachsen. Hierdurch tritt die seitliche Verdrängung der innern Vorhöhlen des Nasengangs noch deutlicher hervor als bei den übrigen Lacertiden. Gegen ihr vorderes Ende besitzen die Gaumenblätter nur eine geringe Breite; in Folge dessen bleibt die vordere Partie der Nasengaumenspalten, durch welche sich die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs vollzieht, deutlich sichtbar.

Der kräftigen Entwicklung des hintern Abschnitts der Gaumenblätter entspricht an der knöchernen Munddecke eine stärkere Ausbildung des lateralen Rands der Palatina, in so fern dieser nicht mehr eine einfache Knochenleiste darstellt, sondern durch hakenförmiges Umbiegen des untern Rands der letztern gegen die Medianlinie zu einem echten horizontalen Gaumenbeinfortsatz wird. Die Palatina selbst sind hinten sehr schmal; sie berühren sich nur vorn eine Strecke weit, divergiren aber weiter nach hinten beträchtlich und schliessen

zusammen mit den schmalen Flügelbeinen eine mächtige Palatopterygoidspalte ein.

### *Zonuridae.*

An dem lang gestreckten Vomerpolster von *Zonurus griseus* (Taf. 38, Fig. 24) lassen sich drei deutlich von einander gesonderte Abschnitte unterscheiden: vorn eine grosse, knopfartige Verdickung, in der Mitte ein längliches Oval mit zwei gegen das erste Stück convergirenden, schwach gekrümmten Wülsten und dahinter eine annähernd sechseckige Platte. Letztere ist durch einen medianen Spalt halbirt und von verdickten Rändern eingefasst. Die lang gestreckten Nasengaumenspalten sind mehrfach geknickt und schmal; nur ihr hinteres Ende erweitert sich in Folge einer Verjüngung des Vomerpolsters und legt dadurch ein Stück der innern Vorhöhlen des Nasengangs frei. Der der Ausmündung des JACOBSON'schen Organs dienende vorderste Abschnitt dieser Spalten ist sehr schmal; er wird medianwärts von lippenartig aufgeworfenen Rändern gesäumt und umfasst sichelförmig den knopfartigen Theil des Vomerpolsters. Unmittelbar hinter diesem, durch ein kleines, zungenförmiges Läppchen gekennzeichnet, liegt die Ausmündungsstelle des Thränennasencanals. Von den Gaumenblättern ist besonders die hintere Hälfte gut ausgebildet, während ihre vordere Partie ziemlich plötzlich gegen die breite Innenlippe verstreicht. Sie sind längs ihres verdickten medialen Rands wellig gebuchtet und erstrecken sich nach hinten weit über das Vomerpolster hinaus, bis sie allmählich mit den Weichtheilen des Palatopterygoidfelds verwachsen. Dieses wird auch hier seiner ganzen Länge nach von der breiten Sphenoidbucht durchschnitten, deren vordern Abschluss die kurze, längsgespaltene Nasengangscheide bildet.

Die Gaumenfortsätze der Maxillaria (Fig. 27 a) sind relativ schmal, aber sonst wohl entwickelt. Sie werden durch eine mässig breite Furche deutlich von der Zahnreihe abgesetzt und legen sich vorn dem breiten Zwischenkieferbein bezw. dessen horizontalem Fortsatz an. Letzterer trägt unmittelbar hinter dem unpaarigen Schneidezahn eine niedrige Spina und zeigt an seinem hintern Rand eine weite Ausbuchtung, in welche sich die Vomerkes keilartig einschieben. Im Ganzen betrachtet, bilden diese annähernd ein breites Oval, dessen laterale Ränder ziemlich steil nach oben gerichtet und in ihrem vordern Drittel mit einem Ausschnitt für die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs versehen sind. Nur in ihrer vordersten Partie stossen die Pflugscharbeine an einander und bilden dadurch eine niedrige Knochenleiste; weiter nach



hinten werden sie durch einen breiten Spalt getrennt. Ihre Unterflache ist stark convex gebogen; sie zeigt vorn jederseits zwei kleine L6cher f6ur den Durchtritt gr6osserer Gef6asse und l6auft nach hinten in zwei kurze Leisten aus. Von den zum Theil durch die Gaumenforts6atze der Maxillaria verdeckten innern Nasen6offnungen scheint bei der Ansicht von unten jede aus zwei l6anglich-ovalen L6ochern zu bestehen, die mit ihren Spitzen gegen einander gerichtet und durch einen kurzen Spalt verbunden sind. Sie liegen weit zur Seite gedr6angt, um ein Betr6achtliches h6oher als das eigentliche Niveau der Munddecke. Dieses tritt am deutlichsten an den Gaumenbeinen hervor, indem deren vorderer Abschnitt je eine breite und tiefe Rinne bildet, die von den innern Nasen6offnungen aus nach hinten ziemlich steil abf6allt. Die Palatina selbst sind verh6altnissm6assig kurz und in ihrer vordern H6alfte erheblich breiter als hinten. Ihr medialer Rand ist nur in seinem vordersten Theil leistenartig verdickt, w6ahrend der laterale Rand nicht nur bis an sein hinteres Ende zu einer 6usserst kr6aftigen Gaumenbeinleiste umgeformt ist, sondern in noch weit h6oherm Maasse als bei *Eremias* die Anlage zu echten horizontalen Gaumenforts6atzen erkennen l6asst. Durch eine breite, fast bis ans vordere Ende der Vomeris reichende Palatopterygoidspalte werden die Palatina wie auch die Fl6ugelbeine weit von einander getrennt.

Nur zwei gesonderte Lager acin6oser Dr6usen mit kurzen, nach unten gerichteten Ausf6uhrungsg6angen sind an der Munddecke vorhanden. Von diesen erstreckt sich das umfangreichere 6uber die Innenlippe, die vordere H6alfte der Gaumenbl6atter und den knopfartigen Theil des Vomerpolsters, w6ahrend das mittlere St6uck des letztern die zweite selbst6andige Dr6usengruppe tr6agt.

Der relativ breite, aber kurze JACOBSON'sche Knorpel ragt medianw6arts 6uber die Gaumenforts6atze der Maxillaria hinaus; er reicht nach hinten nicht ganz bis an das vordere Ende der innern Nasen6offnungen und beeinflusst daher nur den vordersten Theil der Gaumenbl6atter.

Bindegewebe tritt in dickern Schichten nur an den dr6usigen Partien der Munddecke, in der Lippenfalte und den verdickten R6andern des hintersten Vomerpolsterabschnitts auf; an den 6ubrigen Stellen bildet fast ausschliesslich das Epithel die Ueberkleidung der Munddeckenknochen.

### *Scincidae.*

Die allm6ahlich fortschreitende Vervollkommnung im Bau der Munddecke von den Zonuriden an bis zu der unter den Eidechsen

überhaupt vorkommenden höchsten Ausbildung derselben vollzieht sich innerhalb der Familie der *Scincidae*. Von diesen habe ich *Eumeces algeriensis* (Taf. 39, Fig. 25), *Gongylus ocellatus* (Fig. 26), *Chalcides tridactylus* (Fig. 27), *Egernia striolata* (Fig. 28), *Mabuia multifasciata* (Fig. 29) und *Tiliqua gigas* (Fig. 30) untersucht.

Die Innenlippe von *Eumeces* zeigt im Allgemeinen eine sehr kräftige Entwicklung, während die Lippenfalte etwas verkümmert erscheint, in so fern sie bereits gegen die Mitte der Maxillen ziemlich plötzlich längs der eigentlichen Lippe verstreicht. Diese setzt sich vorn durch eine schmale Furche deutlich von dem Vomerpolster ab. Letzteres ist lang gestreckt und von kegelförmiger Gestalt. Es besteht aus einer vordern, knopfartigen Verdickung, die nach hinten durch einen kurzen, gedrungenen Wulst mit einer langen, annähernd viereckigen Platte verbunden ist. Längs dieser verlaufen die engen Nasengaumenspalten fast in sagittaler Richtung nach vorn, biegen sodann sichelförmig gegen den mittlern Theil des Vomerpolsters ein und endigen am hintern Rand von dessen knopfartiger Verdickung, wo sie der Ausmündung des JACOBSON'schen Organs und des Thränennasencanals dienen. Von den innern Vorhöhlen des Nasengangs bleiben nur am hintern Ende des Vomerpolsters zwei kleine, grubenähnliche Oeffnungen sichtbar, die durch eine kurze Nasengangscheide von einander getrennt werden. Ihre übrigen Partien sind durch die lang gestreckten und breiten Gaumenblätter vollständig verdeckt. Jedes von diesen zerfällt in zwei scharf gesonderte Abschnitte, vorn ein kleineres, lateral vom mittlern Theil des Vomerpolster gelegenes Stück und dahinter ein grösserer Abschnitt, der nach hinten ohne merkliche Abstufung mit den Weichtheilen des zahntragenden Palatopterygoidfelds verwächst. Diese Verwachsung ist hier jedoch weit ausgedehnter als bei *Eremias* und *Zonurus*, denn an ihr zeigt sich das Zustandekommen des weichen Gaumens und die damit gleichsam schrittweise verbundene Bildung von Choanen durch eine allmählich fortschreitende Entwicklung der Gaumenblätter in deutlichster Weise, während die vorbenannten Formen uns hierüber noch im Ungewissen liessen.

Der dem einfachen Palatopterygoidfeld sämmtlicher bisher betrachteten Eidechsen entsprechende hintere Abschnitt der primären Munddecke (Fig. 25a) zerfällt nämlich bei *Eumeces* in zwei durch ihre verschiedene Höhenlage scharf von einander unterschiedene Partien. Von diesen bildet die obere die eigentliche Munddecke, während die untere einem echten Gaumen entspricht. Letzterer ist hier jedoch noch nicht vollständig geschlossen, sondern lässt einen medianen „Gaumenspalte“

von der Breite des hintern Vomerpolsterrands frei. Durch diesen hindurch erblickt man die primäre Munddecke, in welche von hinten her die Sphenoidbucht bis nahezu an das Vomerpolster einschneidet.

Die kräftigen Maxillaria tragen wohl entwickelte Gaumenfortsätze, die besonders gegen die Mitte der Zahnreihe an Breite zunehmen. Auch das paarige Zwischenkieferbein besitzt einen kurzen horizontalen Fortsatz, der zu zwei seitlichen Zipfeln ausgezogen ist, zwischen welche sich das vordere Ende der Vomeris keilartig einschiebt. Zusammen betrachtet, gleichen die letztern einem länglichen Oval, dessen Seitentheile schräg aufwärts gerichtet und vorn mit einem kleinen Ausschnitt für die Mündung des JACOBSON'schen Organs versehen sind. Sie stossen in ihrer ganzen Länge zusammen und bilden dadurch vorn eine niedrige Crista, während sie hinter derselben eine schmale Furche zwischen sich fassen. Die zum grossen Theil von den maxillaren Gaumenfortsätzen überdeckten innern Nasenöffnungen erweitern sich vorn ein wenig für die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs und schneiden mit ihrem hintern Ende tief in die Palatina ein. Gegenüber dem gleichen Knochenpaar der früher betrachteten Eidechsen zeigen diese bei *Eumeces* einen bedeutenden Fortschritt in Bezug auf die Herstellung eines knöchernen Gaumens, so fern sich an ihnen zwei scharf unterschiedene Theile erkennen lassen: die eigentlichen Gaumenbeinkörper und deren horizontale Fortsätze. Jene sind in ihrer vordern Partie ausserordentlich breit und stossen daselbst bis auf eine schmale Furche an einander, während sie weiter nach hinten beträchtlich divergiren. Bis zu ihrer gegenseitigen Berührung bildet der mediale Rand jedes Palatinums eine kräftige Leiste, die aber von der Trennungsstelle beider Knochen an plötzlich verstreicht. Der laterale Rand ist zwar gleichfalls leistenartig verdickt, aber ausserdem entsendet er einen deutlich ausgeprägten horizontalen Fortsatz gegen die Mittellinie, so dass das Gaumenbein auf dem Querschnitt hakenförmig gebogen erscheint. Eine Berührung dieser horizontalen Fortsätze unter sich besteht nicht, sie bleiben vielmehr, ebenso wie die hintern Partien der Gaumen- und Flügelbeine, durch eine breite Palatopterygoidspalte von einander getrennt.

Das einzige Drüsenlager, welches sich an der Munddecke vorfindet, ist auf die hintern Abschnitte der Gaumenblätter beschränkt; es trägt wesentlich zu deren kräftiger Entwicklung bei. Die Drüsen haben einen tubulösen Bau und entsenden ihre weiten Ausführungsgänge in schräger Richtung gegen den medialen Rand der Gaumenblätter, die sie vom vordern Ende des grössern Abschnitts derselben

ungefähr bis in gleicher Linie mit dem hintern Rand des Vomerpolsters durchziehen. Auf das vordere Stück der Gaumenblätter greifen die Drüsen nicht mehr über. Hier wie auch im Vomerpolster, dem Palatopterygoidfeld und in den Lippen betheiligen sich an der Ausbildung der Mundweichtheile nur dickere Bindegewebslagen und das Epithel; fast ausschliesslich von dem letztern ist die Wandung der Sphenoidbucht hergestellt.

Ganz analoge Verhältnisse wie bei *Eumeces* finden wir an der Munddecke von *Gongylus ocellatus*. *Chalcides tridactylus* hingegen lässt einige Abweichungen von jener Form erkennen. Die in gewöhnlicher Weise ausgebildete Innenlippe trägt vorn einen kleinen Zwischenkieferknopf, von dem aus nach hinten die dreieckig gestaltete Vomerleiste auf das Vomerpolster hinüberführt. Letzteres gleicht etwa einer schmalen Schuhsohle, die von einer seichten Medianfurche durchzogen wird. Die engen Nasengaumenspalten verlaufen in wellenförmigen Bogen und biegen vorn schräg gegen die Gaumenblätter ein. Diese zeigen eine relativ stärkere Ausbildung als bei *Eumeces*, heben sich aber in schärferer Weise als dort von dem hintern Theil der Mundhöhle ab, der auch hier in die primäre Munddecke und den Gaumen gesondert wird. Letzterer bleibt durch die mit stark gebuchteten Rändern versehene Gaumenspalte weit offen, so dass die hinterste Partie der innern Vorhöhlen des Nasengangs immer noch sichtbar ist.

Auch die knöcherne Munddecke von *Chalcides* (Fig. 27 a) zeigt keine erheblichen Unterschiede gegenüber derjenigen von *Eumeces*. Die Pflugscharbeine haben eine etwas gestrecktere Form und bilden eine lange Leiste, die vorn mit einer kleinen knopfartigen Abrundung an das Zwischenkieferbein grenzt. Die Körper der Palatina berühren sich längs einer grössern Strecke als dort, während ihre weit gebuchteten horizontalen Gaumenfortsätze zwar weit von einander getrennt bleiben, aber den Gaumen doch etwas mehr abschliessen.

Uebereinstimmend mit *Eumeces* ist auch bei *Chalcides* das Vorkommen von Munddeckendrüsen auf die Gaumenblätter beschränkt. Die Drüsen selbst bestehen aus grossen Schläuchen mit kurzen Ausführungsgängen; sie werden durch ein mässig dickes Bindegewebsgerüst von einander getrennt. Im Uebrigen ist die Betheiligung des Bindegewebes und des Epithels in den einzelnen Weichgebilden hier dieselbe wie im vorigen Fall.

*Egernia striolata* bekundet einen wesentlichen Fortschritt gegenüber den bisher betrachteten Scinciden dadurch, dass es bei ihr — wenigstens in den Weichtheilen — zur Bildung eines geschlossenen

Gaumens und damit zur Sonderung einer wirklichen Nasenhöhle von der secundären Mundhöhle kommt. Die Innenlippe ist normal entwickelt und vorn mit einem kleinen Zwischenkieferknopf versehen, an den sich jederseits ein bogenförmig nach hinten verlaufender, niedriger Wulst ansetzt. Das äusserst lang gestreckte Vomerpolster ist vorn verhältnissmässig breit und dient daselbst der kurzen Vomerleiste gleichsam als Sockel. Es läuft nach hinten allmählich spitz zu und ist von einer flachen Medianfurche durchzogen. In seinem vordern Abschnitt trägt das Vomerpolster jederseits ein kleines Knöpfchen, das lateral von dem hakenförmig gegen die Mittellinie umgebogenen vordern Ende der sehr schmalen Nasengaumenspalten begrenzt wird; es scheint dort die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs zu erfolgen. Während an jener Stelle die Nasengaumenspalten aber weit von einander abstehen, nähern sie sich nach hinten immer mehr, bis sie am hintern Rand des Vomerpolsters fast vereinigt in das Ostium pharyngo-nasale münden.

Dieses Ausdrucks, der bekanntlich in der Anatomie allgemein für die hinter dem weichen Gaumen der Säuger gelegene Communication zwischen Nasen- und Mundhöhle gebraucht wird, glaube ich mich auch für die entsprechende Bildung bei den Eidechsen bedienen zu können, wenngleich jene Oeffnung hier bedeutend weiter vorn liegt als dort. Ebenso werde ich, wie im Eingang dieser Arbeit schon angedeutet wurde, den hinter jenem Ostium verbleibenden Rest der primären Mundhöhle auch bei den Scinciden als Pharynx bezeichnen.


Bei *Egernia* ist letzterer verhältnissmässig lang gestreckt. Seinen vordern Abschluss bildet das Vomerpolster, während er lateral von den hintern Partien des Gaumens begrenzt wird, dessen vordern Theil hauptsächlich die mächtig entwickelten Gaumenblätter herstellen.

Noch weit vollkommner als bei *Egernia* ist der Gaumen bei *Mabuia multifasciata* ausgebildet, in so fern das Ostium pharyngo-nasale und damit zugleich das vordere Ende des Pharynx weit hinter dem Vomerpolster liegt. Letzteres hat im Wesentlichen die nämliche Gestalt wie bei *Egernia*, ist jedoch erheblich kürzer und breiter als dort. Es trägt in seiner ganzen Länge die von einer flachen Medianfurche durchzogene Vomerleiste und grenzt vorn direct an den scharf ausgeprägten Zwischenkieferknopf, der in ähnlicher Weise wie bei der vorigen Form jederseits einen sich bogenförmig nach hinten erstreckenden niedrigen Wulst trägt. In diesen schneiden die vordern, weit von einander abstehenden Enden der äusserst schmalen Nasengaumenspalten scharf ein. Unmittelbar hinter dem Vomerpolster aber vereinigen sich

die letztern zu einer ganz engen Gaumenspalte, die bis an das Ostium pharyngo-nasale reicht. Bis auf diese schmalen Spalten ist der Gaumen vollständig geschlossen, und zwar wird er ausser vom Vomerpolster lediglich dadurch gebildet, dass die sehr breiten Gaumenblätter hinter jenem zusammenstossen.

Die vollendetste Form des Gaumens zeigt bei den von mir untersuchten Eidechsen *Tiliqua gigas*, von der ich einen ältern Embryo zu Schnittpräparaten verwendet habe. Die dicken Lippen sind in gewöhnlicher Weise entwickelt und zeigen ebenso wenig wie der Zwischenkieferknopf und das Vomerpolster gegenüber den bei *Mabuja* geschilderten Verhältnissen irgend welche erhebliche Abweichungen. Letzteres ist nur relativ viel kleiner und schmaler. Auch von den Nasengaumenspalten gilt im Wesentlichen das bei der vorigen Species Gesagte. Sie vereinigen sich hinter dem Vomerpolster zu einer schmalen Gaumenspalte, die aber nicht wie dort frei bis an den Pharynx reicht, sondern schon weit vorher unter den Gaumenblättern verschwindet. Diese haben sich nämlich in ihren hintern Partien dermaassen stark entfaltet, dass sie über einander greifen: es legt sich daher das linke Gaumenblatt weit über das rechte, während sich dieses unter jenes hinschiebt. Auf diese Weise wird eine vollständigere Scheidung zwischen Nasen- und Mundhöhle geschaffen als bei der vorigen Art.

Dieser nahezu vollendeten Bildung eines geschlossenen Gaumens in den Weichtheilen entspricht im Wesentlichen auch die Formation der knöchernen Munddecke. Die Gaumenfortsätze der Maxillaria erlangen besonders hinten, wo sie sich den Palatina anlehnen, eine beträchtliche Breite, ohne sich jedoch zu berühren. Vorn stossen sie mit ihrem ausgebuchteten Rand an die zwei breiten Zwischenkieferbeine, deren jedes einen langen Processus vomero-maxillaris trägt. Zwischen diese Fortsätze schieben sich die beiden Vomeres mit einem breiten Schnabel keilartig ein. Abgesehen von dem letztern bilden die Vomeres, zusammen genommen, ein längliches Oval, das zwei nach hinten allmählich abfallende, scharf ausgeprägte Leisten trägt. In die hierdurch entstehende Medianfurche zieht sich von vorn her eine niedrige Crista. Die innern Nasenöffnungen erscheinen als zwei äusserst schmale, sichelförmige Spalten, vor denen die Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs gelegen sind. Ihren hintern Abschluss bilden die Gaumenfortsätze der Maxillaria, die sich an dieser Stelle breit vor die Palatina legen. Letztere sind relativ sehr lang und stossen in ihrem vordern Theil an einander. Jedes von ihnen trägt einen breiten, nach hinten bis über die letzten Zähne weit hinausreichenden Gaumen-

fortsatz, so dass die Palatina zu -förmig gegen die Mittellinie geöffneten Knochen mit annähernd gleich langen Schenkeln umgebildet erscheinen. Der hierdurch hergestellte knöcherne Gaumen bleibt nur noch durch eine schmale Spalte offen, die davon herrührt, dass die Gaumenfortsätze der Palatina nicht in der Mittellinie verwachsen. Das in den Weichtheilen constatirte weite Uebereinandergreifen der beiden Gaumenhälften ist hier in so fern beschränkt, als der Rand des linken Gaumenfortsatzes etwas nach oben, der des rechten ein wenig nach unten gekrümmt ist und nur in ihrem hintern Theil ein schwaches Hinübergreifen jenes Rands über diesen erfolgt. Sehr anschaulich tritt dies bei der Einführung einer Nadel in jene Gaumenspalte hervor, in so fern solches vorn in direct verticaler, hinten dagegen nur in schräger Richtung möglich ist. Wir finden also bei *Tiliqua* nicht nur in den Weichtheilen, sonder auch im Knochen eine fast vollendete Scheidung der Nasen- und der Mundhöhle durch den Gaumen. Die Nasenhöhle ist nach hinten zu einer langen Röhre ausgezogen, deren obere Wandung die eigentlichen Körper der Palatina bilden, während deren Gaumenfortsätze bis auf die schmale Medianspalte den untern Abschluss derselben herstellen. Von den weiten Choanen ist an der von unten betrachteten Munddecke nichts zu sehen, da sie durch die Gaumenfortsätze der Palatina gänzlich verdeckt werden. Sie liegen kurz vor dem vordern Ende der schmalen und lang gestreckten Flügelbeine, so dass diese an ihrer Begrenzung nicht mehr Theil nehmen. Die bei den früher betrachteten Eidechsen bald mehr, bald weniger lang gestreckte Palatopterygoidspalte bildet hier nur eine schmale, ovale Oeffnung, in welche hinein das Rostrum sphenoidale weit vorragt. Verhältnissmässig klein sind die Foramina suborbitalia, von deren Umrandung die Flügelbeine völlig ausgeschlossen sind.

An Drüsen zeigt die Munddecke nur zwei gesonderte Lager: eins in der Aussenlippe, das andere in den Gaumenblättern. Die einzelnen Drüsen sind schlauchförmig und liegen in eine dicke Bindegewebsschicht eingebettet. Auf den Gaumenblättern umfasst das Drüsenlager nur ein kleines Gebiet, das sich ungefähr von den Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs bis an den hintern Rand des Vomerpolsters erstreckt. Die Drüsen der Aussenlippe dagegen ziehen längs des ganzen Zahnbogens hin und münden am Rand der zwischen diesem und der Lippe befindlichen Spalte aus.

Dickere Bindegewebslagen finden sich nur in den Lippen, dem Vomerpolster und den medialen Rändern der Gaumenblätter vor; an

den übrigen Partien der Munddecke bildet wieder vorwiegend das Epithel den Bezug der darüber gelegenen Knochen.

Bei sämtlichen Scinciden erreicht der JACOBSON'sche Knorpel eine so beträchtliche Breite, dass er medial über die Gaumenfortsätze der Maxillaria vorspringt und die Gaumenblätter in ihrem vordern Abschnitt lippenartig vor sich her treibt. Er endigt nach hinten gabelförmig unmittelbar vor den innern Nasenöffnungen, alsdann treten in den Gaumenblättern die oben erwähnten Drüsen auf.

#### *Chamaeleontidae.*

An der hochgewölbten Munddecke von *Chamaeleon basiliscus* (Taf. 40, Fig. 32) zeigt die Aussenlippe gegenüber der gewöhnlichen Form keinerlei Abweichungen, dagegen bleibt die Innenlippe sowohl hinsichtlich ihrer Dicke wie ihrer kurzen, nach vorn kaum bis zur Mitte des maxillaren Zahnbogens reichenden Lippenfalte hinter der normalen Ausbildung zurück. Ein Zwischenkieferknopf fehlt vollständig, desgleichen die Vomerleiste. Das annähernd ovale, breite Vomerpolster ist in seiner vordern Hälfte von schwach verdickten Rändern umsäumt; es trägt einen nach vorn geöffneten, hufeisenförmigen Wulst, an den sich nach hinten die Nasengangscheide als ein niedriger medianer Kamm ansetzt. Von den sehr engen und verhältnissmässig kurzen Nasengaumenspalten ist das vordere Ende als Ausmündungsstelle des rudimentären JACOBSON'schen Organs schleifenartig umgebogen. Die innern Vorhöhlen des Nasengangs bleiben fast in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar; sie laufen nach hinten in eine breite und tiefe Medianfurche aus, die von schwach verdickten Rändern eingefasst wird und mit der Sphenoidbucht endigt. Die Gaumenblätter sind ausserordentlich breit und heben sich lateral durch eine geschweifte, flache Längsfurche von den angrenzenden Partien der Munddecke ab. Nach vorn verstreichen sie allmählich gegen die Innenlippe, während sie nach hinten ohne merkliche Abstufung in die Weichtheile des Palatopterygoidfelds übergehen. Den Abschluss des letztern stellen zwei mächtige, flügelartig nach unten gerichtete Erhebungen her, die zu beiden Seiten der Sphenoidbucht gelegen sind und diese von den Kaumuskelwülsten trennen.

An der knöchernen Munddecke (Fig. 32 a) finden wir relativ breite Gaumenfortsätze der Maxillaria, die vorn zusammenstossen und dadurch das unpaare Zwischenkieferbein weit von dem Vomer trennen. Ersteres ist äusserst schmal und trägt eine winzige Horizontallamelle von annähernd dreieckiger Gestalt. Letzterer gleicht im Wesentlichen einer kurzen, rechteckigen Knochenplatte, die sich ausser durch ihre Kürze



noch dadurch von dem Pflugscharbein der bisher besprochenen Eidechsen unterscheidet, dass die bei diesen regelmässig vorhandene Einkerbung für die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs hier vollständig fehlt. Nach hinten reicht der Vomer kaum bis gegen die Mitte der grossen, mandelförmig gestalteten innern Nasenöffnungen. Er bildet somit für diese nur zum kleinern Theil die mediale Begrenzung, deren Haupttheil zwei lang gestreckte Fortsätze der Palatina liefern, die in der Mittellinie an einander stossen und sich durch eine tiefe Ausbuchtung scharf von den eigentlichen Körpern der breiten Gaumenbeine absetzen. Erhöht wird diese Abstufung noch durch starke, weit gegen die Medianlinie vorspringende Knochenleisten, die sich vom hintern medialen Rand der Pterygoidea aus nach vorn erstrecken und ein ähnliches Verhalten zeigen wie die bei den Scinciden besprochenen Gaumenfortsätze der Palatina, mit denen sie jedoch nicht zu verwechseln sind. Die eigentlichen Gaumenbeinkörper berühren sich nur längs einer kurzen Strecke und werden in ihren hintern Partien ebenso wie die Flügelbeine durch eine breite Palatopterygoispalte von einander getrennt. Bei ihrer Anlehnung an die Transversa entsenden die Pterygoidea breite, flügelartige Fortsätze nach unten, wodurch sie in ihrem Aussehen von den entsprechenden Knochen der übrigen Eidechsen in auffallender Weise unterschieden sind. Nach vorn laufen sie in eine scharfe Spitze aus und bilden weithin die mediale Begrenzung der Gaumenbeine.

Drei gesonderte Gruppen von zum Theil grossen alveolären Drüsen tragen zur stärkern Ausbildung der Mundweichtheile bei. Am zahlreichsten sind die Drüsen der Aussenlippe; sie durchziehen diese in ihrer ganzen Länge und häufen sich besonders stark im Bereich des Zwischenkiefers an. Auch die Drüsen der Gaumenblätter bilden ein gewaltiges Lager, das sich nach hinten bis dicht vor die Sphenoidbucht erstreckt und jederseits mit einem schmalen Strich auch noch auf die Lippenfalte übergreift. Weniger umfangreich ist das Gebiet der Drüsen des Vomerpolsters, deren dichteste Anhäufung sich auf dem hufeisenförmigen Wulst des letztern befindet.

Der Fortsatz des JACOBSON'schen Knorpels ist sehr breit, so dass er jederseits die Horizontallamellen der Maxillaria medialwärts nicht nur säumt, sondern nach innen weit über sie vorspringt und dadurch die Gaumenblätter lippenartig vor sich hertreibt. Er reicht nach hinten weit über das vordere Ende der innern Nasenöffnungen hinaus und trägt nicht unerheblich zu der kräftigen Ausbildung des vordern

Abschnitts der Gaumenblätter bei. Von der Stelle an, wo er endigt, treten in diesen die vorerwähnten Drüsen auf.

Den gleichen Bau der Munddecke wie *Chamaeleon basiliscus* zeigt auch *Ch. vulgaris*.

### *Geckonidae.*

Für die umfangreiche Familie der *Geckonidae* konnte ich meine Untersuchungen auf eine einzige Species, *Platydactylus verticillatus* (Taf. 40, Fig. 31), beschränken, weil die übrigen mir in grosser Zahl zugänglichen Vertreter dieser Familie mit jener hinsichtlich ihrer Munddeckenbildung im Wesentlichen übereinstimmen. Im Gegensatz zu der äusserst dünnen, aber sonst normalen Aussenlippe weicht die mit einem kleinen Zwischenkieferknopf versehene Innenlippe erheblich von der gewöhnlichen Form dadurch ab, dass sie in ihren maxillaren Theilen nicht aus einem, sondern aus zwei neben einander her ziehenden Längswülsten besteht und dass die grösste Breite der Lippenfalte statt an deren hintern Ende ungefähr in ihrer Mitte liegt. Hervorgerufen wird letzteres durch die Gaumenblätter, die mit der Innenlippe derart verwachsen, dass zwischen beiden Gebilden keine genaue Trennungslinie festzustellen ist. Dem äussern Anschein nach sondert sich jedes Gaumenblatt in einen lateralen Wulst und eine mediane Hautfalte, welche fast steil nach oben umgeschlagen erscheint. Ihr hinteres Ende verstreicht allmählich in einem flachen Bogen gegen die Lippenfalte und überragt den hintern Rand des Vomerpolsters beträchtlich. Dieses ist annähernd oval und hinten mit einem schmalen, dünnen Hautsaum versehen. Eine Vomerleiste fehlt gänzlich. Die Nasengaumenspalten sind kurz und lassen gegen ihr hinteres Ende einen Theil der innern Vorhöhlen des Nasengangs erkennen. Ihr schmaler vorderer Abschnitt zerfällt, wie BORN bei den von ihm untersuchten Ascaloboten erwähnt, in zwei ungleich lange Aeste, die ein kleines, zungenförmiges Läppchen zwischen sich fassen. Der mediale Ast ist kurz und biegt schräg nach innen um; der laterale hingegen ist Anfangs sichelförmig nach aussen gebogen, verläuft dann eine kurze Strecke weit in sagittaler Richtung und verliert sich schliesslich in zwei äusserst kurzen Spalten, von denen der eine quer nach innen, der andere schräg nach aussen gebogen ist. Der Spalt lateral von dem zungenförmigen Läppchen dient dem JACOBSON'schen Organ, der mediale dem Thränennasencanal zur Ausmündung in die Mundhöhle. Das breite Palatopterygoidfeld wird durchschnitten von einer gewaltigen Sphenoidbucht, an deren Wandung jederseits die hintere Begrenzung der Augenhöhlen in Gestalt einer

kugligen Auftreibung hervortritt. Es zerfällt in zwei durch ihre verschiedene Höhenlage scharf von einander abgesetzte Theile, eine grosse hintere und eine kleine vordere Partie. Jene trägt die hintern Enden der Lippenfalten, während diese mit ihrem medianen Abschnitt das Vomerpolster von hinten begrenzt und sich lateralwärts zu den innern Vorhöhlen des Nasengangs emporwölbt.

Die breiten Gaumenfortsätze der Maxillaria (Fig. 31 a) grenzen vorn mit ihrem ausgebuchteten Rand an das unpaarige Zwischenkieferbein und trennen dessen mit einer Spina versehenen Horizontalfortsatz bis auf eine kleine Strecke von den beiden Vomeris. Zusammen betrachtet, bilden diese ein Oval, das eine niedrige mediane Knochenleiste trägt und von einer breiten Längsfurche durchzogen wird. Jedes Pflugscharbein besteht aus einem äusserst dünnen Knochenblättchen, dessen lateraler Rand nach oben umgerollt und vorn mit einer kleinen Einkerbung für die Ausmündung des JACOBSON'schen Organs versehen ist. Nach hinten grenzen die Vomeris zum weitaus grössten Theil nicht an einen Knochen, sondern an eine dünne Membran, welche sie mit dem Ethmoideum verbindet. Nur die hintersten Ecken ihrer lateralen Ränder werden gestützt durch einen dornartigen medialen Fortsatz der Palatina. Letztere selbst sind relativ breit, aber auffallend kurz. Ihr vorderer, ziemlich steil nach oben gerichteter Abschnitt trägt lateral einen gut entwickelten Gaumenfortsatz, der mit dem medialen Processus eine tiefe Ausbuchtung als hintern Abschluss der innern Nasenöffnungen bildet. Diese gleichen zwei länglichen Ovalen, die nach vorn spitz zulaufen und dort an den Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs endigen. Medialwärts berühren sich die Palatina nicht, sondern werden, ebenso wie die Flügelbeine, durch eine äusserst breite Palatopterygoidspalte von einander getrennt.

Das Vorkommen von Munddeckendrüsen ist beschränkt auf die Innenlippe nebst einem Theil der Gaumenblätter und auf das Vomerpolster. An beiden Stellen beeinflussen sie die Ausbildung der betreffenden Weichtheile in hohem Maasse. Die Drüsen der Innenlippe sind acinös und werden durch ein nur spärliches Bindegewebsstroma zusammengehalten. Sie münden mit ihren kurzen Ausführungsgängen an der Unterseite der Lippe aus, die sie in ihrer ganzen Länge durchziehen. Ein Theil von ihnen greift auf die Gaumenblätter hinüber, doch bleibt deren nach oben gerichtete häutige Falte drüsenfrei. Gleichfalls acinösen Bau zeigen auch die Drüsen des Vomerpolsters. Sie bilden eine für sich scharf abgegrenzte Gruppe und häufen sich besonders stark gegen die Mittellinie an. Eine Sonderung dieser

Drüsen in zwei verschiedene Lagen, wie BORN solches bei den von ihm untersuchten Ascaloboten gefunden zu haben glaubt, vermag ich bei meinem Exemplar nicht zu erkennen. BORN sagt nämlich: „Die untere breitere Schicht besteht aus einer Lage weiter, auf dem Epithel der Rachenhöhle ausmündender Schläuche, die mit im Verhältniss zur Grösse des Lumens niedrigen Zellen bekleidet sind; die obere schmalere Schicht setzt sich aus mehreren Lagen kleiner Drüsenquerschnitte zusammen, welche einen relativ viel höhern Cylinderepithelbelag zeigen. Die erstern functioniren wohl als Ausführungsgänge der zweiten.“ — Meinem Befund nach bilden die Drüsen des Vomerpolsters bei *Pl. verticillatus* ein grosses Packet gleichartiger Drüsenbälge, bei denen von einer Sonderung in verschiedene Schichten nicht die Rede sein kann.

Von nicht unbedeutendem Einfluss auf die Entwicklung der Gaumenblätter ist bei *Platydictylus* der von der Wandung des JACOBSON'schen Organs nach hinten sich erstreckende Knorpelfortsatz, der hier ein ganz analoges Verhalten zeigt, wie ihn BORN für *Hemidactylus* beschrieben hat, nämlich:

„Der freie innere Rand des Knorpelfortsatzes entspringt hier nicht wie bei *Lacerta* und den vorigen [*Gongylus*, *Scincus* und *Lygosoma*-Arten] hakenförmig aus der untern Wand der Kapsel des JACOBSON'schen Organs, um noch vor der innern Choane zu endigen, sondern ist eine directe Verlängerung der knorpeligen Seitenwand des JACOBSON'schen Organs nach hinten und erstreckt sich längs der ganzen Rinne am Dach der Mundhöhle. Er begleitet dabei in ansehnlicher, nach hinten zunehmender Breite den medialen Rand der Gaumenplatte des Os maxillare superius und weiter rückwärts sogar das Palatinum. Vorn liegt er dem Knochen entweder direct an, oder er schiebt sich ein wenig über oder unter denselben hin; hinten trennt beide ein bindegewebiger Zwischenraum. Der Knorpelfortsatz endet zugespitzt da, wo der die Spalte *R* (fig. 3) begleitende dünne Saum aufhört, für den er mit der medialen Hälfte seiner Breite die Grundlage abgiebt etc.“

#### *Amphisbaenidae.*

Von den Amphisbaeniden habe ich *Lepidosternon microcephalum* (Taf. 40, Fig. 35), *Amphisbaena alba* und *Amph. fuliginosa* (Fig. 33) untersucht, und zwar die zuletzt genannte Species unter Hinzuziehung von Schnittpräparaten. Die flach gewölbte Munddecke von *Amph. fuliginosa* zeigt als Umrandung neben der äusserst dicken Aussenlippe

eine eigenthümlich gestaltete Innenlippe. Letztere zerfällt in einen paarigen maxillaren und einen unpaarigen intermaxillaren Abschnitt. Beide Theile werden von einander jederseits durch eine schräg nach aussen gerichtete tiefe Furche getrennt, die zugleich die vordere Begrenzung der Lippenfalte bildet. Diese ist kräftig entwickelt und medianwärts bandartig nach unten umgeschlagen; sie verstreicht nach hinten allmählich längs der mit einer Spitze eigenartig gegen die Mittellinie vorspringenden Kaumuskelwülste. Der intermaxillare Theil der Innenlippe sondert sich in eine mediale und zwei laterale Partien. Von diesen bilden die letztern halbkreisförmig nach hinten abgerundete Polster, die durch tiefe Furchen scharf von dem medialen Stück abgesetzt sind. Letzteres gleicht im Wesentlichen einem keilförmigen Wulst, dessen nach hinten gerichtete Spitze mit einer knopfartigen Verdickung endigt. An diese schliesst sich die lang gestreckte Vomerleiste an. Das Vomerpolster stellt in seinem Haupttheil eine längliche Platte dar. Es trägt ausser der Vomerleiste noch zwei S-förmig gekrümmte, kammartige Erhebungen, die nach hinten bis an die Kaumuskelwülste reichen. Die schmalen Nasengaumenspalten verlaufen fast in sagittaler Richtung; nur ihr vorderer Abschnitt biegt sichelförmig gegen die Mittellinie um. Vor demselben, durch eine Bindegewebsbrücke getrennt, liegen zwei kleine Wärzchen, auf denen das JACOBSON'sche Organ ausmündet. Sehr breit und stark entwickelt sind die mit verdickten Rändern versehenen Gaumenblätter. Ihr vorderes Stück trägt einen doppelt S-förmig gekrümmten Wulst, der sich vom intermaxillaren Theil der Innenlippe nach hinten bis ungefähr gegen die Mitte der Munddecke erstreckt und dort längs der Lippenfalte verstreicht. Zwischen dem hintern Bogen dieses Wulstes und den Nasengaumenspalten zeigt jedes Gaumenblatt einen von lippenartig aufgeworfenen Rändern eingefassten Schlitz. Derselbe besitzt eine ziemlich beträchtliche Tiefe, durchbricht aber das Gaumenblatt nicht ganz, sondern stellt eine Art Tasche dar, deren Zweck sich aus den Schnittpräparaten nicht näher ersehen lässt. Der hintere Abschnitt der Gaumenblätter hat die Gestalt einer eckigen Platte, an deren hinterm Rand zwei grubenähnliche Vertiefungen zu den innern Vorhöhlen des Nasengangs hinführen. Geradezu auffallend klein und schmal ist das Palatopterygoidfeld, in so fern es kaum den sechsten Theil der Munddecke einnimmt.

Wie in den Weichtheilen, so zeigt die Munddecke (Fig. 34) der *Amphibaenidae* auch im Knochen gegenüber den früher betrachteten Formen erhebliche Abweichungen. Die verhältnissmässig breiten Gaumenfort-

sätze der kurzen, aber ausserordentlich kräftigen Maxillaria grenzen vorn an das starke Zwischenkieferbein und werden durch die Vomeres von einander getrennt. Letztere sind ebenfalls relativ sehr breit; sie stossen bis auf einen schmalen Spalt an einander und fassen eine tiefe Furche zwischen sich. Ihr medialer Rand ist zu einer starken Leiste verdickt und liegt annähernd im eigentlichen Niveau der Munddecke. Ihr lateraler Rand hingegen ist in seinen hintern Partien steil nach oben gewölbt und über die Gaumenfortsätze der Maxillaria hingeschoben, während er sich diesen in seinem vordern Theil anlegt und dadurch die Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs von den innern Nasenöffnungen eine weite Strecke trennt. Die Palatina sind im Verhältniss zu der lang gestreckten Munddecke sehr kurz. Sie tragen an ihrem vordern lateralen Rand mässig breite Gaumenfortsätze, die jedoch, von unten betrachtet, nur wenig zu sehen sind, weil sie zum grössten Theil von den breiten und eigenthümlich gestalteten Transversa verdeckt werden. Im Wesentlichen stellen die Gaumenbeine einfache Knochenplatten dar mit leistenartig nach unten umgeschlagenen lateralen wie medialen Rändern. Sie bilden tiefe Rinnen, die nach vorn an die Vomeres grenzen und zu den innern Vorhöhlen des Nasengangs die knöcherne Decke liefern. Lateralwärts werden die Gaumenbeine hauptsächlich durch die Transversa begrenzt, während sie nach hinten U-förmig von den Pterygoidea umfasst werden. Letztere sind relativ sehr lang und erscheinen als einfache breite Knochenspaugen, die dachförmig nach oben gegen die Mittellinie geneigt sind. In die Palatopterygoidspalte, welche sowohl die Gaumen- als auch die Flügelbeine trennt, schiebt sich das Basisphenoideum mit seinem langen Rostrum derart weit nach vorn vor, dass zwischen ihm und den Flügelbeinen jederseits nur ein schmaler, sichelförmiger Spalt übrig bleibt. Von den innern Nasenöffnungen ist an der Munddecke des horizontal liegenden Schädels nichts zu sehen, da sie durch die Gaumenplatten der Maxillaria vollständig verdeckt werden. Die Foramina suborbitalia fehlen gänzlich; in Folge dessen erscheinen die zu breiten, unregelmässigen Knochen umgebildeten Transversa gleichsam zwischen die Maxillaria, Palatina und Pterygoidea eingezwängt.

Der wesentlichste Antheil an der kräftigen Ausbildung der Mundweichtheile kommt dem Bindegewebe und der Mundschleimhaut zu. Drüsen befinden sich nur in der Aussenlippe, und zwar durchziehen sie diese längs des ganzen Zahnbogens. Die einzelnen Drüsen bilden grosse Acini, die in einer dicken Bindegewebslage eingebettet liegen

und ihre langen Ausführungsgänge nach der Unterseite der Lippe entsenden.

Uebereinstimmend mit den soeben geschilderten Verhältnissen ist die Munddecke von *Amphisbaena alba*, und auch *Lepidosternon microcephalum* zeigt nur geringe Abweichungen davon. Unter diesen sind folgende Punkte hervorzuheben.

Die Sonderung der Innenlippe in einen paarigen maxillaren und einen unpaarigen intermaxillaren Abschnitt ist hier noch schärfer ausgeprägt als bei der vorigen Form. Während sich dort das intermaxillare Lippenstück in drei getrennte Partien gliedert, bildet dasselbe hier einen einfachen, hufeisenförmigen Wulst, der vorn drei tiefe Grübchen aufweist. Diese rühren anscheinend von verloren gegangenen Zähnen her. Die zu einem dicken Wulst umgestaltete Lippenfalte endigt vorn an den ersten Maxillarzähnen, während sie nach hinten bis über die Kaumuskelwülste hinausreicht. Das Vomerpolster gleicht in seinem Haupttheil einem breiten Kamm, der die lang gestreckte Vomerleiste trägt und gegen den Schlund in eine feine Spitze ausläuft. Den sehr langen und breiten Gaumenblättern fehlt die bei *Amphisbaena* erwähnte Tasche sammt den kleinen Wärzchen mit der Mündung des JACOBSON'schen Organs. An Stelle der letztern befindet sich bei *Lepidosternon* jederseits des Vomerpolsters ein kleines, abgerundetes Läppchen am vordern Ende der Nasengaumenspalten. Diese sind hier erheblich breiter und in ihrem Haupttheil leierartig geschweift. Sie endigen hinten mit einer weiten Communicationsöffnung zwischen Nasen- und Mundhöhle.

Im Knochen stimmt die Munddecke von *Lepidosternon* ebenfalls im Wesentlichen mit derjenigen vom *Amphisbaena* überein, im Einzelnen aber zeigt sie gewisse Abweichungen, die ich an dem einzigen von mir untersuchten Schädel nicht mit voller Sicherheit zu deuten vermag. Es scheint jederseits ein breiter Gaumenfortsatz des Maxillare vorhanden zu sein, der jedoch bis auf einen schmalen medialen Streifen verdeckt ist, indem sich ungefähr in der Mitte der Maxillaria das wie bei *Amphisbaena* längs gestellte, aber ausserordentlich lang gestreckte Transversum mit seinem vordern Ende an den weit nach hinten reichenden Fortsatz des Intermaxillare anlehnt. Unmittelbar hinter dem letztern sind die Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs gelegen, die auch hier durch eine breite Knochenbrücke weit von den innern Nasenöffnungen getrennt werden. Diese liegen ganz oberhalb der Gaumenfortsätze der Maxillaria und sind bei horizontaler Lagerung des Schädels von unten nicht zu sehen. Von den übrigen

Knochen der Munddecke gilt in der Hauptsache das bei *Amphisbaena* Gesagte; nur die Flügelbeine sind hier relativ viel kürzer als dort, und auch die Wölbung der Munddecke ist in Folge des an seiner vordern Seite auffallend platt gedrückten Schädels eine weit höhere als bei der vorigen Form.

Der JACOBSON'sche Knorpel ist bei *Amphisbaena* nur sehr kurz und schmal. Er überragt den Gaumenfortsatz des Maxillare medianwärts ganz wenig und endigt bereits weit vor dem vordern Ende der innern Nasenöffnungen. Von *Lepidosternon* besass ich keine Schnittpreparate und konnte deshalb den Antheil jenes Knorpelfortsatzes an der Bildung der Gaumenblätter nicht näher untersuchen.

### Zusammenfassung und Schlussfolgerungen.

Fassen wir nun die aus den vorliegenden Untersuchungen gewonnenen Resultate zusammen, so ergibt sich zunächst in der Hauptsache:

1) dass sich unter den recenten Eidechsen in Bezug auf den Bau ihrer Munddecke thatsächlich eine fortschreitende Vervollkommnung nachweisen lässt;

2) dass wir die obersten Glieder der Reihe als Vorstufen zur Gaumenbildung der Chelonier, Crocodile und Säugethiere betrachten können.

Allerdings zeigt jene Reihe bei der verhältnissmässig geringen Zahl der von mir untersuchten Species vielfache Lücken, aber es dürfte kaum einem Zweifel unterliegen, dass manche davon durch Heranziehung von Vertretern der mir nicht zugänglich gewesenen Familien ausgefüllt werden könnten, wenn auch ein vollkommen lückenloser Zusammenhang kaum jemals zu erwarten sein dürfte, weil in den ausgestorbenen Formen Zwischenglieder verloren gegangen sein werden.

Das untersuchte Material scheint mir indessen umfangreich genug zu sein, um die Frage zu beantworten, auf welchem Weg die Bildung eines Gaumens zu Stande gekommen ist, indem es den Nachweis zu führen gestattet, dass ein solcher nicht nur bei den in dieser Hinsicht am weitesten vorgeschrittenen *Scincidae*, sondern in unverkennbaren Anfängen schon bei den tiefer stehenden Eidechsenformen vorhanden ist.

Bei der Erörterung dieser Frage müssen wir daran festhalten und es nochmals nachdrücklichst betonen, dass wir im Sinne unserer Unter-



suchung unter „Gaumen“ nicht schlechthin die Decke der Mundhöhle verstehen — wie dies vielfach geschieht —, sondern ausschliesslich eine horizontale Scheidewand, welche, wie bei den Säugethieren, eine secundäre Mundhöhle von der Nasenhöhle trennt. Es dürfte sich daher im Interesse der nachstehenden Auseinandersetzungen empfehlen, einige neue Kunstausdrücke anzuwenden. Die primäre Mundhöhle der Wirbelthiere wird mit Bezug auf die ektodermale Herkunft ihres Epithels als ein *Stomodäum* bezeichnet. Durch die Bildung des Gaumens wird sie in zwei über einander gelegene Etagen zerlegt, von denen die obere durch die Nasengänge, die untere durch den Mund mit der Aussenwelt in Verbindung steht. In dem Maasse aber, wie diese Scheidung sich vollzieht, wird es schwieriger, diejenigen Hohlräume, welche ich eben als Nasengänge bezeichnet habe und die bei den Amphibien noch in die ungetheilte primitive Mundhöhle oder das *Stomodäum* einmünden — so dass man sie wohl „primitive Nasenhöhlen“ nennen könnte — von den durch Bildung des Gaumens ihr angeschlossenen Theilen des *Stomodäums* abzugrenzen. Beide erscheinen uns als ein zusammenhängender Hohlraum, den man in herkömmlicher Weise mit dem Namen Nasenhöhle belegt, während man, um sich präciser auszudrücken, dafür eigentlich secundäre Nasenhöhle sagen müsste. Es bedarf nur eines Hinweises auf den Unterschied zwischen dem, was man bei den Amphibien, und dem, was man bei den Säugethieren die Nasenhöhle nennt, um diese Behauptung zu begründen. Ich schlage deshalb vor, die secundäre Nasenhöhle als *Rhinodäum* und die secundäre Mundhöhle als *Phagodäum* zu bezeichnen.

Danach können wir unsere Frage folgendermaassen formuliren: Wie vollzieht sich bei den Eidechsen die Sonderung des *Stomodäums* in *Rhinodäum* und *Phagodäum*, und sind noch einige Stadien des phylogenetischen Entwicklungsgangs in den gegenwärtig lebenden Eidechsenformen festgehalten?

Ausgehend von dem vielfach bestätigten Erfahrungssatz, dass der Weg, den die Phylogenie niederer Formen verfolgt hat, in der Ontogenie höherer noch aufgezeichnet erscheint, konnte man nach den Beobachtungen über die individuelle Entwicklung des Gaumens bei den Säugethieren vermuthen, dass bei den Reptilien und besonders den Eidechsen der Gaumen zuerst in Gestalt eines Paares horizontaler Falten an den Seiten des *Stomodäums* auftreten würde, die allmählich an Breite zunehmen und schliesslich in der Mittellinie auf einander reffen und verwachsen. Diese Erwartung hat sich durch meine Unter-

suchung als vollkommen berechtigt erwiesen. Es hat sich ergeben, dass der erste Anfang der Gaumenbildung in zwei klappenartigen Schleimhautfalten besteht, welche sich von der Seite her über die innern Nasenöffnungen legen und diese gegen die Mundhöhle abschliessen. Gewiss darf es ohne weiteres als einleuchtend bezeichnet werden, dass schon auf einer sehr unvollkommenen Entwicklungsstufe die Gaumenfalten eine zweckmässige Einrichtung darstellen müssen, indem durch sie das Eindringen von Nahrungstheilen in die Nasenhöhlen verhindert wird. Allein die Frage, was den Anstoss zu ihrer Bildung gegeben haben mag, ist damit noch nicht beantwortet. Ich halte mich durch meine Beobachtungen für berechtigt, anzunehmen, dass in ähnlicher Weise, wie GEGENBAUR in seiner Schrift: „Zur Phylogenese der Zunge“<sup>1)</sup> dargethan hat, dass die Besetzung des Mundbodens mit Drüsen nicht nur als eine Vorstufe, sondern als eine Vorbedingung für die Ausbildung einer muskulösen Zunge anzusehen ist, auch die Entstehung von Gaumenfalten von der Besetzung der Munddecke mit Drüsen ihren ersten Ausgang genommen hat und von hier aus zu erklären ist.

Abgesehen von *Sphenodon*, den ich leider in der dazu erforderlichen Weise nicht habe untersuchen können, sind bei den hinsichtlich der Gaumenbildung auf der tiefsten Stufe stehenden Lacertiliern die Gaumenblätter nicht nur Träger eines mehr oder weniger mächtigen Drüsenlagers, sondern bisweilen fast ganz von einem solchen eingenommen, während umgekehrt in dem Maasse, wie sich die Gaumenblätter weiter ausbilden, die Drüsen in ihnen zurücktreten, um zuletzt fast ganz zu schwinden.

Am niedrigsten unter den von mir untersuchten Eidechsen steht hinsichtlich des Gaumens *Sphenodon*, sodann folgen mit bisweilen kaum merklicher Abstufung innerhalb der einzelnen Familien die *Agamidae*, *Iguanidae*, *Teiidae*, *Anguidae*, *Lacertidae* und *Zonuridae*. Erst in der Familie der *Scincidae* treten auffallende Unterschiede in der Munddeckenbildung zu Tage, und auch nur hier kommt es zur Herstellung eines wirklich knöchernen Gaumens, also zu einer markanten Scheidung des Stomodäums in Rhinodäum und Phagodäum. Mehr oder weniger abseits von dieser Reihe stehen die *Varanidae*, *Geckonidae*, *Chamaeleontidae* und *Amphisbaenidae*.

Bei *Sphenodon* fehlt an der knöchernen Munddecke noch jede Spur eines Gaumens. Nur in den Weichtheilen kommt es zur Bildung

---

1) in: Morph. Jahrb., V. 21.

eines solchen, indem sich einerseits das breite Vomerpolster mit seinen lateralen Rändern gegen die Innenlippe ausdehnt, andererseits von dieser aus die Gaumenblätter medianwärts vorwuchern und eine Trennung der Mund- und Nasenhöhle herbeiführen. Bei *Sphenodon* sind die Gaumenblätter noch relativ schmal; sie reichen nach hinten kaum über das Ende der Nasengaumenspalten hinaus.

Wesentlich stärker ausgebildet sind sie bereits bei den *Agamidae*, unter denen *Calotes* eine der einfachern Formen zu sein scheint; ihm folgen in aufsteigender Reihe: *Draco*, *Amphibolurus*, *Agama* und *Uromastix*. Die Gaumenblätter von *Calotes* sind verhältnissmässig noch schwach entwickelt, während das Vomerpolster eine auffallende Breite besitzt. Dieses Grössenverhältniss beider Gebilde ändert sich aber bei den übrigen Vertretern der Familie in der Weise, dass das Vomerpolster successive in gleichem Maasse kleiner wird, wie die Gaumenblätter, namentlich nach hinten hin, an Breite zunehmen. Mit der Breite wächst gleichzeitig auch die Länge der Gaumenblätter, so dass sie bei *Uromastix* die Nasengaumenspalten nach hinten weit überragen und fast auf gleicher Höhe mit den Maxillarzähnen endigen. Einen wesentlichen Antheil an dieser Ausbildung des weichen Gaumens kommt den Drüsen zu, die sich bei *Uromastix* sowohl im Vomerpolster, in den Gaumenblättern und Lippen, als auch auf dem medianen Theil des Palatopterygoidfelds in grosser Zahl vorfinden.

Auch hinsichtlich der Ausbildung der knöchernen Munddecke nimmt unter den Agamiden *Uromastix* die höchste, *Calotes* die niedrigste Stufe ein, doch zeigt letzterer gegenüber den Verhältnissen bei *Sphenodon* einen nicht zu verkennenden Fortschritt. Dieser tritt besonders deutlich hervor in der ersten Anlage eines Zwischenkieferfortsatzes sowie in der Bildung von Horizontallamellen an den Maxillaria. Ersterer erreicht zwar nur eine geringe Grösse, dagegen werden die letztern, namentlich in ihren vordern Partien, von ansehnlicher Breite und trennen durch ihre gegenseitige Berührung den Zwischenkieferfortsatz von den breiten Vomeres. Bei *Sphenodon* grenzen diese nach hinten sowohl an die Palatina als auch an die Pterygoidea, während bei *Calotes* die Vomeres und Pterygoidea durch die Palatina von einander getrennt werden. Auch die veränderte Gestaltung und Lagerung der Gaumen- und Pflugscharbeine gegenüber der mehr horizontalen Lagerung dieser Knochenpaare bei *Sphenodon* bekundet eine vorge-schrittenere Ausbildung der Munddecke, indem sich darin offenbar das bei den höher stehenden Formen immer deutlicher hervortretende Bestreben zeigt, die innern Nasenöffnungen allmählich aus dem Niveau

des Gaumens zu rücken. Am anschaulichsten unter den Agamiden treten diese Verhältnisse bei *Uromastix* zu Tage, denn hier sind nicht nur die Horizontallamellen der Maxillaria breiter und gleichförmiger als bei *Calotes*, sondern auch die Palatina lassen bereits die ersten Anfänge von Gaumenfortsätzen erkennen, in so fern ihre lateralen Ränder sich zu Gaumenbeinleisten verdicken. Indem sich weiterhin vorn von der medialen Ecke jedes Palatinums ein schräg nach oben gerichteter Fortsatz gegen die Vomerer erstreckt, wird die vordere Partie jedes Gaumenbeins zu einer breiten Rinne umgestaltet, die sich allmählich an der hintern Munddecke verliert.

Aehnliche Verhältnisse wie die Agamiden zeigen uns die *Iguanidae*. Auch bei ihnen lässt sich innerhalb der Familie ein allmähliches Fortschreiten in der Ausbildung des Gaumens feststellen. Die niedrigste Stufe nimmt die im Uebrigen ganz aberrante Form *Phrynosoma* ein; ihr am nächsten steht *Sceloporus*, sodann folgen *Urocentron*, *Polychrus*, *Iguana*, *Ctenosaura* und *Metopoceros*. Bei allen diesen Gattungen, mit Ausnahme der beiden zuletzt genannten, sind die Gaumenblätter nur mässig stark entwickelt, so dass es fast den Anschein hat, als ständen die Iguaniden hinsichtlich der Gaumenbildung noch hinter den Agamiden zurück. Allein gewisse Partien der knöchernen Munddecke weisen darauf hin, dass sie eine höhere Stufe einnehmen. Vor allem gilt dies von dem Processus intermaxillaris, der hier wie bei fast sämtlichen höhern Eidechsenformen eine beträchtliche Grösse erlangt, während er bei *Sphenodon* gar nicht, bei den Agamiden aber nur in geringem Maasse vorhanden ist. *Phrynosoma* besitzt zwar ebenfalls nur eine kleine Andeutung jenes Fortsatzes, und es berühren sich daher die Horizontallamellen der Maxillaria auch hier hinter dem Zwischenkiefer; bei den übrigen Iguaniden jedoch wird diese Berührung dadurch aufgehoben, dass sich der zu zwei breiten Zacken ausgezogene Processus intermaxillaris keilartig zwischen die Gaumenfortsätze der Maxillaria einschiebt. Diese sind bei *Phrynosoma* schwach entwickelt; bei *Iguana* erlangen sie nur an ihrem vordern Ende eine grössere Breite. Das Hinausrücken der innern Nasenöffnungen aus dem Niveau der Munddecke zeigt sich hier noch deutlicher als bei der vorigen Familie, und zwar nicht nur an den Vomerer, sondern hauptsächlich an den Palatina, in so fern deren vordere Partien zu weit tiefern Gaumenrinnen umgeformt sind.

Das nächste Glied bilden die *Teiidae*. Von diesen repräsentirt *Ameiva* die einfachere, *Tupinambis* die entwickeltere Gattung. Der Fortschritt beider gegenüber den früher betrachteten Formen lässt

sich an mehreren Stellen des Gaumens erkennen. In den Weichtheilen zeigt er sich zunächst an einer theilweisen Verwachsung der vordern Abschnitte der Gaumenblätter mit dem Vomerpolster und der dadurch hervorgerufenen Abtrennung der Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs von den Nasengaumenspalten. Während die letztern bisher einen senkrechten Durchgang von der Nasen- in die Mundhöhle bildeten, nimmt dieser bei den Teiiden einen von oben nach unten schräg gegen die Mittellinie gerichteten Verlauf, indem sich die Gaumenblätter medianwärts dem lang gestreckten, drüsenreichen Vomerpolster auflegen. Die Gaumenblätter von *Ameiva* sind drüsenlos und schmal und reichen nicht annähernd bis ans hintere Ende des Vomerpolsters, bei *Tupinambis* dagegen überragen sie dieses beträchtlich, sind breit und von zahlreichen Drüsen durchsetzt.

Die in den Weichtheilen beobachtete Abtrennung der Ausmündungen des JACOBSON'schen Organs von den Nasengaumenspalten findet sich an der knöchernen Munddecke nicht vor; hingegen erscheinen die innern Nasenöffnungen dadurch der Mittellinie näher gerückt, dass sie lateralwärts zum Theil von den Gaumenfortsätzen der Maxillaria verdeckt werden. Bei *Ameiva* sind diese Fortsätze relativ schmal, während sie bei *Tupinambis* besonders in ihrem vordern Drittel eine weit grössere Breite bewahren. Auch die zu kräftigen Gaumenleisten umgeformten lateralen Ränder der Palatina sind bei letzterer Gattung erheblich stärker entwickelt als bei ersterer und lassen ein weiteres Herausrücken der innern Nasenöffnungen aus dem Niveau des Gaumens immer deutlicher erkennen.

Den Teiiden am nächsten stehen die *Anguidae*, doch ist hinsichtlich der Munddeckenbildung kein directer Zusammenhang zwischen beiden Familien zu ersehen. Zwar finden wir hier wie dort die vordern Partien der Gaumenblätter und des Vomerpolsters mit einander verwachsen, aber die den Teiiden eigenthümliche, nur noch bei den Varaniden und Amphisbaeniden beobachtete Abtrennung der Mündungen des JACOBSON'schen Organs von den Nasengaumenspalten fehlt den Anguiden gänzlich. Immerhin ist bei letztern die Scheidung zwischen der Mund- und Nasenhöhle eine vollkommnere als bei der vorigen Form. Dies tritt besonders an der knöchernen Munddecke hervor. Der Horizontalfortsatz des Zwischenkieferbeins, der den Teiiden ganz und gar fehlt, hat hier eine beträchtliche Grösse und drängt sich nach hinten keilartig zwischen die Vomeres. Diese liegen nur noch mit ihrem verdickten medialen Rand im Niveau des Gaumens, sind dagegen mit ihren lateralen Partien ziemlich steil aufwärts gerichtet, so

dass die innern Nasenöffnungen weit über der Munddecke gelegen sind. Die Gaumenfortsätze der Maxillaria, die diese Oeffnungen zum Theil verdecken, sind nicht nur in ihren vordern Partien viel stärker ausgebildet als bei den frühern Gattungen, sondern haben sich bei *Anguis* kurz vor ihrer Anlehnsstelle an die Palatina zu einer medianwärts vorspringenden kleinen Knochenplatte verbreitert. An den Gaumenbeinen ist ausser dem medialen Rand besonders der laterale zu einer kräftigen Leiste verdickt und dadurch der vordere Abschnitt jener Knochen zu einer tiefen Rinne umgestaltet worden.

Bei den *Lacertidae* tritt das bis dahin nur an der knöchernen Munddecke beobachtete Hinausrücken der innern Nasenöffnungen aus dem Niveau des Gaumens auch in den Weichtheilen zu Tage. Es bleibt daher von den Nasengaumenspalten nur das vordere Ende sichtbar, während ihr hinterer Abschnitt und die innern Vorhöhlen des Nasengangs sich seitlich davon oberhalb der Gaumenblätter hinziehen. Letztere zeigen bei den verschiedenen Gattungen eine stufenweis fortschreitende Entwicklung, die ihren Höhepunkt bei *Eremias* erreicht, wohingegen *Lacerta ocellata* eine der einfachern Formen ist. Zwischen beiden lassen sich *L. agilis*, *L. viridis*, *L. muralis* und *L. vivipara* in aufsteigender Reihe einordnen. Allen gemeinsam ist das Verhalten des hintern Abschnitts der Gaumenblätter, in so fern dieser sich nicht mehr frei von den angrenzenden Partien des Palatopterygoidfelds abhebt, sondern in dasselbe übergeht. Bei *Eremias* hat diese Bildung einen solchen Grad erreicht, dass sich die medialen Ränder der Gaumenblätter nach hinten ohne merkliche Abstufung bis an die Ränder der Sphenoidbucht erstrecken. Auf diese Weise kommt es hier schon in den Weichtheilen zur Herstellung einer echten secundären Munddecke, die sich theilweise über die primäre hinzieht und uns über das Zustandekommen der Trennung von Mund- und Nasenhöhle durch einen Gaumen nicht mehr im Zweifel lässt.

Auch im Knochen zeigt die Munddecke der *Lacertidae* einen wesentlichen Fortschritt gegenüber den bis dahin betrachteten Formen. Dies tritt uns zunächst entgegen an den innern Nasenöffnungen, die hier weit mehr nach oben gerückt und gegen die Mittellinie verschoben sind als bisher. Jede erscheint nämlich, von unten gesehen, nicht mehr als eine einzelne grosse Oeffnung, sondern ist in zwei durch einen engen Spalt mit einander verbundene Löcher zerlegt. Diese Erscheinung ist einerseits begründet in der Gestalt und Lagerung der Vomeris, andererseits in der Ausbildung der Gaumenfortsätze der Maxillaria. Bei sämtlichen *Lacertidae* sind letztere gut

entwickelt, so dass sie medianwärts weit gegen die Pflugscharbeine vorragen und die innern Nasenöffnungen zum grossen Theil überdecken. Mit ihrem ausgebuchteten Rand umfassen sie vorn den jederseits in einer Zacke endigenden Horizontalfortsatz des Zwischenkieferbeins und legen sich breit den Palatina an. Diese zeigen hier in so fern eine für meine Untersuchung wichtige Abweichung von der frühern Form, als sich an ihnen zum ersten Mal die Bildung von horizontalen Gaumenfortsätzen kundgiebt. Während nämlich bisher die lateralen Ränder der Palatina nur dicke Leisten bildeten, ist deren vorderes Ende hier merklich durch kleine, gegen die Mittellinie gerichtete Horizontalplatten verbreitert, welche die von den innern Nasenöffnungen auf die hintere Munddecke führenden Gaumenbeinrinnen theilweise verdecken und die Fortsetzung der Horizontallamellen der Maxillaria nach hinten bilden. Auf der fortschreitenden Entwicklung jener Fortsätze der Palatina und der Maxillaria beruht die allmähliche Herstellung des knöchernen Gaumens.

Grosse Uebereinstimmung mit den soeben besprochenen Verhältnissen bietet die Munddecke der *Zonuridae* dar, doch kommt es bei ihnen zu einer noch vollkommenern Gaumenbildung. In den Weichtheilen zeigt sich dies namentlich an einer stärkern Entfaltung der Gaumenblätter, die sich medianwärts mit ihrem durch Drüsen verdickten Rand dem Vomerpolster auflegen und dadurch die innern Vorhöhlen des Nasengangs nach unten hin bedeutend mehr abschliessen als bei der vorigen Familie.

Auch für die knöcherne Munddecke der *Zonuridae* gilt fast in allen Stücken das bei den *Lacertidae* Gesagte. Die Gaumenbeinrinnen und die Gaumenfortsätze der Palatina sind hier aber noch stärker ausgebildet, und es stehen daher die *Zonuridae* in dieser Hinsicht noch etwas höher als die *Lacertidae*.

Die vollendetste Form der unter den Eidechsen überhaupt vorkommenden Gaumenbildung finden wir bei den *Scincidae*, und zwar lassen sich an den einzelnen Gattungen derselben fast alle Stufen in der Herstellung der Gaumenplatte erkennen. Am niedrigsten in dieser Hinsicht steht *Eumeces*, sodann folgen *Gongylus*, *Chalcides*, *Egernia*, *Mabuia* und *Tiliqua*. Bei den drei ersten Gattungen ist der Gaumen — selbst in den Weichtheilen — in so fern noch unvollkommen, als er in der Mitte durch einen Spalt von der Breite des relativ grossen Vomerpolsters offen bleibt. Durch diesen hindurch erblickt man noch den grössten Theil der primären Munddecke, und auch von den innern

Vorhöhlen des Nasengangs bleiben die hintersten Partien als zwei grubenähnliche Vertiefungen sichtbar. Die in ihrem maxillaren Abschnitt durch mächtige Drüsen verstärkten Gaumenblätter sind nur gegen ihr vorderes Ende schwach entwickelt, im Uebrigen sind sie breit und viel mächtiger als bei den frühern Formen. Sie reichen nach hinten bis weit auf das Palatopterygoidfeld, wo sie bei *Chalcides* kräftig gegen die Mittellinie vorwachsen und den breiten Gaumenspalt beträchtlich einengen.

Wesentlich besser ausgebildet als bei diesen drei niedrigsten Gattungen der *Scincidae* ist der weiche Gaumen von *Egernia*, in so fern durch ihn eine gänzliche Scheidung des Stomodäums in ein Rhinodäum und Phagodäum bewirkt wird und es damit zum ersten Mal zur Bildung eines Pharynx und eines Ostium pharyngo-nasale kommt, wenn ich mit diesem Ausdruck, wie auf S. 442 bemerkt, den hintern, ungetheilten Abschnitt der primären Mundhöhle, bezw. die Communicationsöffnung zwischen dieser und der Nasenhöhle verstehe. Hervorgerufen wird diese Bildung durch die ausserordentlich breiten Gaumenblätter, die sich beinahe berühren. Sie verdecken die innern Vorhöhlen des Nasengangs vollständig. Das Vomerpolster, das bei den vorher besprochenen Scinciden sehr breit war und die Nasengaumenspalten weit von einander trennte, läuft hier in eine stumpfe Spitze aus, so dass jene Spalten fast vereinigt in das Ostium pharyngo-nasale münden.

Während letzteres bei *Egernia* unmittelbar am hintern Rand des Vomerpolsters liegt, finden wir es bei *Mabuia* — dem Vertreter der nächst höhern Gaumenform — weit von diesem getrennt. Die Ursache sind die Gaumenblätter, die längs einer grossen Strecke an einander stossen und dadurch die Scheidung des Rhinodäums und Phagodäums um ein Weiteres vervollständigen. Das Vomerpolster ist sehr breit, aber viel kürzer als bei *Egernia*. Es endigt hinten mit einer scharfen Spitze, an der sich die beiden Nasengaumenspalten zu einem einzigen engen Gaumenspalt vereinigen, welcher nach hinten in das Ostium pharyngo-nasale ausgeht. Bis auf diese schmalen Spalten ist der Gaumen vollständig geschlossen.

Zu einem vollkommenen Gaumenschluss kommt es selbst nicht auf der höchsten Stufe der Ausbildung, — bei *Tiliqua gigas*. Gegenüber *Mabuia* zeigt der weiche Gaumen von *Tiliqua* hauptsächlich darin einen Fortschritt, dass bei ihm die Gaumenblätter nicht nur zusammenstossen, sondern eine bedeutende Strecke weit über einander greifen, indem das rechte Gaumenblatt sich unter das linke schiebt



und dieses über jenes. Hierdurch wird die Trennung der Mund- und Nasenhöhle eine vollständigere als bei der vorigen Form. Wie dort, so vereinigen sich auch hier hinter dem spitz auslaufenden Vomerpolster die beiden Nasengaumenspalten zu einer schmalen Gaumenspalte. Diese reicht jedoch nicht wie im vorigen Fall frei bis an das Ostium pharyngo-nasale, sondern verschwindet bereits vorher unter dem übergreifenden Gaumenblatt.

Hand in Hand mit dieser allmählich fortschreitenden Ausbildung des weichen Gaumens der *Scincidae* geht successive auch eine Vervollkommnung der knöchernen Munddecke vor sich, indem die schon bei den Lacertiden und Zonuriden auftretenden horizontalen Gaumenfortsätze der Palatina sich ganz besonders stark in dieser Familie entwickeln und schliesslich zusammen mit den Vomeres und den Horizontallamellen der Maxillaria einen wirklichen knöchernen Gaumen bilden. Schon bei *Eumeces* zeigen sich hierin gegenüber den früher betrachteten Eidechsen nicht unerhebliche Abweichungen; diese treten bei *Chalcides* noch schärfer hervor und am deutlichsten bei *Tiliqua*. Bei allen Scinciden liegen die innern Nasenöffnungen weit gegen die Mittellinie vorgedrängt, fast ganz oberhalb der breiten Gaumenfortsätze der Maxillaria. Sie erscheinen, von unten gesehen, als lang gestreckte, schmale Löcher, vor denen die Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs gelegen sind. Die Palatina berühren sich vorn, gehen aber nach hinten bald mehr, bald weniger weit aus einander. Ihre Gaumenfortsätze haben schon bei *Eumeces* und *Chalcides* eine beträchtliche Breite, bleiben aber noch weit getrennt, so dass der knöcherne Gaumen bei diesen Gattungen durch einen breiten Spalt offen bleibt und das Gaumenbein im Querschnitt als ein hakenförmig gegen die Mittellinie umgebogener Knochen erscheint. Bei den höher entwickelten Gattungen der *Scincidae* verengt sich der Gaumenspalat zwar in gleichem Maasse, wie die horizontalen Fortsätze der Palatina und Maxillaria an Breite zunehmen, aber selbst bei *Tiliqua* kommt es zu keinem wirklich geschlossenen Gaumen, d. h. nicht zur Verwachsung der einander entgegenstrebenden Gaumenbeinfortsätze. Vielmehr findet das in den Weichtheilen beobachtete Uebereinandergreifen der beiden Gaumenhälften — wengleich weniger scharf ausgeprägt — auch im Knochen statt. Wie dort haben wir also auch hier nur eine fast vollendete Scheidung der Mund- und Nasenhöhle durch den Gaumen. Die Nasenhöhle ist nach hinten zu einer langen Röhre ausgezogen, die nach oben von den Vomeres und den eigentlichen Körpern der Palatina, nach unten von den horizontalen Gaumenfortsätzen der

letztern begrenzt wird. Die weiten Choanen liegen oberhalb dieser Gaumenfortsätze, kurz vor dem vordern Ende der Pterygoidea.

Dass diese bei *Tiliqua* geschilderten Munddeckenverhältnisse noch nicht die höchste Stufe der unter den Scinciden vorkommenden Gaumenbildung umfassen, beweisen die von SIEBENROCK bei der Gattung *Lygosoma* gemachten Beobachtungen. Er schreibt: „Die vordern medialen Ränder der Pterygoidea sind gewöhnlich durch einen weiten Spalt getrennt, wie wir dieses bei den meisten *Lygosoma*-Arten, bei *Mabuia* etc. finden. Ganz abweichend aber sind diese Verhältnisse bei einigen *Lygosoma*-Arten, welche den australischen Continent bewohnen und zur ehemaligen Gattung *Hinulia* gehören und sich auch durch andere, schon früher angeführte osteologische Eigenthümlichkeiten von allen übrigen *Lygosoma*-Arten unterscheiden. Speciell bei *L. australe* und *L. quoyi* stossen die vordern Enden der Pterygoidea in der Mittellinie zusammen, und zwar legen sie sich bei der zweiten Art ein kurzes Stück an einander, während sich bei der erstern der linke mediale Rand über den rechten schiebt.“

Leider ist es mir nicht möglich gewesen, für meine Untersuchungen Vertreter dieser beiden *Lygosoma*-Arten zu verwenden, und ich habe deshalb SIEBENROCK's Befunde in Bezug auf das Verhalten der Mundweichtheile nicht prüfen können. Immerhin erkennen wir, dass die bei *Tiliqua* nur an den Gaumenbeinen auftretenden Verhältnisse sich in der Gattung *Lygosoma* sogar bis auf die Pterygoidea erstrecken und dass es daher wie im Knochen so auch wohl zweifelsohne in den Weichtheilen zu einer noch vollkommenern Gaumenbildung kommt, als ich sie bei *Tiliqua* geschildert habe.

Nicht einzugliedern in die aufsteigende Reihe der Eidechsen sind die Familien der *Varanidae*, *Geckonidae*, *Chamaeleontidae* und *Amphisbaenidae*, auch lassen sich Beziehungen dieser Familien zu einander und zu den früher betrachteten Formen nur an wenigen Stellen nachweisen. Sie stehen hinsichtlich des Baues ihrer Munddecke insgesamt auf einer sehr niedrigen Stufe und zeigen zum Theil grosse Abweichungen von der eigentlichen Grundform derselben.

Bei den *Varanidae* kommt es nicht einmal in den Weichtheilen zur Bildung eines Gaumens, da ihnen der bei allen übrigen Eidechsen vorhandene, bald mehr, bald weniger vollkommene untere Abschluss der innern Vorhöhlen des Nasengangs durch die Gaumenblätter gänzlich fehlt. Letztere sind bis auf ihre vordersten Partien höchst rudimentär. Sie verstreichen nach hinten lateralwärts ziemlich plötzlich als ein dünner Hautsaum unter der Lippenfalte, so dass die Nasen-

gaumenspalten vollständig verschwinden und sogar ein Stück der Nasenmuschel von unten sichtbar bleibt. Der knöchernen Munddecke mangelt sowohl an den Maxillaria als auch an den Palatina jede Spur von Horizontallamellen; nur das Zwischenkieferbein trägt einen langen Fortsatz, der die äussert schmalen und lang gestreckten Vomeris von vorn begrenzt. Mit den Anguiden übereinstimmend ist bei den Varaniden das Vorkommen kleiner Foramina intermaxillaria, während die bei den Teiiden in den Weichtheilen beobachtete Trennung der Ausmündungsstellen des JACOBSON'schen Organs und der innern Nasenöffnungen hier auch noch im Knochen besteht.

Eine vollkommnere Sonderung zwischen Mund- und Nasenhöhle als bei den Varaniden zeigt die weiche Munddecke der *Geckonidae*, die trotz ihrer weitgeschweiften Umrandung und der gedrungenen Gestalt ihrer einzelnen Theile der Grundform des EidechsenGaumens ziemlich nahe steht. Während bei der vorigen Familie die innern Vorhöhlen des Nasengangs nach unten hin ganz offen liegen, sind dieselben hier bis auf schmale Nasengaumenspalten geschlossen, indem die dort vorhandenen rudimentären Gaumenblätter hier eine beträchtliche Breite erlangt haben. Wesentlich beeinflusst wird diese kräftige Ausbildung jener Deckfalten durch Drüsen und den JACOBSON'schen Knorpel. Beide sind bei den Geckoniden mächtig entwickelt, fehlen aber in den Gaumenblättern der Varaniden vollständig, während sie diese hier bis über den hintern Rand der innern Nasenöffnungen hinaus durchziehen. Den breiten Gaumenblättern entsprechen an der knöchernen Munddecke verhältnissmässig gut ausgebildete Gaumenfortsätze der Maxillaria und der Palatina, doch bleiben die innern Nasenöffnungen noch als zwei grosse Löcher sichtbar. Die Betheiligung der Vomeris an der Bildung des Gaumens ist eine äusserst geringe. Eigenartig an ihnen ist ihre hintere Begrenzung, in so fern diese zum weitaus grössten Theil von einer dünnen Membran gebildet wird, die sich nach hinten bis an das Ethmoideum erstreckt; nur mit den äussersten Ecken ihrer lateralen Ränder stossen die Vomeris an einen zackenartigen Fortsatz der Palatina.

Bei den *Chamaeleontidae* haben die Gaumenblätter durch Einlagerung mächtiger Drüsen und unter Einwirkung des kräftig entwickelten JACOBSON'schen Knorpels ebenfalls eine bedeutende Breite erlangt. Sie gehen nach hinten ohne merkliche Abstufung in die angrenzenden Weichgebilde des Palatopterygoidfelds über und verdecken zum grossen Theil die innern Vorhöhlen des Nasengangs nebst der tiefen Medianfurche, in welche jene nach hinten auslaufen. Während

es hierdurch in den Weichtheilen zu einer ziemlich vorgeschrittenen Gaumenbildung kommt, bleibt die knöcherne Munddecke in dieser Hinsicht weit zurück. Zwar tragen die Maxillaria mässig breite Horizontalfortsätze, die sich vorn längs einer beträchtlichen Strecke berühren und an die sich hinten medianwärts vorspringende Knochenleisten der Palatina und Pterygoidea ansetzen, aber zur Bildung wirklicher Gaumenbeinfortsätze kommt es nicht. Fast ganz ohne Einfluss auf die Herstellung der knöchernen Gaumenplatte sind das Zwischenkieferbein mit seinem winzigen Processus intermaxillaris und der auffallend kurze, horizontal liegende Vomer; auch bleiben die grossen, mandelförmigen innern Nasenöffnungen von unten in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar.

Der weiche Gaumen der *Amphisbaenidae* ist trotz mannigfaltigen Eigenthümlichkeiten im Ganzen gut entwickelt, in so fern die breiten und lang gestreckten Gaumenblätter sich dem Vomerpolster dicht anlegen und dadurch zwischen Mund- und Nasenhöhle nur verhältnissmässig enge Communicationsspalten frei lassen. Getrennt von diesen liegen bei *Amphisbaena* die Austrittsstellen des JACOBSON'schen Organs — ähnlich wie bei den Teiiden und Varaniden — während jene Trennung bei *Lepidosternon* nicht besteht. Da Munddeckendrüsen gänzlich fehlen und der JACOBSON'sche Knorpel nur eine geringe Grösse erlangt, fällt vorwiegend dem Bindegewebe und Epithel die kräftige Ausbildung der Gaumenblätter zu. Eigenartig an diesen und von den entsprechenden Gebilden aller übrigen Eidechsen abweichend ist bei *Amphisbaena* das Vorhandensein einer Art Tasche auf jedem Gaumenblatt, deren Zweck sich jedoch aus meinen Schnittpräparaten nicht näher ergab.

Weniger vollkommen als in den Weichtheilen ist der Gaumen der Amphisbaeniden im Knochen; dennoch übertrifft er hinsichtlich seiner Ausbildung den Gaumen mancher früher besprochenen Gattung um ein Bedeutendes. Dies zeigt sich namentlich an den innern Nasenöffnungen, in so fern dieselben ganz seitlich oberhalb der breiten Gaumenfortsätze der Maxillaria gelegen und bei verticaler Anschauung von unten nicht zu sehen sind. Breite und tiefe Rinnen, die durch die Vomeres und Palatina gebildet werden, führen von ihnen auf die hintere Munddecke. Die in den Weichtheilen beobachtete Trennung der Ausmündungen des JACOBSON'schen Organs von den innern Nasenöffnungen findet sich in Uebereinstimmung mit den Varaniden auch im Knochen vor. Abweichend jedoch von der Gaumenbildung sämtlicher vorstehend betrachteten Eidechsen ist bei den Amphisbaeniden

das gänzliche Fehlen der Foramina suborbitalia und die hierdurch bedingte eigenthümliche Einzwängung der Transversa zwischen die angrenzenden Munddeckenknochen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BORN, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere, in: Morph. Jahrb., V. 5.
- LEYDIG, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier.
- PARKER, On the structure and development of the skull in the Lacertilia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1879.
- REICHEL, Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere, in: Morph. Jahrb., V. 7.
- SIEBENROCK, Beitrag zur Kenntniss des Kopfskelets der Scincoideen, Anguinen und Gerrhosauriden, in: Ann. Hofmuseum Wien, V. 10.
- VOGT u. YUNG, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, V. 2.
-

**Erklärung der Abbildungen.**

A. Weichtheile.

- A. L* Aussenlippe
- E. O* Eustachische Oeffnung
- G. Bl* Gaumenblätter
- G. L* Gaumenleisten
- J. L* Innenlippe
- J. O* Ausmündungsstelle des JACOBSON'SCHEN Organs
- J. V* Innere Vorhöhlen des Nasengangs
- K. W* Kaumuskelwülste
- L. F* Lippenfalte
- N. M* Nasenmuschel
- N. S* Nasengangscheide
- N. Sp* Nasengaumenspalten
- Ppt. F* Palatopterygoidfeld
- Sph. B* Sphenoidbucht
- V. L* Vomerleiste
- V. P* Vomerpolster
- Zw. K* Zwischenkieferknopf

B. Knochen.

- Ch* Choanen
- Eth* Ethmoideum
- F. J* Foramina intraorbitalia
- F. Jm* Foramina intermaxillaria
- Gb. R* Gaumenbeinrinne
- Gb. Z* Gaumenbeinzähne
- Jm* Intermaxillare
- J. N* Innere Nasenöffnung
- J. O* Ausmündungsstelle des JACOBSON'SCHEN Organs
- P. J* Processus intermaxillaris
- Pl* Palatinum
- P. L* Gaumenbeinleisten
- P. M* Processus maxillaris
- P. Pl* Processus palatini
- Pt* Pterygoideum
- Ppt. Sp* Palatopterygoidspalte
- Pt. Z* Pterygoidzähne
- S. V* Spina vomeris
- V* Vomer.

Tafel 34—40.

- |   |  |
|---|--|
| <p style="text-align: center;">Taf. 34.</p> <p>Fig. 1 u. 1 a. <i>Sphenodon punctatus</i>.</p> <p>   "   2 u. 2 a. <i>Calotes jubatus</i>.</p> <p>   "   3 u. 3 a. <i>Uromastix hardwicki</i>.</p> <p style="text-align: center;">Taf. 35.</p> <p>   "   4. <i>Agama stellio</i>.</p> <p>   "   5. <i>Amphibolurus barbatus</i>.</p> <p>   "   6. <i>Draco volans</i>.</p> <p>   "   7 u. 7 a. <i>Phrynosoma cornutum</i>.</p> <p>   "   8. <i>Sceloporus spinosus</i>.</p> <p>   "   9. <i>Urocentron azureum</i>.</p> <p style="text-align: center;">Taf. 36.</p> <p>   "   10 u. 10 a. <i>Iguana tuberculata</i>.</p> <p>   "   11. <i>Polychrus marmoratus</i>.</p> <p>   "   12. <i>Ctenosaura acanthura</i>.</p> <p>   "   13. <i>Metopoceros cornutus</i>.</p> <p>   "   14 u. 14 a. <i>Ameiva vulgaris</i>.</p> <p>   "   15. <i>Tupinambis teguixin</i>.</p> <p style="text-align: center;">Taf. 37.</p> <p>   "   16 u. 16 a. <i>Varanus griseus</i>.</p> <p>   "   17. <i>Varanus bengalensis</i>.</p> <p>   "   18.     "   <i>salvator</i>.</p> <p>   "   19.     "   <i>indicus</i>.</p> | <p style="text-align: center;">Taf. 38.</p> <p>Fig. 20 u. 20 a. <i>Anguis fragilis</i>.</p> <p>   "   21. <i>Ophisaurus pallasi</i>.</p> <p>   "   22 u. 22 a. <i>Lacerta ocellata</i>.</p> <p>   "   23. <i>Eremias rubropunctatus</i>.</p> <p style="text-align: center;">Taf. 39.</p> <p>   "   24 u. 24 a. <i>Zonurus griseus</i>.</p> <p>   "   25 u. 25 a. <i>Eumeces algeriensis</i>.</p> <p>   "   26. <i>Gongylus ocellatus</i>.</p> <p>   "   27 u. 27 a. <i>Chalcides tridactylus</i>.</p> <p>   "   28. <i>Egernia striolata</i>.</p> <p>   "   29. <i>Mabuia multifasciata</i>.</p> <p>   "   30 u. 30 a. <i>Tiliqua gigas</i>.</p> <p style="text-align: center;">Taf. 40.</p> <p>   "   31 u. 31 a. <i>Gecko verticillatus</i>.</p> <p>   "   32 u. 32 a. <i>Chamaeleon basiliscus</i>.</p> <p>   "   33. <i>Amphisbaena fuliginosa</i>.</p> <p>   "   34.     "   <i>alba</i>.</p> <p>   "   35. <i>Lepidosternum microcephalum</i>.</p> |
|---|--|

# Ueber den Verdauungscanal und die „Wirbelzähne“ von *Dasypeltis scabra* Wagler.

Von

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

[Aus dem Zoologischen Institut zu Freiburg (Schweiz).]

Hierzu Tafel 41.

Schon LINNÉ beschrieb unter *Coluber scaber* eine Schlange, die sich durch gänzlichen Mangel an Zähnen auszeichnen sollte: „Dentes nulli“ heisst es in der betreffenden Diagnose. Wegen dieser Eigenthümlichkeit stellte M. ANDRÉ SMITH (1) für sie eine besondere Familie, die der *Anodontidae*, mit der einzigen Gattung *Anodon* auf. JOURDAN (3), welchem diese auffallende Ausnahme von der allgemeinen Regel, nach der alle Schlangen Zähne besitzen, einer Nachprüfung werth schien, fand seiner Vermuthung entsprechend auch bei dieser Schlange solche vor und zwar 7 auf dem Palatinum, 5 auf dem Oberkiefer. Da die Zähne aber sehr klein und functionslos zu sein schienen, untersuchte er, im Vertrauen auf das Gesetz „du balancement des organes“, wie GEOFFROY SAINT HILAIRE (4) erzählt, die weitere Beschaffenheit des Verdauungscanals. Dies führte zu der merkwürdigen Entdeckung, dass die Function der Zähne hier übernommen war von 30 knöchernen Apophysen, welche von den Körpern der 30 auf Atlas und Epistropheus folgenden Wirbel ventralwärts vorspringen und, theilweis die Wand des Schlunds durchbohrend, in diesen hineinragen. Da die Schlange sich ausschliesslich von Eiern ernährt, so dienen die Apophysen dazu, die ganz verschluckten Eier erst im Schlund zu zerbrechen, so dass von dem flüssigen Inhalt gar nichts verloren geht. Die 22 ersten, vom 3.—24. Wirbel ausgehenden, sind in der Längsrichtung am grössten und seitlich abgeplattet, ihre Kronen sind um so mehr schneidend, je näher sie dem Kopfe stehen. Eine zweite

Gruppe wird von den Fortsätzen der 8 darauf folgenden Wirbel gebildet, welche mit schräg von hinten nach vorn und unten geneigter Krone mit Ausnahme des letzten die Wand des Oesophagus durchdringen. Der 3., 4., 5. und 6. von ihnen soll den menschlichen Schneidezähnen, die andern mehr den Eckzähnen gleichen. Alle Fortsätze sollen auf ihrer Oberfläche mit Schmelz bekleidet sein (à têtes recouvertes d'émail).

JOURDAN betrachtet den vordersten Theil des Verdauungscanals, welcher diese Fortsätze enthält und sehr weit ist, als Pharynx; er reicht bis einige Linien unterhalb des Herzens, wo er in den engen „Oesophagus“ übergeht. Das Vorhandensein solcher in das Innere des Verdauungscanals hineinragender Zahnfortsätze (apophyses dentaires) hält JOURDAN für eine Thatsache, die im ganzen Thierreich nicht mehr ihres Gleichen hat.

OWEN (6) gedenkt unseres Thiers nur kurz, indem er sagt, dass bei ihm die untern Dornfortsätze von 7—8 hintern Cervicalwirbeln auf ihren Enden mit einer harten Cementlage bedeckt seien (the extremities of which are capped by a layer of hard cement) und die Wand des Oesophagus durchbohren; fälschlicher Weise aber sagt er weiter, dass die Spitzen rückwärts (backwards) gerichtet seien.

Ein der *Dasypeltis* anatomisch sehr nahe stehendes Thier wurde von REINHARDT (8) als *Elachistodon westermanni* beschrieben. Ob schon diese Schlange in andern Beziehungen keine Verwandtschaft mit *Dasypeltis* zeigt, finden sich auch bei ihr die merkwürdigen, in die Speiseröhre hineinragenden Fortsätze der Wirbel, die sich ebenfalls in zwei Gruppen sondern lassen; die vordern sind seitlich zusammengedrückt, die hintern kegelförmig mit nach vorn gekrümmter Spitze. Die ohne Dissection (R. hatte nur ein Stück, das er nicht zerschneiden wollte) zu ermittelnde Anzahl der bezahnten Wirbel war 22, und zwar gehörten die 9 vordersten der ersten, die 13 folgenden der zweiten Gruppe an. Die 3 letzten, oberhalb des Herzens gelegenen, durchbohren nicht mehr die Wand der Speiseröhre, verrathen aber ihre Gegenwart durch knopfartige Hervorragungen. Ob diese Schlange auch von Eiern sich ernährt, wie *Dasypeltis*, lässt R. dahingestellt; Eischalenstücke fand er nicht im Darm, meint aber, dass sie durch die Magensäure aufgelöst sein könnten. Dagegen fand er im Darm einen eigenthümlichen Inhalt, der höchst wahrscheinlich geronnener Eidotter war.

Bemerkenswerth ist noch, dass *Elachistodon* eine ganz andere Heimath hat als die das tropische Afrika bewohnende *Dasypeltis*.



Das beschriebene, höchst wahrscheinlich auch das einzige bis jetzt bekannt gewordene Stück wurde in Rungpore, im nordöstlichen Theil Bengalens, gefunden.

Da bis jetzt keine ausführliche, mit Abbildungen versehene Darstellung der anatomischen Eigenthümlichkeiten von *Dasyptelis scabra* vorliegt<sup>1)</sup>, so erschien es mir interessant genug, dieselben mit Hülfe der neuern Untersuchungsmethoden einer eingehendern Bearbeitung, namentlich auch mit Rücksicht auf die histologischen Verhältnisse zu unterziehen.

Das werthvolle Material wurde mir, dank der liebenswürdigen Vermittlung der Herren Prof. Dr. O. BOETTGER und Dr. G. PFEFFER aus den Sammlungen des Senckenbergischen Instituts zu Frankfurt a. M. und des Naturhistorischen Museums zu Hamburg überlassen, und es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle nochmals meinen herzlichen Dank dafür auszusprechen.

### Untersuchungsmethode.

Es wurden 3 in Spiritus conservirte, aus dem Congogebiet stammende Stücke von 78, 80 und 38 cm Gesamtlänge verarbeitet. Aus dem ersten und dritten wurden mehrere Stücke des Körpers von verschiedenen der in Frage kommenden Gegenden in toto in 70-proc. Alkohol mit Zusatz von 3-proc. Salpetersäure entkalkt und in Serienschritte zerlegt, die theils in transversaler, theils in longitudinaler Richtung geführt waren. Auch die ganzen Köpfe wurden in Querschnittserien zerlegt. Gefärbt wurde mit Boraxkarmin, bezw. mit Pikrokarmin und danach mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin. Schnitte aus verschiedenen Theilen des Darms ergaben bei Dreifachfärbung mit Hämatoxylin, Pikrinsäure und Saffranin instructive Bilder. Vom zweiten Thier wurde der vordere Theil der Wirbelsäule skeletirt. Von allen drei Stücken wurde ausserdem der ganze Verdauungscanal zuerst makroskopisch untersucht.

---

1) Eine neuere Mittheilung über *Dasyptelis scabra* von Miss EDITH DURHAM, in: Proceedings of the Zoological Society of London, 1896, p. 715 behandelt nur den Verlauf des Schlingacts, wie er an einem im Zoologischen Garten lebenden Exemplar beobachtet wurde. — OPPEL, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere, 2. Theil, Schlund und Darm, erwähnt die Verhältnisse bei *Dasyptelis* überhaupt nicht.

## I. Die Wirbelsäule.

Unterziehen wir zunächst die Wirbelsäule der Betrachtung (Fig. 2), so finden wir auf der Ventralseite des 1.—34. Wirbels einschliesslich untere Fortsätze, Hypapophysen, von verschiedener Gestalt und Grösse. Die Fortsätze des 1.—19. Wirbels stellen dünne, senkrechte Platten von annähernd viereckiger Form dar, deren hintere freie Ecke hakenartig ausgezogen ist. Die Hypapophyse des Atlas ist mit dem Epistropheus verwachsen, so dass dieser scheinbar zwei solche Fortsätze trägt. Von vorn nach hinten werden die Hypapophysen ganz allmählich dicker und nehmen im 20. und 21. eine schmal elliptische, im 22.—26. eine mehr eiförmige Gestalt an. Etwa die 5 letzten der ersten Gruppe, von denen der 24. und 25. am grössten sind, zeichnen sich durch eine schön rein weisse Farbe aus. Der 27. bildet einen Uebergang zur nächst folgenden Gruppe, indem er eine deutliche, schräg nach vorn-unten gerichtete Spitze trägt. Der 28.—34. Wirbel einschliesslich tragen schlank kegelförmige, spitze, nach vorn und unten geneigte Fortsätze. Vom 31. Wirbel an nimmt die Grösse der Fortsätze rasch ab; während der 34. noch eine deutliche Hypapophyse besitzt, bemerkt man am 35. und den folgenden Wirbeln keine Spur mehr davon. Der 20.—27. Wirbel etwa zeichnen sich durch die starke Entwicklung des Wirbelkörpers und der Gelenkfortsätze sowie besonders durch die Grösse des Processus spinosus aus, der an sämtlichen Wirbeln eine eigenthümliche, seitlich abgeplattete Form besitzt.

Betrachten wir einen der Wirbelfortsätze von annähernd eiförmiger Gestalt (22.—26.) bei schwacher Vergrösserung, so sehen wir, dass sich seine mittlere Partie besonders stark erhebt und durch eine seichte Furche gegen den breitem Sockel absetzt (Fig. 3 a, b), der seinerseits wieder durch eine Einschnürung vom Wirbelkörper sich abgrenzt. Weniger scharf und fast nur durch eine seichte Furche auf der Rückseite ist die Grenze zwischen einer Hypapophyse der zweiten Gruppe und dem betreffenden Wirbelkörper markirt (Fig. 4 a, b)<sup>1</sup>).

## II. Feinerer Bau und Entwicklung der Hypapophysen.

Schon makroskopisch zeichnen sich die eiförmigen Fortsätze des 22.—26. Wirbels durch ihre rein weisse Farbe aus. Es mag dies der

1) Ob die Differenzen, welche zwischen den Angaben JOURDAN'S und meiner Beobachtung hinsichtlich der Zahl und Vertheilung der Wirbelfortsätze bestehen, auf individuelle Unterschiede in den untersuchten Thieren zurückzuführen sind, will ich dahingestellt sein lassen.

Grund sein zur Angabe JOURDAN's, die „Wirbelzähne“ seien auf ihrer Oberfläche mit Schmelz bekleidet, ein Irrthum, der sich in alle Lehrbücher, welche der *Dasyptelis* erwähnen, übertragen hat. Wenn OWEN von Cement spricht, so erklärt sich das aus seiner Annahme, dass auch die eigentlichen Zähne der Schlangen überhaupt auf der Oberfläche eine Cementlage besäßen. An einem Dünnschliff kann man sich leicht überzeugen, dass weder die Hypapophysen der ersten, noch die der zweiten Gruppe eine Schmelzbedeckung besitzen, sondern ausschliesslich aus Knochengewebe bestehen.

An einem Längsschliff durch einen Wirbel der ersten Gruppe kann man eine zweifache Schichtung des Knochens erkennen. Die Knochengrundsubstanz des Wirbelkörpers besteht aus mehreren, zur Oberfläche der Markhöhle parallelen Lamellen (Fig. 5 *wk*). Zwischen denselben liegen länglich runde Knochenkörperchen, mit der Längsaxe in der Richtung der Lamellen, während ihre zahlreichen feinen Ausläufer senkrecht die Lamellengrundsubstanz durchsetzen.

Eine schmale Zone mit mehr runden Knochenzellen und mehr radiärem Verlauf ihrer Fortsätze leitet vom Knochengewebe des Wirbelkörpers (*wk*) über zu dem des Fortsatzes (*hyp 1*). Auf dem Schliff zeichnet sich das letztere durch ein mehr opakes Aussehen und eine gelbliche Färbung aus, welche nach der Oberfläche hin an Intensität zunimmt, um in einiger Entfernung von dieser wieder zu verschwinden<sup>1)</sup>. Die Knochenkörperchen der Hypapophyse besitzen in der centralen Schicht eine polyedrische Gestalt und nach allen Richtungen ausstrahlende, sich verästelnde und mit denen der Nachbarzellen anastomosirende Ausläufer. Nach der Oberfläche gehen die Knochenzellen in eine langgestreckte, schmale Form über; an den Enden, namentlich an dem centralen, ziehen sie sich in einen langen, dünner und dünner werdenden Fortsatz aus. Alle Knochenkörperchen der Hypapophyse stehen mit ihrer Längsaxe radiär zur Markhöhle des Wirbelkörpers; der grösste Theil ihrer ausserordentlich zahlreichen und feinen Ausläufer durchsetzt die Knochengrundsubstanz senkrecht zu dieser Richtung. Das ungemein dichte Netz von sich verästelnden und mit einander verbindenden Ausläufern der Knochenzellen mag das opake Aussehen des Hypapophysenknochens mit verursachen.

1) In Fig. 5 ist die am stärksten gelblich gefärbte Zone durch einen dunklern Ton angegeben. Dass es sich dabei nicht um eine Zufälligkeit in Folge verschiedener Dicke des Schliffes handelt, geht daraus hervor, dass ich bei einer ganzen Anzahl verschiedener Schliffe immer dasselbe Verhalten antraf.

Nach dem vordern bezw. hintern Gelenkende des Wirbels hin gehen die lang gestreckten Knochenkörperchen allmählich in rundlichere Formen über, behalten aber immer ihre radiäre Stellung bei. Ausserdem treten hier in grosser Menge parallel zu einander verlaufende SHARPEY'sche Fasern in die Knochengrundsubstanz ein, in der sie sich bis zur Grenze des lamellosen Knochens des Wirbelkörpers verfolgen lassen.

An Schnitten durch den entkalkten Wirbel erkennt man noch Folgendes: Die lamellöse Knochenschicht, welche die Markhöhle des Wirbelkörpers begrenzt, färbt sich bei Behandlung der Schnitte mit Pikrokarmin intensiv roth und setzt sich ausserordentlich scharf von dem Knochengewebe der Hypapophyse ab, das nahezu farblos bleibt. Nur die Züge des bei der Knochenbildung mit eingeschlossenen faserigen Bindegewebes treten als rosa gefärbte Streifen in letzterm hervor. Dieses verschiedene Verhalten gegen Farbstoffe spricht für einen chemischen Unterschied der Knochengrundsubstanz des Wirbelkörpers und der Hypapophyse. Von den Ausläufern der Knochenkörperchen sind die gröbern eine Strecke weit sichtbar, die feinern dagegen nicht mehr zu erkennen.

Was die feinere Structur der Hypapophysen der zweiten Gruppe angeht, so ist hier die Knochengrundsubstanz durchweg in Lamellen geschichtet, die concentrisch zu der Oberfläche der tief in die Hypapophyse hinein reichenden Markhöhle verlaufen. Dazwischen liegen in ihrer Richtung gestellte, mehr oder minder längliche Knochenkörperchen mit seitlichen Ausläufern.

Wenden wir uns nun zur Frage, wie das Knochengewebe einer Hypapophyse der ersten Art entsteht. Bei dem kleinsten der drei verarbeiteten Stücke von 38 cm Länge waren die vordern Wirbelfortsätze noch nicht in den Schlund durchgebrochen. Auf einem Querschnitt (Fig. 6) sieht man den Fortsatz, so weit er gebildet ist, umgeben von einer dicken Schicht zelligen Bindegewebes, deren Grenze nach aussen ungefähr mit der spätern Oberfläche der fertigen Hypapophyse zusammenfällt. Die oberflächlichen Zellen sind mehr oder weniger abgeplattet und liegen in zahlreichen concentrischen Schichten über einander, die innern richten sich nach der Oberfläche der Hypapophyse hin, die von radiär gestellten Bindegewebszellen, Osteoblasten, dicht bedeckt wird; zum Theil sind dieselben noch ganz frei, zum Theil mehr oder weniger in die Knochengrundsubstanz eingeschlossen. In der oberflächlichen, sich am stärksten färbenden Schicht liegen die Knochenbildungszellen noch in verhältnissmässig

grossen Hohlräumen, tiefer nach innen dagegen sind sie von der Grundsubstanz dicht umschlossen. Letztere lässt bei Hämatoxylinfärbung eine schichtweise Ausbildung des Knochengewebes erkennen durch eine concentrische Streifung. In der Nähe der Gelenkenden treten zwischen den Osteoblasten hindurch aus dem benachbarten Bindegewebe Faserzüge zum Knochen, in dessen Grundsubstanz sie bei fortschreitendem Wachsthum eingeschlossen werden, wo sie sich durch ihre Färbbarkeit mit Pikrokarmine, wie vorher erwähnt wurde, vor der Grundsubstanz auszeichnen.

Aus dem Gesagten geht, kurz zusammengefasst, hervor:

1) dass die sog. Wirbelzähne (Hypapophysen) von *Dasypeltis scabra* durchaus aus Knochengewebe bestehen. Von den für die echten Zähne typischen Geweben — Dentin, Schmelz, Cement — ist nichts vorhanden.

2) Gleichwohl erscheint das Knochengewebe der Hypapophysen der ersten Gruppe bezüglich seiner Structur sowie seines optischen und chemischen Verhaltens verschieden von dem des Wirbelkörpers.

### III. Das Verhältniss zwischen den Hypapophysen der Wirbelsäule und dem Oesophagus.

Bei dem 78 cm langen Thier stellt der Oesophagus ein etwa 8 cm langes Rohr von 8 mm Durchmesser dar. Spaltet man ihn in der ventralen Mittellinie (Fig. 1), so sieht man in sein Lumen von oben her zahlreiche kleine Vorsprünge hineinragen. Der erste derselben, sehr klein, liegt 2,8 cm hinter der Schnauzenspitze, ihm folgen in den Wirbeln entsprechenden Abständen noch 3 andere, dann, nach einer kurzen Unterbrechung, 12 nach hinten immer deutlicher sichtbare Vorsprünge. Unmittelbar daran schliesst sich eine zweite Gruppe von 7 rundlichen Spitzen, welche ebenso viele kegelförmige Erhebungen der Oesophaguswand durchsetzen. Bei dem grössten der untersuchten Thiere von 80 cm Länge waren 14 Fortsätze der ersten Art sichtbar, die aber eine zusammenhängende Reihe bildeten, dahinter ebenfalls 7 der zweiten Art. Einen wesentlichen Unterschied zeigte das junge, nur 38 cm lange Stück. Bei ihm war von den vordern Fortsätzen noch keine Spur zu sehen, während die hintern verhältnissmässig noch stärker als bei den beiden alten Thieren vorsprangen und alle 8 sichtbar waren.

Was zunächst den mikroskopischen Bau des Oesophagus selbst betrifft, so ist er aussen von einer Lage platter Bindegewebszellen be-

kleidet. Nach innen folgt dann eine dicke Lage von längs verlaufendem, faserigem Bindegewebe. In derselben findet man vereinzelt und schwache Züge von Ringmuskeln (Fig. 6, 7, 8 *rm*), die aber keine zusammenhängende Lage bilden. Längsmuskelbündel trifft man nur in der dorsalen Partie; dieselben entstammen wohl der Rumpfmusculatur.

Das nach innen von den Ringmuskeln gelegene Bindegewebe ist ausserordentlich reich an elastischen Fasern. Die Epithelauskleidung des Schlundrohrs besteht in der Gegend der dorsalen Mittellinie aus geschichtetem Plattenepithel, sonst aus mehrschichtigem Epithel, dessen oberste Lage sich aus Cylinderzellen zusammensetzt. Der grösste Theil derselben stellt, namentlich auf den Längsfalten der Schleimhaut, Schleim absondernde Becherzellen dar; dazwischen liegen hohe und schmale Cylinderzellen mit einem Bürstenbesatz.

Fasst man nun die Stellen ins Auge, wo eine Hypapophyse die Schlundwand durchbohrt, so sieht man hier das Epithel plötzlich unterbrochen, die Ringmuskelzüge biegen nach oben bezw. unten um die Durchbruchsstelle herum (Fig. 8); das Bindegewebe in der Umgebung der Hypapophyse ist sehr zellenreich und geht in einer dünnen Lage platter Zellen bis nahe an die Spitze auf sie herauf (Fig. 7, 8).

Die nahen Beziehungen zwischen den Hypapophysen der Wirbelsäule und dem Verdauungscanal bei *Dasypeltis scabra* erscheinen uns weniger als „eine Thatsache, die im ganzen Thierreich nicht mehr ihres Gleichen hat“ (JOURDAN), wenn wir berücksichtigen, was ROCHEBRUNE (Études sur les vertébrés dans l'ordre des Ophidiens, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 91, p. 551—553) von den Hypapophysen der Schlangewirbel überhaupt sagt: . . . „à l'ouverture du canal alimentaire d'un serpent, on voit d'abord que dans la portion de ce tube constituée par le pharynx, l'oesophage et l'estomac, l'extrémité des hypapophyses soulève la muqueuse et forme une ligne dentelée et saillante de quelques millimètres; de plus, on observe que la longueur de cette portion du canal est en rapport direct avec le nombre et les dimensions des vertébrés pourvues d'hypapophyses. En présence de ces faits, ne serait-on pas autorisé à penser que le rôle de l'hypapophyse consiste à s'opposer à la régurgitation des aliments, pendant la déglutition et pendant les mouvements qui suivent l'ingestion de la proie?“

#### IV. Der übrige Theil des Verdauungscanals.

Gleich hinter dem letzten „Wirbelzahn“ geht der Oesophagus trichterförmig in einen Abschnitt über, der bei etwa 4,5 cm Länge nur 2 mm

äussern Durchmesser hat (Fig. 1). Die Längsfalten der Schleimhaut, welche schon im hintern Abschnitt des Oesophagus an Höhe zunehmen, springen hier in radiärer Richtung bis fast in die Mitte des Lumens vor. Da an ihren Seiten noch vielfach secundäre Falten sich erheben, so wird das Lumen zu einem Spaltensystem verengt, das auf Querschnitten einem Stern mit mehrfach gegabelten Armen gleicht (Fig. 9). Die Wand dieses Darmabschnitts wird von einer Ringmuskelschicht gebildet, der nach innen eine bindegewebige *Tunica propria* direct aufsitzt; dieselbe besteht aus fibrillärem Bindegewebe, während die im Oesophagus so reichlich vorhandenen elastischen Fasern fehlen. Leukocyten finden sich sehr zahlreich darin und sind stellenweis zu Solitärknötchen gehäuft (Fig. 9 *sk*). Die Epithelauskleidung besteht aus einer zusammenhängenden Lage von Cylinderzellen, an deren basalen Enden noch kleinere rundliche Zellen (Ersatzzellen?) liegen. Ein Theil der Cylinderzellen ist lang gestreckt, besitzt einen hellen, feinkörnigen Inhalt und einen ovalen Kern in der Mitte; die freien Enden tragen einen mit Porenkanälchen durchsetzten Cuticularsaum, dessen Stäbchen sich häufig von einander isolirt haben und einen Bürstenbesatz darstellen. Die andern Zellen sind bauchig aufgetrieben, besitzen einen grundständigen, platt gedrückten Kern und einen dunkelkörnigen, mit Hämatoxylin stark färbbaren Inhalt, der zu der freien Oeffnung oft in Form eines Propfes herausragt. Hier und da findet man auch Becherzellen mit basal gelegenen Kern, aber ohne gefärbten Inhalt; es sind wohl solche, die ihr Secret gänzlich entleert haben. Das Verhältniss der Zahl der Schleimzellen zu den Cylinderzellen ist etwa 1 : 5; auf den freien Kanten der Längsfalten sind sie sehr spärlich, am zahlreichsten an den Seiten derselben und in den Furchen zwischen ihnen.

An die eben besprochene Verengerung des Verdauungscanals schliesst sich wieder ein etwa 1 cm weiter Abschnitt an, dessen Länge etwa 27 cm betrug<sup>1)</sup>. Die Längsfalten der Schleimhaut setzen sich in ihn ein Stück weit fort, werden aber nach hinten immer niedriger. Die Ringmuskulatur ist bedeutend schwächer und die ganze Wand daher sehr dünn. In diesem Darmabschnitt treten neue Bildungen auf in Form halbmondförmiger Falten; dieselben sind quer gestellt, beanspruchen mit ihrer Basis etwa den halben Umfang der dorsalen Wand, während ihr freier Rand etwas concav ist. Diese Falten sind auf die vordere Hälfte dieses Darmabschnitts beschränkt und folgen in Abständen von etwa 1 cm auf einander.

1) Die hier gemachten Maassangaben beziehen sich auf das 78 cm lange Exemplar.

Bei den beiden grossen *Dasyveltis* war der weite Darmtheil gefüllt mit einer gleichartigen, gelblichen, bröckligen und fest zusammengepressten Masse, so stark, dass man auf der Oberfläche deutlich die Abdrücke der Rippen wahrnehmen konnte. Ganz dasselbe fand REINHARDT bei seiner *Elachistodon westermanni*; es handelt sich dabei offenbar um geronnenen Inhalt von Vogeleiern. Bei dem 78 cm langen Thier stellte er eine Säule von 1 cm Durchmesser und 24 cm Länge dar<sup>1)</sup>.

Am Ende des beschriebenen, wohl als Magen zu deutenden Darmabschnitts ist eine ringförmig vorspringende Falte; hinter dieser eine sackförmige Ausstülpung, die vielleicht zu vergleichen ist der „kleinen runden Erweiterung oder Andeutung eines Blindsacks von der Grösse einer Wallnuss“, die sich bei *Python bivittatus* nach POELMAN<sup>2)</sup> nahe dem hintersten Ende des Magens findet.

Direct hinter dieser Ausbuchtung ist die Grenze des Magens gegen den Mitteldarm durch eine sehr starke Einschnürung gegeben, welche nur eine ganz enge Passage in diesen offen lässt. Der Mitteldarm hat einen Durchmesser von 4 mm und verläuft auf 8 cm seiner Länge in eng an einander liegenden Spiraltouren; ohne Ausgleichung der Windungen beträgt die Länge nur 4,5 cm.

Im Innern dieses Theils sieht man die Schleimhaut in zahlreichen parallelen, geschlängelten Längsfalten erhoben; durch niedrigere, schräg verlaufende Falten stehen dieselben mit einander in Verbindung; auf diese Weise entsteht ein Netzwerk von Falten mit dazwischen liegenden Grübchen. Ueber das Epithel dieses und der folgenden Darmabschnitte kann ich wegen der schlechten Erhaltung der betreffenden Partien an den untersuchten Thieren keine Mittheilungen machen. Der Inhalt bestand bei den beiden grossen Thieren aus einer bräunlich-schleimigen Masse und zahlreichen, wenige Millimeter messenden Eischalenstückchen; bei den meisten der letztern war die Wirkung der Magensäure an der runden und stumpfkantigen Form deutlich sichtbar. Noch ist zu erwähnen, dass ganz am Anfang dieses Darmtheils Gallenblase, Milz und Pankreas gelegen sind bezw. in ihn einmünden. Die Gallenblase steht durch

---

1) Eine solche Anhäufung von Nahrung im Darm darf bei Schlangen nicht auffallend erscheinen; fand ich doch einmal bei einer grossen weiblichen Kreuzotter nicht weniger als 7 ausgewachsene Feldmäuse im Magen.

2) C. POELMAN, Note sur l'organisation de quelques parties de l'appareil digestif du Python bivittatus, in: Mém. cour. et Mém. Sav. étrang. Acad. Belgique, V. 22, 1840.



den 8 cm langen Ductus hepaticus mit der 26 cm langen, bandförmigen Leber in Verbindung.

Nach hinten behält der Darm je nach der Menge seines aus kleinen Eischalenstücken bestehenden Inhalts einen Durchmesser von 4—6 mm bei. Auf einer Strecke von 10 cm ist zunächst die Schleimhaut wieder glatt, dann folgt hinter einer ringförmigen Falte auf 2,5 cm wieder eine Partie, die sich durch gablig getheilte und durch Querfältchen mit einander verbundene Längsleisten auszeichnet. Die Entfernung der Ringfalte bis zum After beträgt 6 cm; die Ringfalte dürfte die Grenze zwischen Mittel- und Enddarm anzeigen.

Es seien hier noch einige, den ganzen Verdauungscanal betreffende Bemerkungen angefügt.

Zunächst fragt es sich, ob der zwischen Oesophagus und Magen gelegene, nur 2 mm weite Abschnitt dem erstern oder dem letztern zuzuzählen ist. Die hohen Schleimhautfalten laufen nach beiden Richtungen hin allmählich aus, und auch das ihnen aufsitzende Epithel geht in das der benachbarten Abschnitte über. Die starke Entwicklung der Ringmusculatur ist der engen Partie allein eigenthümlich. Aus dem Befund bei dem 80 cm langen Thier aber glaube ich sie eher dem Magen zurechnen zu sollen. Hier ist der Uebergang in den Magen nämlich ein ganz allmählicher; von der starken Enge hinter dem Oesophagus an nimmt der Durchmesser von 2 mm ganz allmählich auf einer Strecke von 21 cm nach hinten auf 5 mm, dann plötzlich in Folge der hier beginnenden Füllung auf 10 mm zu. Untersucht man den aufgeschnittenen Darm, so findet man die regelmässigen, hohen, für den engen Theil charakteristischen Längsfalten auf 6 cm sich erstreckend. Dahinter sind nur noch niedrige, schräg mit einander verbundene Falten sichtbar, wie sich solche auch im 1 cm weiten Theil da finden, wo der Inhalt dessen Wand weniger stark ausgedehnt hat.

Die plötzliche Erweiterung des engen Theils beim Uebergang in den Magen beim ersten Thier ist also nur das Resultat der starken Füllung des ganzen Magens. Beim zweiten Thier, wo der vordere Abschnitt des Magens leer ist, ist der Uebergang in denselben ein ganz allmählicher. Bei beiden Thieren aber ist der Unterschied im Durchmesser des leeren Oesophagus und des gleichfalls leeren darauf folgenden Abschnitts ein sehr grosser; ausserdem fehlen in der Wand des verengten Theils die für den Oesophagus charakteristischen elastischen Fasern.

Die Bedeutung der Wirbelzähne für das Zerbrechen der ge-

schluckten Eier ist längst bekannt und auf der Hand liegend. Ich möchte glauben, dass speciell die grossen und starken eiförmigen Hypapophysen des 22.—26. Wirbels diese Function haben.

Die schräg nach vorn geneigten Fortsätze des 28.—33. Wirbels halten die grössern Eischalenstücke auf. Wenn sie am conservirten Thier auch nur mit ihren Spitzen in den Oesophagus hineinragen, so werden sie doch am lebenden Thier ebenso wie die Hypapophysen der ersten Gruppe in ihrer ganzen Grösse zur Verwendung kommen können; sie sind ja mit den umgebenden Weichtheilen nicht verwachsen, vielmehr in denselben verschieblich, so dass sie bei entsprechenden Biegungen der Wirbelsäule daraus hervortreten können.

Die starke Verengerung, welche auf den Oesophagus folgt, verhindert gleichfalls das Eintreten grösserer Schalenstücke in den eigentlichen Verdauungscanal. Wie die Beobachtung am lebenden Thier gezeigt hat, werden sie durch das Maul wieder ausgespieden; wir finden daher immer nur kleine Fragmente im Darm.

Auch die Lage des Herzens gerade an der Stelle, wo das Ei bereits zerdrückt ist, sowie die der Lunge scheint nicht gleichgültig zu sein.

Besonders erwähnenswerth ist mir noch der Befund bei der kleinen, 38 cm langen *Dasypeltis*. Der kleine Kopf liess es von vorn herein unmöglich erscheinen, dass sie bereits von Vogeleiern sich ernährt hätte. Ganz in Uebereinstimmung damit fand ich im Darm auch keinen Eihalt, wie bei den grossen Thieren, vielmehr Erde, Kieskörner und einige zähe häutige Fetzen, vielleicht die Ueberbleibsel einer aus Würmern bestehenden Mahlzeit. Weiter waren im Schlund nur die 8 hintersten, kegelförmigen Hypapophysen durchgebrochen, auffallender Weise eine mehr, die des 34. Wirbels, als bei den alten Thieren, wo sie nicht zum Durchbruch gelangt und wohl deshalb bisher übersehen worden ist.

Dafür waren aber die Zähne der Mundhöhle verhältnissmässig viel grösser als bei den alten Stücken, sie ragten frei aus der Schleimhaut hervor, während sie bei jenen ganz darin versteckt sind, und waren schon leicht mit der Lupe zu sehen.

Es erhellt daraus, dass die Rückbildung der Zähne beim erwachsenen Thier und die starke Entwicklung von Hypapophysen in einer engen und ursächlichen Beziehung zu der Art der Nahrung stehen. Dass aber der Gebrauch im individuellen Leben wenigstens jetzt nicht mehr die bewirkende Ursache für die Organisations-eigenthümlichkeiten der *Dasypeltis* ist, geht aus der vollständigen Ausbildung der hintern Hypapophysen beim jungen Thier und weiter daraus hervor, dass die vordern Hypapophysen schon in Bildung begriffen sind,

bevor der Druck verschluckter Eier einen Reiz auf das knochenbildende Gewebe ausüben kann.

### V. Die Organe der Mundhöhle.

Die Zähne der *Dasypeltis* sind so klein, dass sie früher, wie Eingangs gesagt, ganz übersehen worden sind. Sie sind auf Ober- und Unterkiefer und das Palatinum beschränkt. Ich fand in Uebereinstimmung mit den Angaben REINHARDT's (8) vier auf jedem der genannten Knochen. Der erste Zahn des Oberkiefers steht etwas hinter dem Vorderrand des Auges. Die Zähne des Unterkiefers sind im Vergleich zu denen des Oberkiefers um einen Zahn nach vorn verschoben, so dass der zweite davon mit dem ersten Oberkieferzahn correspondirt. Sämmtliche Zähne sind so klein, dass sie nicht aus der Schleimhaut hervorragen; am grössten sind noch die des Unterkiefers, etwa 0,25 mm lang. Ueber jedem Oberkieferzahn liegen 2 Ersatzzahnanlagen, 1—2 Zahnkeime finden sich an den andern Zähnen.

Die Form der einzelnen Zähne ist kurz kegelförmig mit geringer Krümmung nach hinten. Bei ihrer Kleinheit kann man ohne weiteres constatiren, was ich (13) schon früher nach Schliffen von Zähnen anderer Schlangen, namentlich von Giftzähnen, behauptet hatte, dass sie keine Schmelzlage besitzen. Auch hier bei *Dasypeltis* sieht man die Dentinröhrchen überall die Oberfläche erreichen. Die starke Verkümmernng der Zähne in Zahl und Grösse hängt offenbar eng zusammen mit der ausschliesslichen Ernährung der *Dasypeltis* durch Vogeleier; das Festhalten einer sich sträubenden Beute oder ihre Lähmung durch einen vergiftenden Biss kommt hier in Wegfall<sup>1)</sup>. Da das glattschalige Vogelei offenbar leichter in den Schlund gleitet als

1) Nach REINHARDT (vgl. S. 502) besitzt *Elachistodon westermanni*, jene im Bau der Wirbelsäule und höchst wahrscheinlich auch in der Lebensweise der *Dasypeltis scabra* so nahe stehende Schlange, im hintersten Abschnitt des Oberkiefers neben 2 soliden Zähnen noch 2 Furchenzähne. Dieses Vorkommen muss immerhin auffallen, auch wenn wir im Vorhandensein von Furchenzähnen statt solider Hakenzähne wegen der mannigfachen Uebergänge kein fundamentales Unterscheidungsmerkmal zwischen sonst nahe verwandten Schlangen erblicken können, wie dies BOULENGER (in: Proc. zool. Soc. London 1896, p. 614—6) für die Proteroglyphen und die nicht giftigen Colubriden hervorgehoben hat. Eine Deutung der Furchenzähne als Vertheidigungswaffe dieser Schlange gegen die Vögel, deren Nester sie beraubt, erscheint wegen ihrer Stellung und ihrer geringen Grösse von nur 1 mm wohl ausgeschlossen.

ein haariger oder gefiederter Thierkörper, hätte man nicht mit Unrecht auch eine Rückbildung der Speicheldrüsen der Mundhöhle vermuthen dürfen. Ich untersuchte auf diesen Punkt hin die Köpfe zweier Thiere auf Querschnittserien und musste mich überzeugen, dass von einer geringern Entwicklung der fraglichen Gebilde im Vergleich zu andern Schlangen keine Rede ist, ebenso wenig fehlt eine der von LEYDIG (9) und REICHEL (10) aufgezeigten Kopfdrüsen.

Ihr Verhalten bei *Dasypeltis* sei hier kurz geschildert:

1) Die Oberlippendrüsen (Glandulae labiales superiores) liegen in zwei Reihen beiderseits nach aussen vom Oberkieferknochen, nach vorn durch eine die Schnauze umziehende Commissur mit einander verbunden.

2) Die Giftdrüse (hintere Partie der Oberlippendrüse LEYDIG's) beginnt in der Gegend des zweiten Oberkieferzahns und liegt dorsal von den Oberlippendrüsen. Sie besitzt einen central gelegenen Ausführungsgang, der etwas nach hinten vom Vorderende der Drüse diese verlässt, nach vorn und unten herabbiegt und in die Schleimhauttasche mündet, welche den zweiten Oberkieferzahn umhüllt.

Diese Drüse wurde von LEYDIG (9) als gelbliche hintere Partie der Oberlippendrüse von der Ringelnatter beschrieben und als homolog der Giftdrüse der Giftschlangen erkannt. Ihre Homologie mit dieser wurde von REICHEL (10) und mir (13) noch durch eine Vergleichung ihres Verhaltens bei Embryonen der Ringelnatter und Kreuzotter bestätigt.

Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, dass ferner kein Grund mehr vorliegt, die in Frage stehende Drüse nur als „eine besondere Partie der Oberlippendrüse“ zu bezeichnen; sie hat vielmehr mit dieser gar nichts zu thun und ist ein ganz selbständiges Organ, sowohl ihrer Entstehung als ihrem Bau nach. Die morphologischen Unterschiede zwischen ihr und der Oberlippendrüse sind schon von LEYDIG (9) und REICHEL (10) hinreichend klar gelegt worden und treffen auch für unsere Schlange zu. Sie ist eine tubulöse, verästelte, ein compactes Ganze darstellende Drüse mit einem einzigen, central entstehenden Ausführungsgang, der auf der Kante des Oberkiefers in die Schleimhauttasche eines bestimmten Zahns mündet. Die Oberlippendrüse dagegen besteht aus zahlreichen alveolären Einzeldrüsen, deren Ausführungsgänge getrennt von einander und zwar in der Furche zwischen Oberkiefer und Lippenrand münden.

Die fragliche Drüse der ungiftigen Schlangen entspricht nicht nur morphologisch der Giftdrüse der Giftschlangen, sondern sie ist, wie

durch neuere Untersuchungen von PHISALIX u. BERTRAND (11) sowie von JOURDAIN (12) wenigstens für gewisse Fälle constatirt ist, derselben auch in physiologischer Hinsicht vergleichbar. Wenn ihr Secret nicht so intensiv wirkt wie bei den eigentlichen Giftschlangen, sei es wegen seiner geringern Giftigkeit oder wegen der Kleinheit der Zähne und ihres zum Einführen des Giftes in die Wunde weniger geeigneten Baues, so ist dies doch eben nur ein quantitativer Unterschied. Die sogenannte hintere Partie der Oberlippendrüse ist ein selbständiges, der Giftdrüse der Giftschlangen homologes und wahrscheinlich auch analoges Organ und kann deshalb kurz als Giftdrüse bezeichnet werden.

3) Die Unterlippendrüsen (*Glandulae labiales inferiores*) bieten keine Besonderheiten dar.

4) Die Nasendrüsen (*Glandulae nasales*) liegen als paarige Gebilde oberhalb der Oberlippendrüsen den Nasenkapseln von unten und aussen an und münden jederseits in die Rinne, welche von der *Apertura externa* in die Nasenhöhle führt.

5) Die vordern Unterzungendrüsen (*Glandulae sublinguales anteriores*) beginnen schon in der Gegend der Nase und liegen beiderseits der Mittellinie unter der Schleimhaut des Mundbodens, die sie mit ihrem obern zugeschärften Rand zu zwei Längsfalten empordrängen, auf denen die Mündungen ihrer zahlreichen Ausführungsgänge liegen.

Nach hinten werden sie immer mächtiger und stossen in der Mittellinie zusammen. Ihre letzten Mündungen fallen unter das hintere Ende des JACOBSON'schen Organs; dann nehmen die kleiner werdenden Drüsen eine mehr und mehr platte Form an und sind von den durch LEYDIG (9) für die Ringelnatter angezeigten Muskeln umhüllt.

6) Die hintere Unterzungendrüse (*Glandula sublingualis posterior*) schiebt sich als unpaares Gebilde in der dem Vorderrand des Auges entsprechenden Gegend zwischen die vorigen ein und liegt nach hinten unter der Zungenscheide. Vorn hebt sie die Schleimhaut zu einer medianen Längsfalte in die Höhe; ihre Ausführungsgänge liegen beiderseits dieser Falte und deuten dadurch die paarige Zusammensetzung des Organs an, hinten öffnen sie sich in die Zungenscheide.

Die Schleimhaut der Mundhöhle trägt ein geschichtetes Plattenepithel in einer der Mittellinie entsprechenden Zone, sowie über den Kieferknochen und nach aussen von diesen; in den übrigen Partien ist das Epithel aus Becherzellen und langen Wimperzellen zusammengesetzt. Durch zahlreiche in dem bindegewebigen Theil gelegene

Pigmentzellen erscheint die Schleimhaut schwärzlich; sowohl am Dach als am Boden der Mundhöhle erhebt sie sich zu zahlreichen parallelen Längsfalten. Sammt diesen senkt sie sich zwischen Unterkieferknochen und Unterlippendrüsen zu einer tiefen Falte ein, welche auf dem Querschnitt das Bild einer verästelten tubulösen Drüse darbietet.

Fassen wir kurz die Resultate vorliegender Untersuchung zusammen, so ergiebt sich daraus Folgendes:

Von den Hypapophysen der 34 vordersten Wirbel der *Dasypeltis scabra* zeichnen sich besonders die des 22.—26. Wirbels durch ihre Grösse und die zum Zerbrechen der verschluckten Eier geeignete Form aus; auch die betreffenden Wirbel sind besonders stark gebaut; der Fortsatz des 27. Wirbels bildet einen Uebergang zu den schlanken Hypapophysen des 28.—34. Wirbels.

Die Zahl der Hypapophysen, welche die Schlundwand durchbohren, scheint in dem vordern Theil des Schlundes individuellen Schwankungen unterworfen, hinten constant zu sein. Das Gewebe der Hypapophysen ist echtes Knochengewebe; eine Schmelzbekleidung, wie sie seither angenommen wurde, fehlt.

Die Hypapophysen liegen frei in bindegewebigen Taschen, an deren Mündungen in den Oesophagus dessen Epithelauskleidung unterbrochen ist.

Hinter dem Oesophagus verengt sich der Verdauungscanal plötzlich, so dass der Eintritt grosser Fragmente von Eischalen in ihn unmöglich gemacht ist.

Bei einem jungen, 38 cm langen Thier, das eine andere Nahrung als die erwachsenen Thiere aufnimmt, waren die Zähne der Mundhöhle verhältnissmässig gross, die Darmenge noch nicht ausgebildet; der Darminhalt bestand aus Erde und Sandkörnern.

Von den specifischen Anpassungen an die spätere Einahrung waren aber schon vorhanden der Durchbruch der Hypapophysen der hintern Gruppe in den Schlund, während die Hypapophysen der vordern Gruppe auch schon in Bildung begriffen waren.

Trotz der Rückbildung der Zähne bei den erwachsenen Thieren waren die typischen Drüsen der Mundhöhle vollzählig vorhanden und gut entwickelt.

### Literaturverzeichniss.

- 1) SMITH ANDRÉ, in: Journal zoologique Londres, V. 4, 1829.
- 2) WAGLER, JOHANN, Natürliches System der Amphibien, 1830.
- 3) JOURDAN, in: L'Institut, V. 2, 1834. (In BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs ist irrthümlich JOURDAIN und V. 1, 1833, angegeben.)
- 4) GEOFFROY SAINT-HILAIRE, ebenda.
- 5) DUMÉRIEUX et BIBRON, Erpétologie générale, V. 7.
- 6) OWEN, Odontography, London 1840—1845.
- 7) GÜNTHER, A., Catalogue of Colubrine Snakes in the Collection of the British Museum, 1858.
- 8) REINHARDT, En ny Slægt af Slangefamilien Rachiodontidae, in: Oversigt Danske Vidensk. Selsk. Forhandl., 1863, Kjöbenhavn.
- 9) LEYDIG, F., Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier, in: Arch. mikr. Anat., V. 9, 1873.
- 10) REICHEL, P., Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere, in: Morph. Jahrb., V. 8, 1883.
- 11) PHISALIX, C., et BERTRAND, G., Sur la présence des glandes venimeuses chez la Couleuvre, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 118, 1894.
- 12) JOURDAIN, S., Quelques observations à propos du venin des Serpents, *ibid.*
- 13) KATHARINER, L., Ueber Bildung und Ersatz der Giftzähne bei Giftschlangen, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., 1897.

### Erklärung der Abbildungen.

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

#### Allgemein gültige Bezeichnungen.

<i>b.oe</i> Bindegewebiger Theil der Schlundwand.	<i>pr.s</i> Processus spinosus.
<i>ep.oe</i> Epithelauskleidung des Schlundes.	<i>pr.t</i> Processus transversus.
<i>gh</i> Gelenkhöhle	<i>pz</i> Präzygapophyse.
<i>gk</i> Gelenkkopf	<i>hyp1</i> Hypapophyse der ersten Gruppe.
<i>poz</i> Postzygapophyse des Wirbels.	<i>hyp2</i> Hypapophyse der zweiten Gruppe.

## Tafel 41.

Fig. 1. *Dasyveltis scabra* von 78 cm Gesamtlänge. Situs bei eröffneter Leibeshöhle. Schlund auf der ventralen Seite freigelegt und der Länge nach gespalten. Natürliche Grösse. *Oe* Schlund, in dessen Lumen längs der dorsalen Mittellinie eine Reihe von Hypapophysen der Wirbel (*hyp*) hineinragt, die sich der Form nach in zwei Gruppen sondern. Der Schlund geht nach hinten in einen sehr stark verengten Abschnitt über, an den sich der gleichfalls gespaltene Magen (*ma*) anschliesst. *tr* Trachea, *lu* Lunge, *le* Leber, *h* Herz, *vcsd* Vena cava superior sinistra, *vci* Vena cava inferior.

Fig. 2. Vorderer Theil der Wirbelsäule einer 80 cm langen *Dasyveltis* in natürl. Grösse. Von der rechten Seite gesehen. *a* Atlas, *b* Epistropheus, mit 2 Hypapophysen; die erste davon entstammt dem Atlas. Vom 19. Wirbel an werden die Wirbel selbst und ihre Hypapophysen besonders stark, die rundlichen Hypapophysen des 22.—26. Wirbels dienen zum Zerdrücken des Eies. Die Hypapophyse des 27. Wirbels bildet den Uebergang zu denen der zweiten Gruppe, welche dem 28.—34. Wirbel angehören. Die Hypapophyse 34 ist sehr klein und ragt nicht mehr in den Schlund vor (vgl. Fig. 1). Hinter dem 34. Wirbel hören die Hypapophysen ganz plötzlich auf.

Fig. 3. Ein Wirbel mit einer Hypapophyse der ersten Gruppe, *hyp* 1. *a* von vorn, *b* von der linken Seite. Vergr. 6.

Fig. 4. Ein Wirbel mit einer Hypapophyse der zweiten Gruppe, *hyp* 2. *a* von hinten, *b* von der linken Seite. Vergr. 6.

Fig. 5. Stück eines Längsschliffes durch eine Hypapophyse der ersten Gruppe. *mh* Oberfläche des Knochens des Wirbelkörpers, *wh*, nach der Markhöhle hin, *hyp* 1 Hypapophysenknochen.

Fig. 6. In Bildung begriffene Hypapophyse einer jungen *Dasyveltis* (von 38 cm Länge) in situ, Querschnitt. *rm* Ringmuskelbündel des Oesophagus, *m* Rumpfmuskeln, *mh* Markhöhle. Oc. 0, Obj. 2. Vergr. 50.

Fig. 7. Querschnitt durch einen Wirbel mit Hypapophyse der ersten Gruppe in situ, hinter der höchsten Erhebung. Oc. 0, Obj. 0. Vergr. 18.

Fig. 8. Längsschnitt durch einen Wirbel mit Hypapophyse der zweiten Gruppe in situ. *n* Rückenmark. Oc. 0, Obj. 0. Vergr. 18.

Fig. 9. Querschnitt durch den auf den Oesophagus folgenden verengten Theil des Verdauungscanals. *rm* Ringmuskellage, *sk* Solitärknötchen von Leukocyten. Der Inhalt der Becherzellen ist durch Hämatoxylin blau gefärbt. Oc. 0, Obj. 2. Vergr. 50.

## Berichtigung.

S. 504, Zeile 8 von oben ist „scheinbar“ zu streichen.

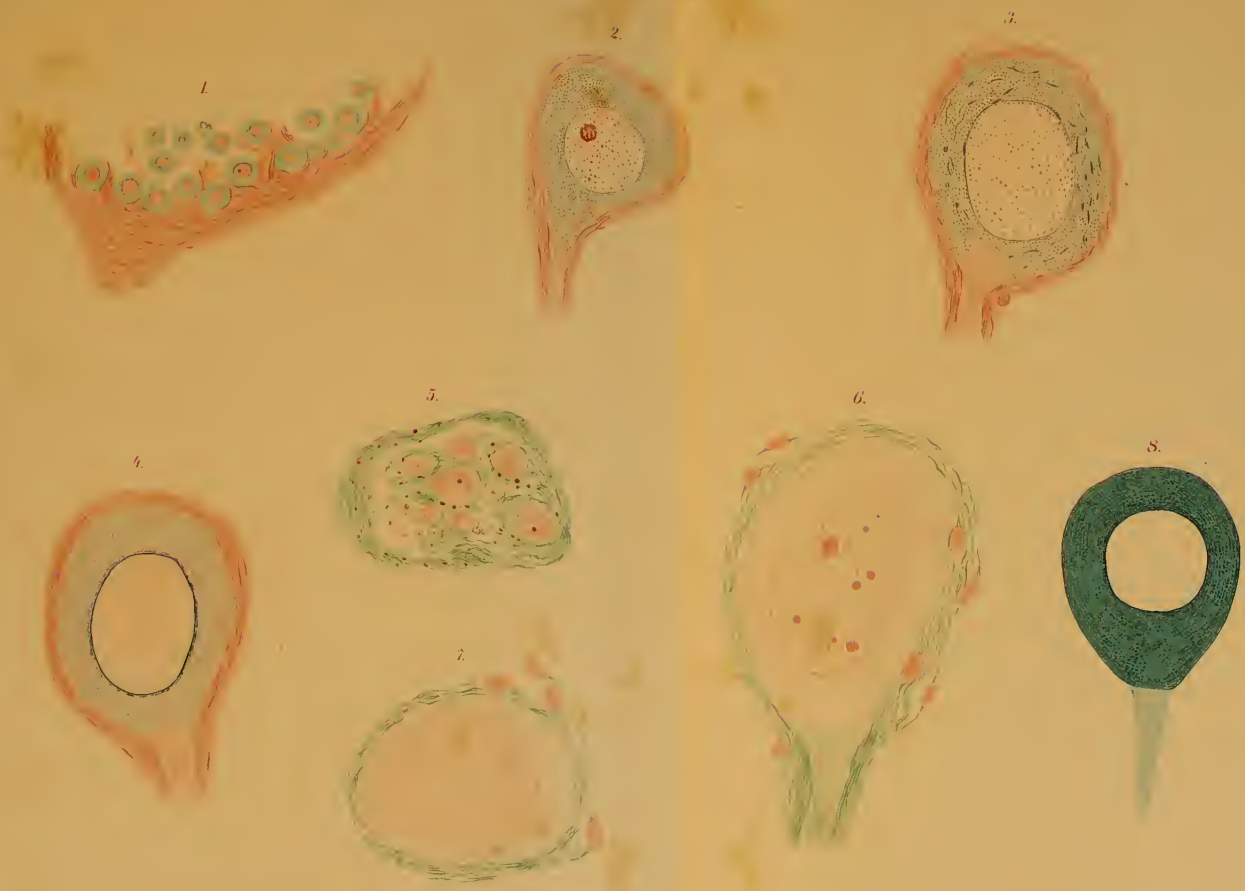










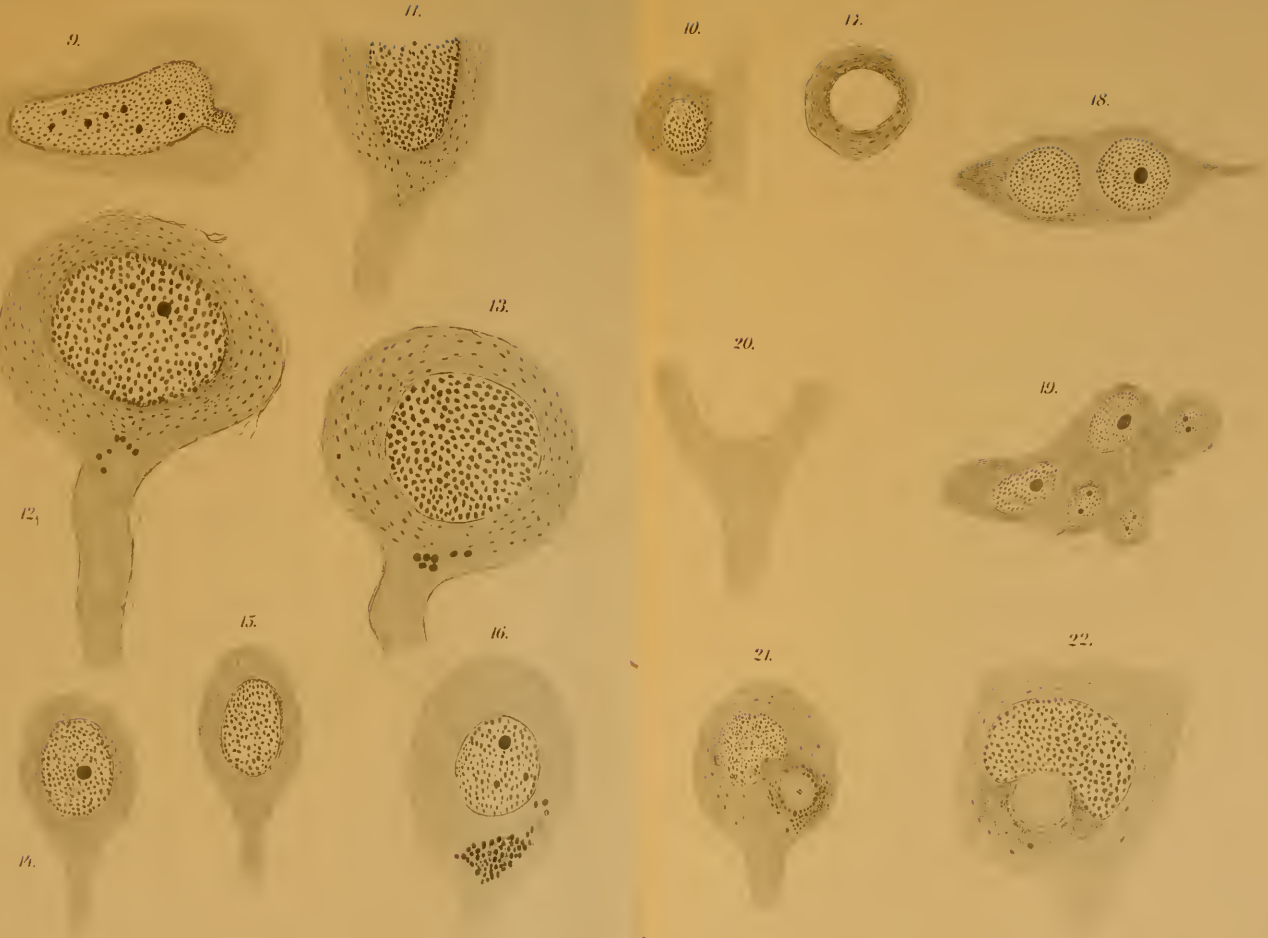








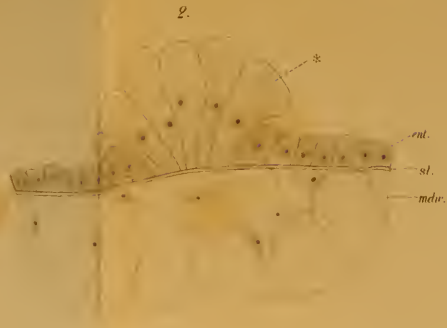
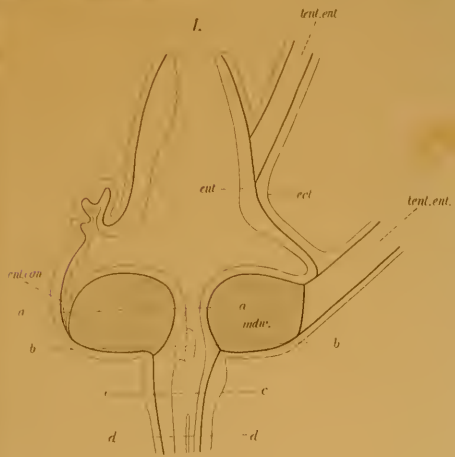




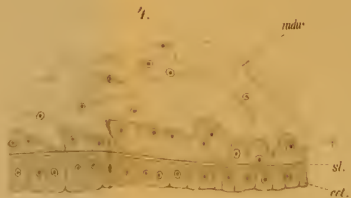




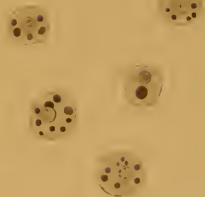




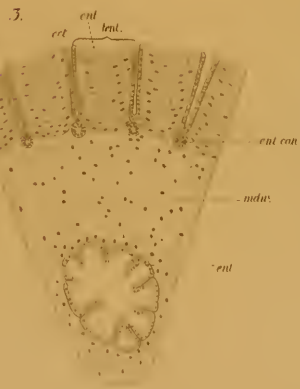
6.



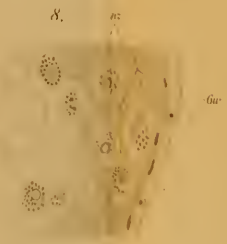
4.



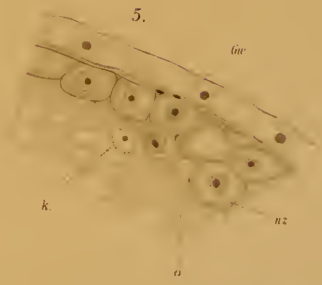
7.



3.



8.



5.

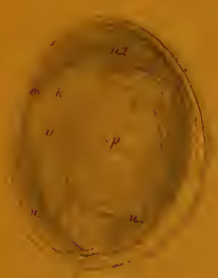


Fig. 10

Micrograph of a cross-section of a plant stem.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.

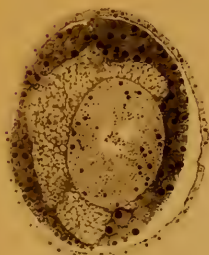


Fig. 13.



Fig. 14.





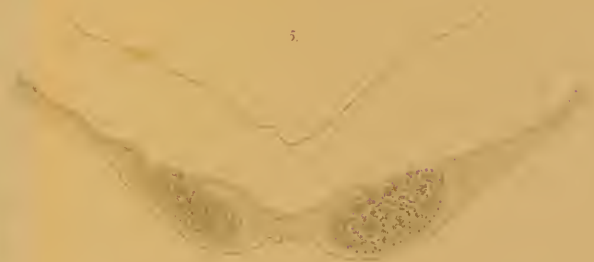
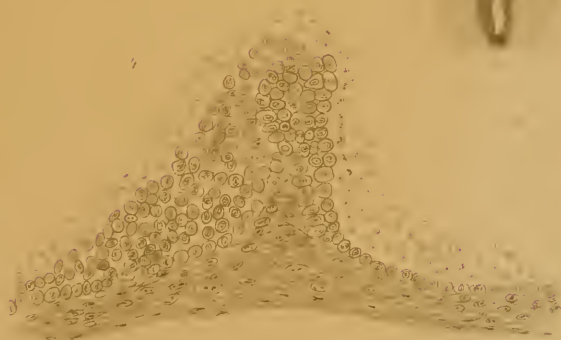








Fig. 1 a.

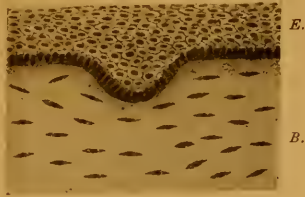


Fig. 1 c.

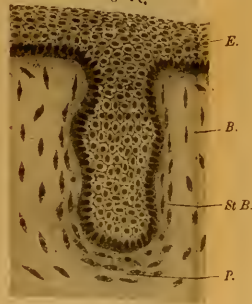


Fig. 4.

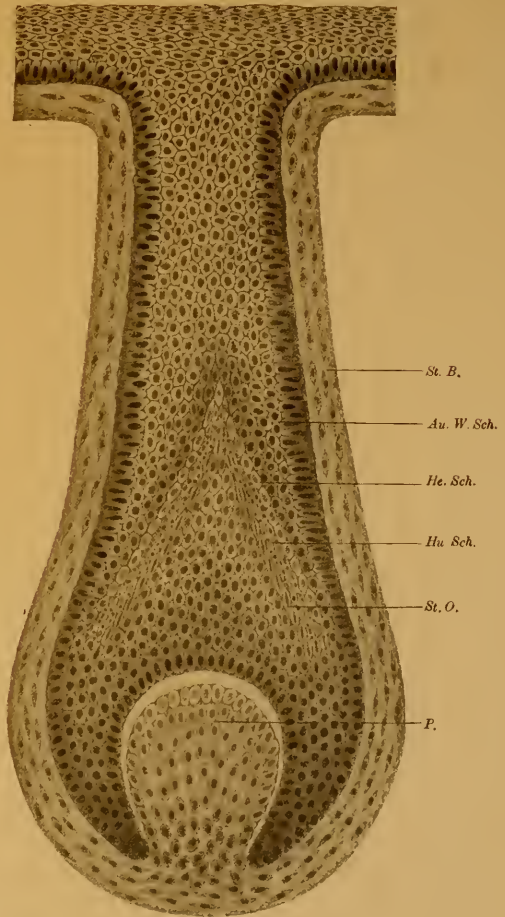


Fig. 1 b.

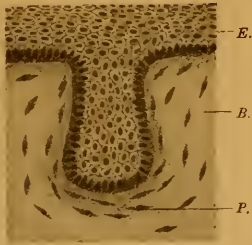


Fig. 3

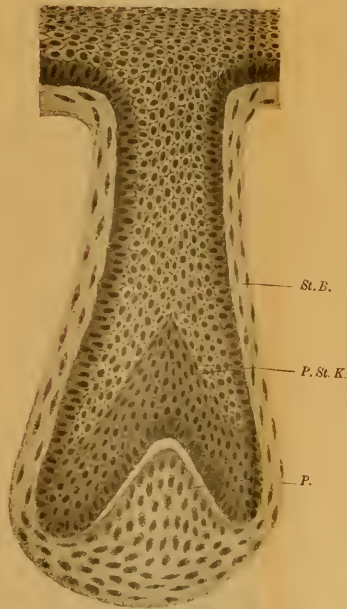


Fig. 2.

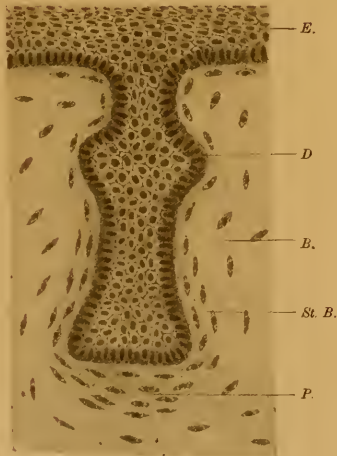










Fig 5.

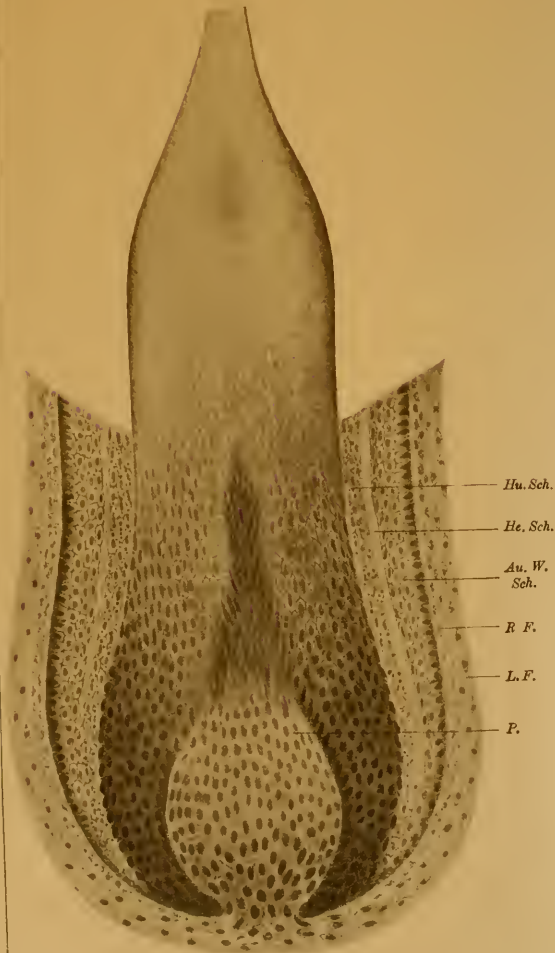


Fig. 6.

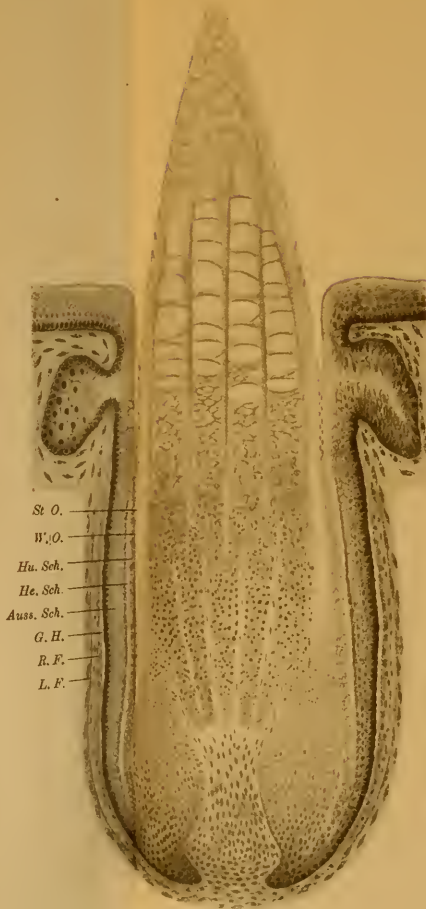


Fig 7.

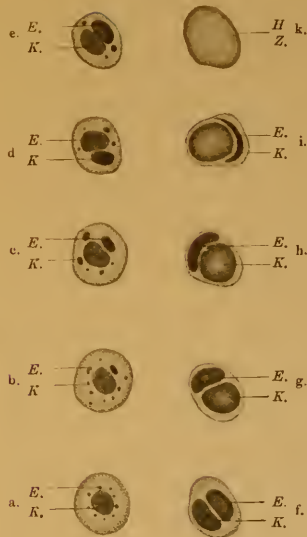


Fig. 8.

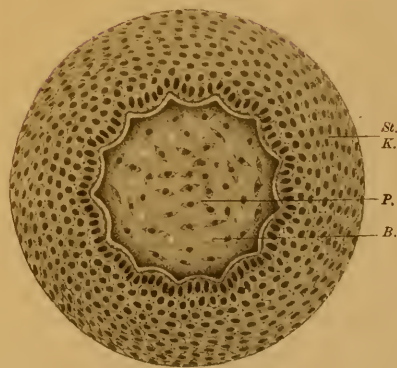








Fig. 9.

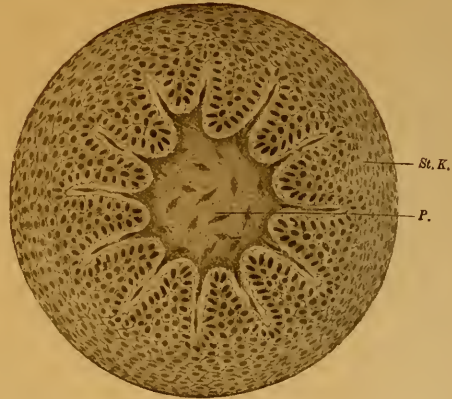


Fig. 10.

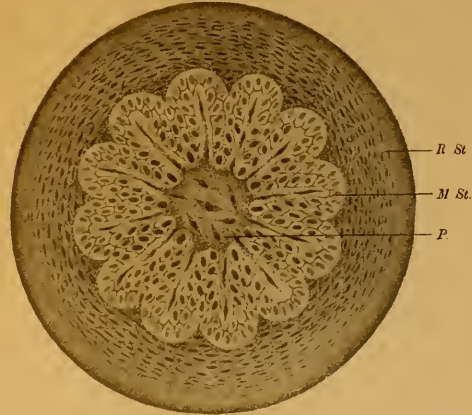
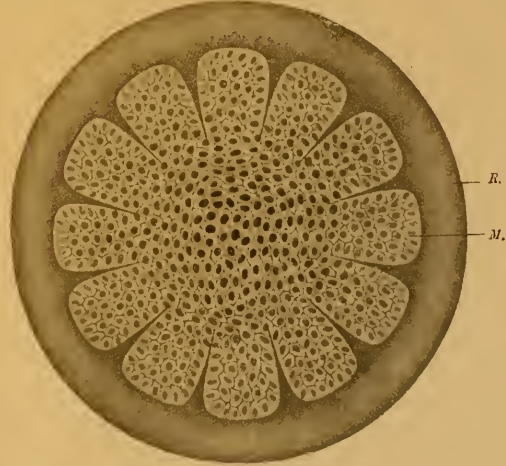


Fig. 11.



Fig. 12.

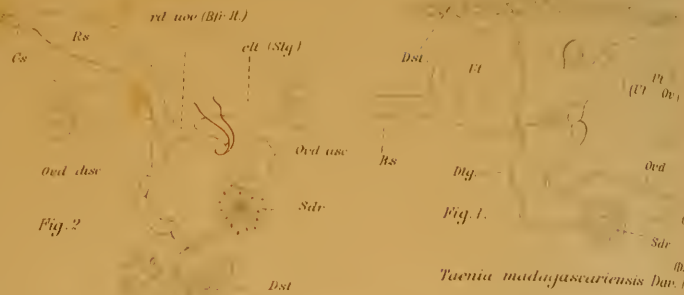






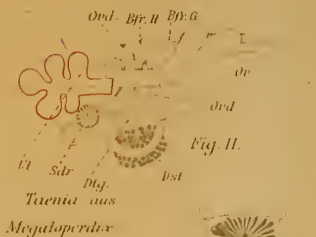




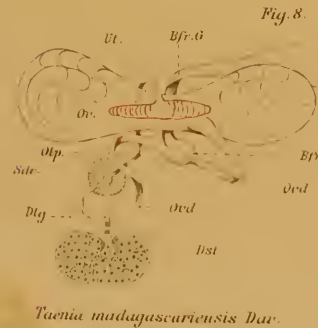


*Taenia madagascariensis* Dav. (Leuckart)

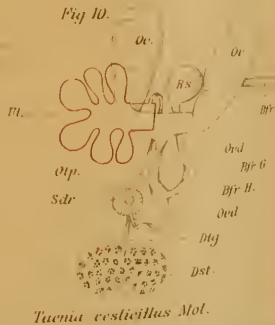
*Taenia tetragona* Mol. (Mamare)



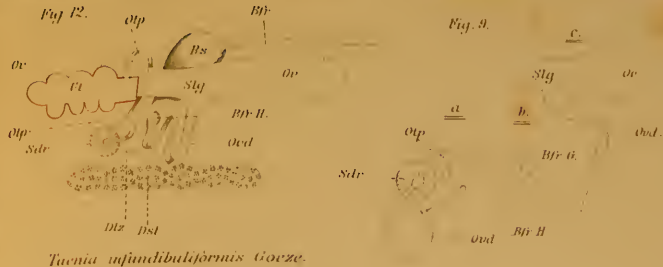
*Taenia aus*  
Megalaperdix



*Taenia madagascariensis* Dav.



*Taenia cesticillus* Mol.



*Taenia infundibuliformis* Goetze.

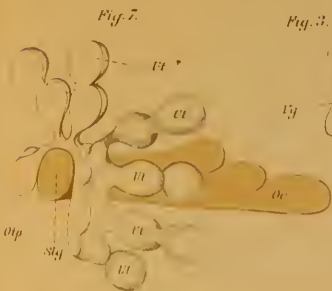


Fig. 7.

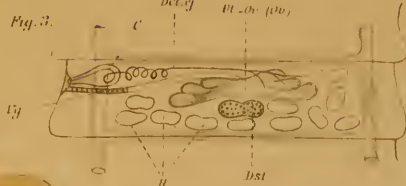


Fig. 3.



Fig. 6.

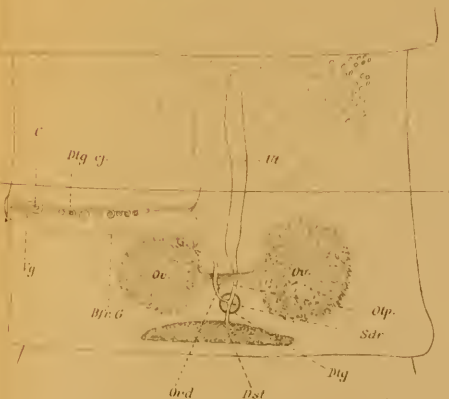


Fig. 13 *Taenia saginata* Goetze (Leuckart)

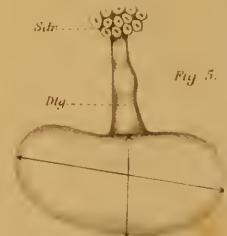


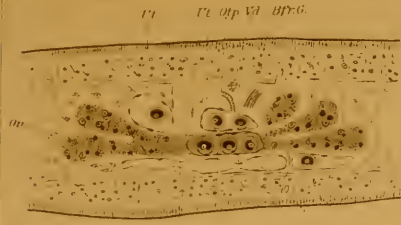
Fig. 5.







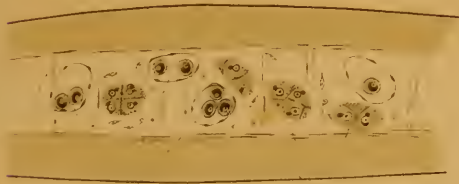
Fig. 19. 270



U U Bfr-G

Slg Uez Uu

Fig. 20. 250



U On

Fig. 18. 270 Sp

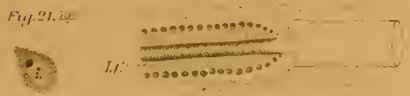


Fig. 21. 240

Lf

Mr

Bfr-G.

Fig. 24. 270



Fig. 22. 270

Fig. 25. 270



Fig. 27. 270



Ond U On



Fig. 16. 270



Fig. 17. 270

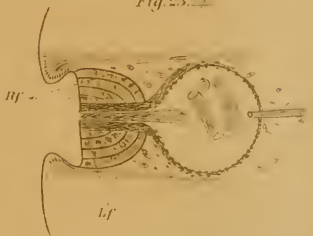


Bfr-II

Ond

Ond.

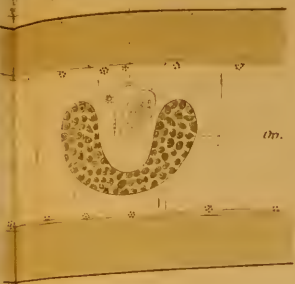
Fig. 23. 270



Bf

Lf

Fig. 30. 270



Ua. Rs.

Fig. 26. 270



Lf

Mr

Bfr-G.

Fig. 28. 270



a.

b.

Ua



c.

Fig. 29. 270

Fig. 31. 270



a.

Rs.

On

b.

Fig. 32. 270

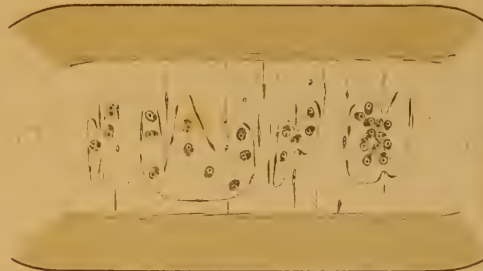
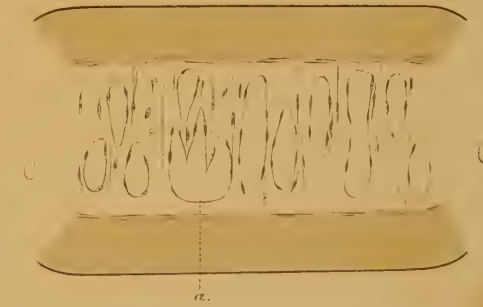


Fig. 33. 270



a.

















Fig. 19. (28/1)



Fig. 20. (28/1)



Fig. 21. (28/1)



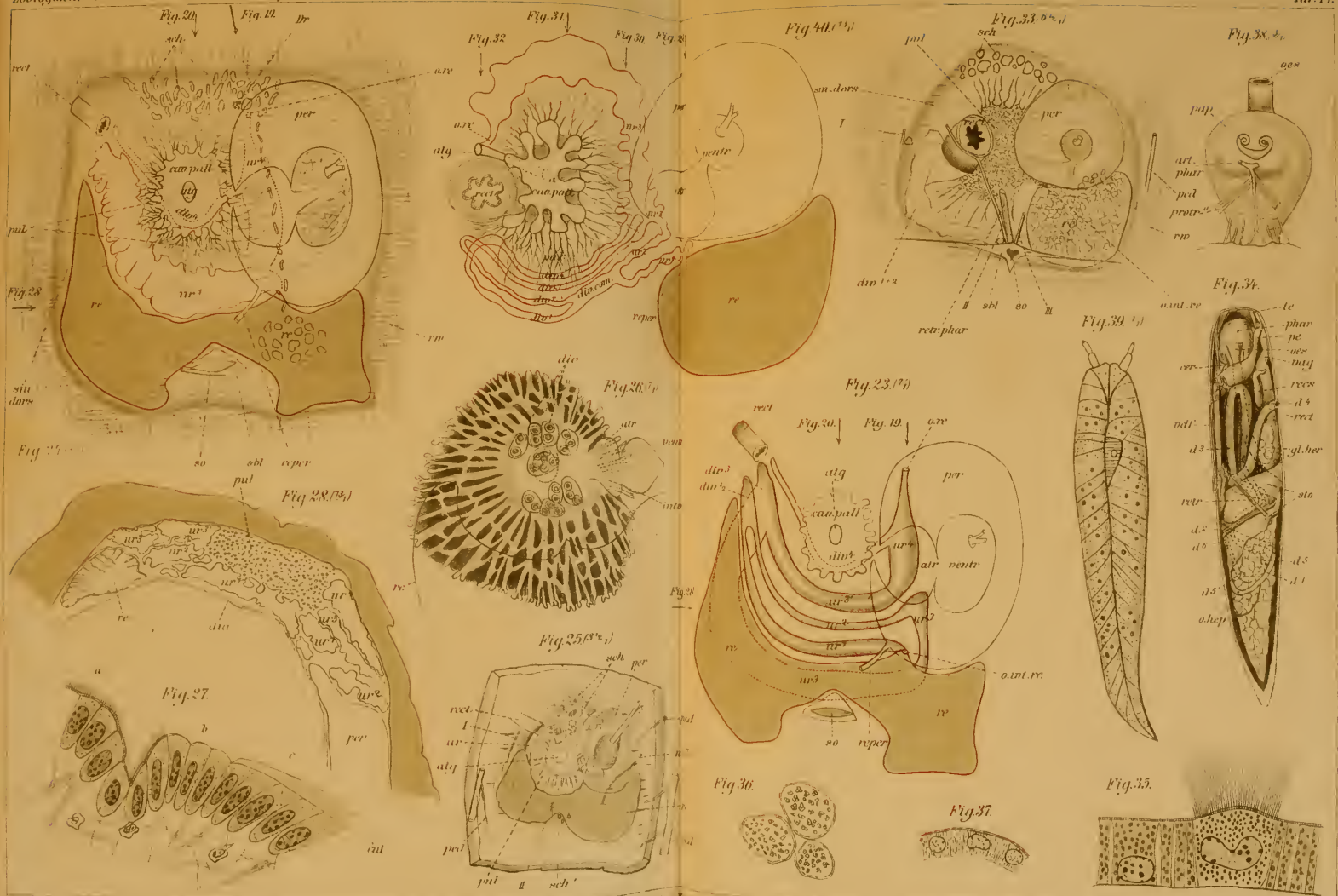
Fig. 22. (28/1)











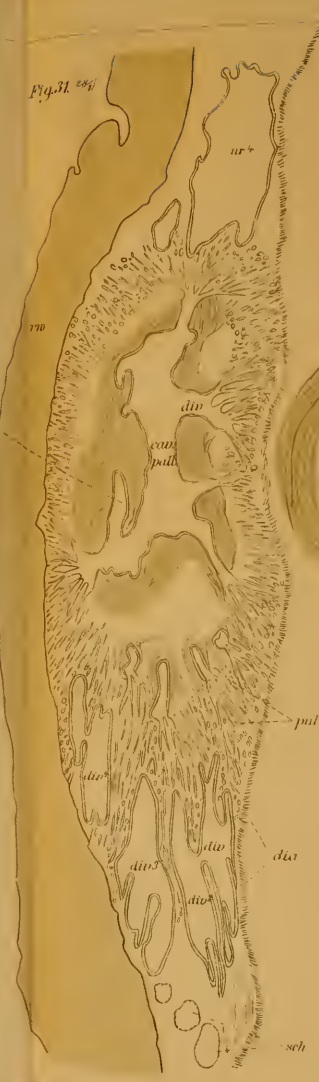
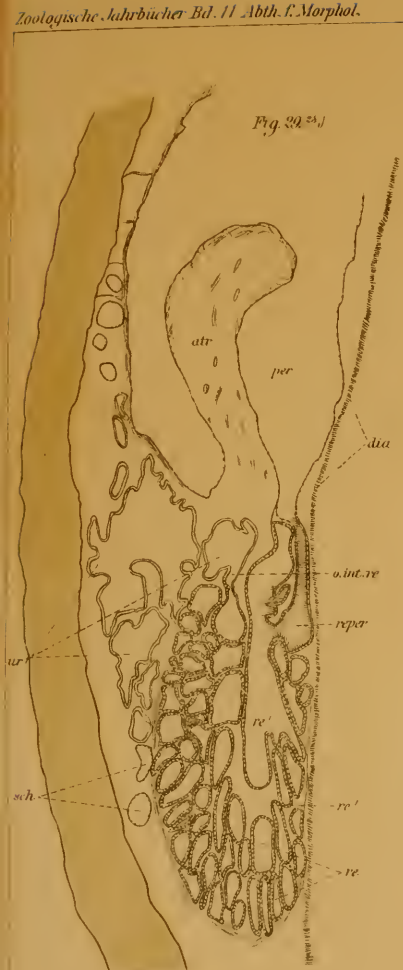
Gustav Fischer  
Fig. 23-28 40

Lith. Anst. v. E. A. Finkbe. Leipzig.







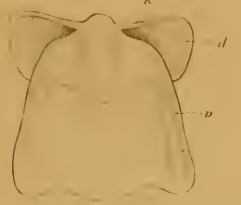
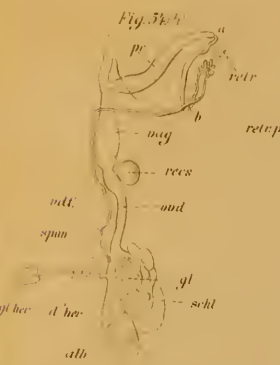
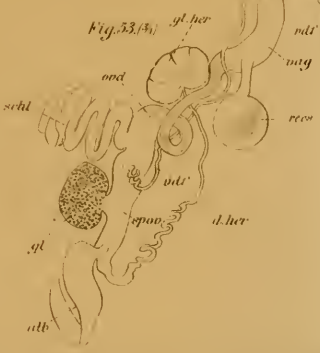
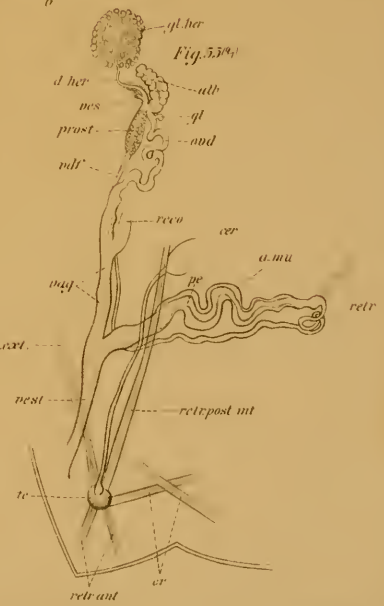
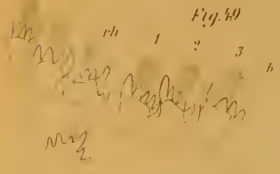
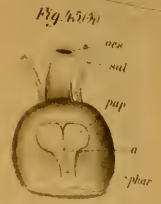
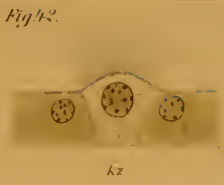
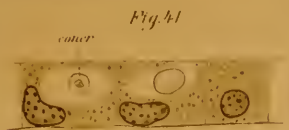








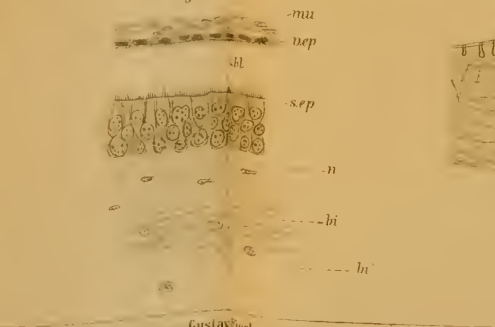
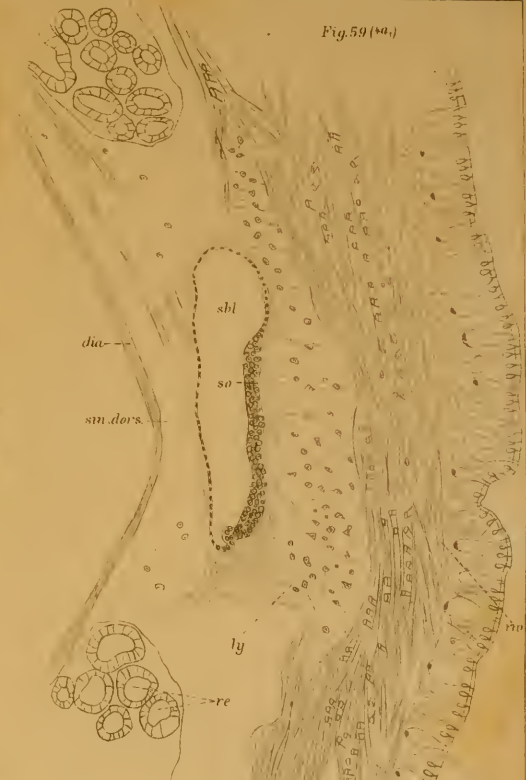
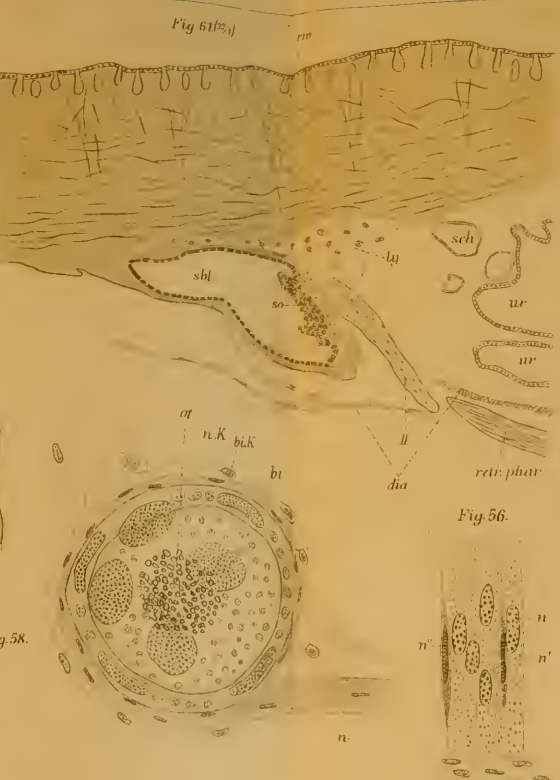
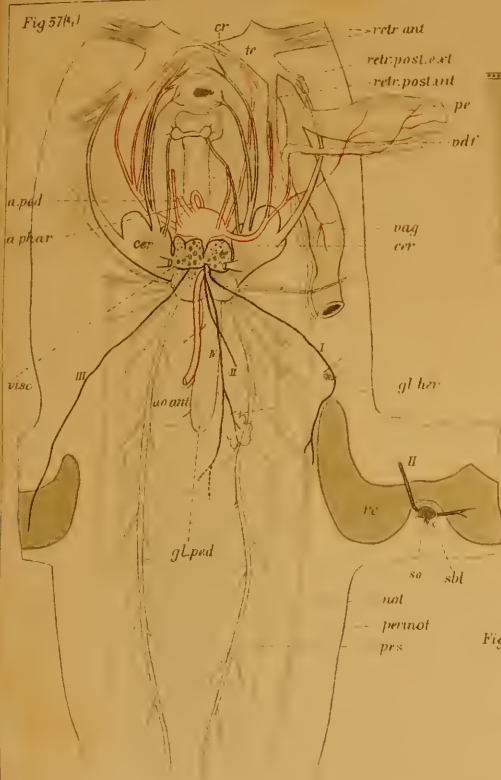
































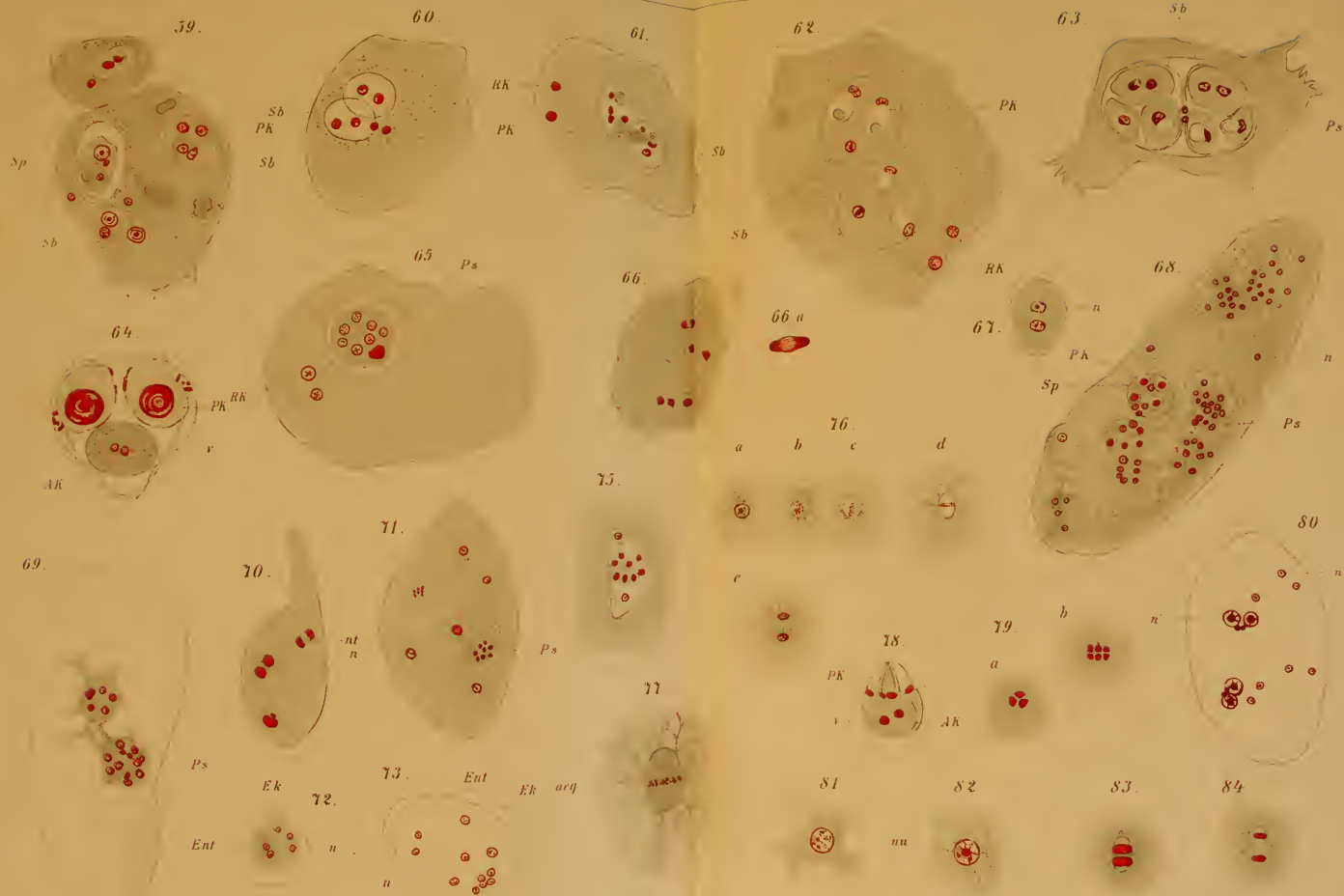


















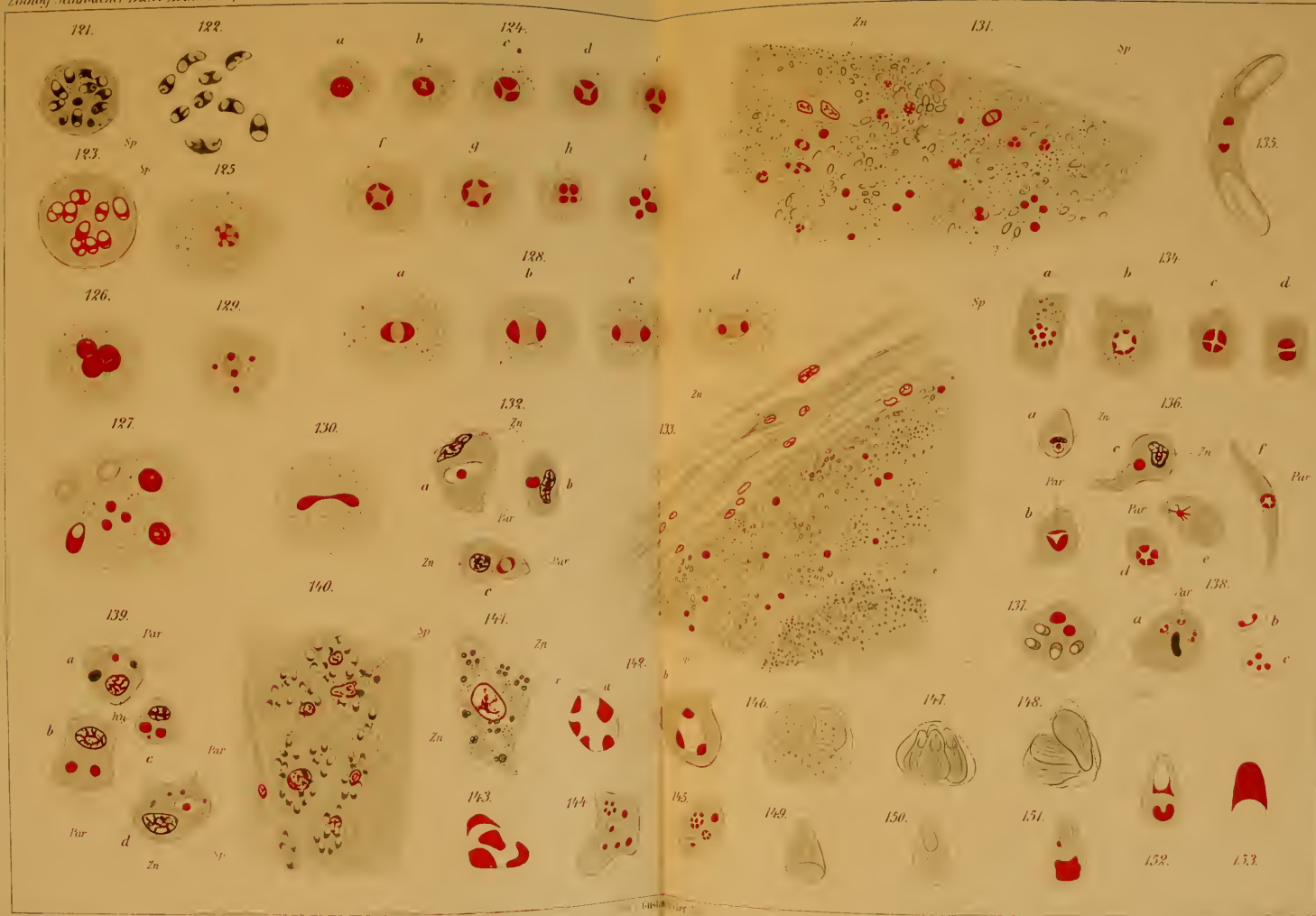








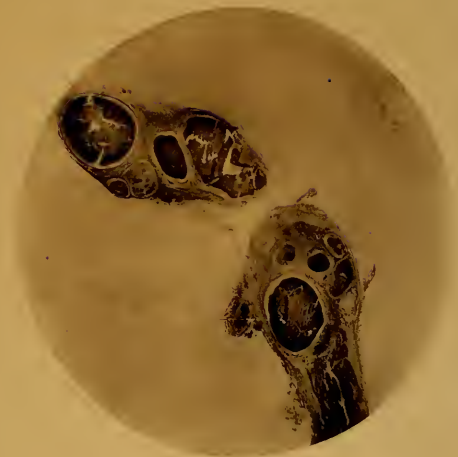




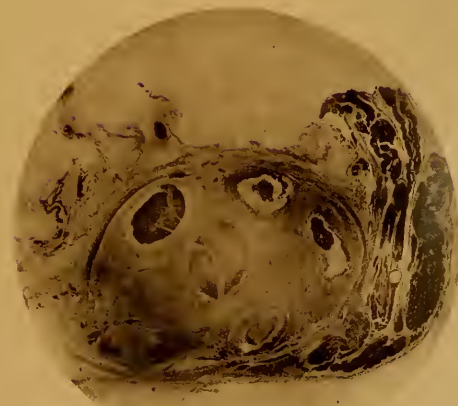








II



I



III

Doflein.

Verlag von Gustav Fischer, Jena.

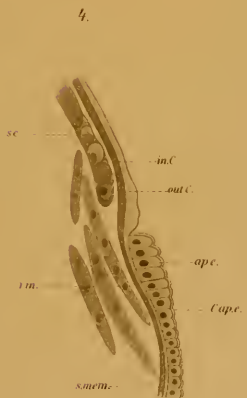
Crayondruck v. J. B. Obernetter, München.

















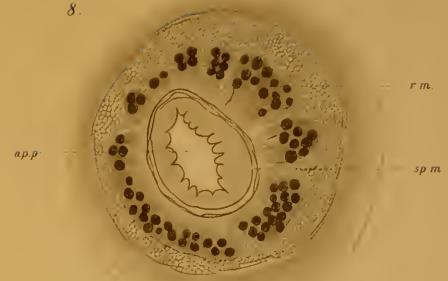
9.



10.



8.



5.



1.

ap. e.  
e. ex. v.  
s. c.  
s. mem.  
c.  
r. m.  
ap. v.  
ap. e.

6.



1.  
r. m.  
s. c.  
s. mem.  
r. m.  
ap. v.  
ap. e.  
ap. v.  
ap. v.  
s. c.

1.



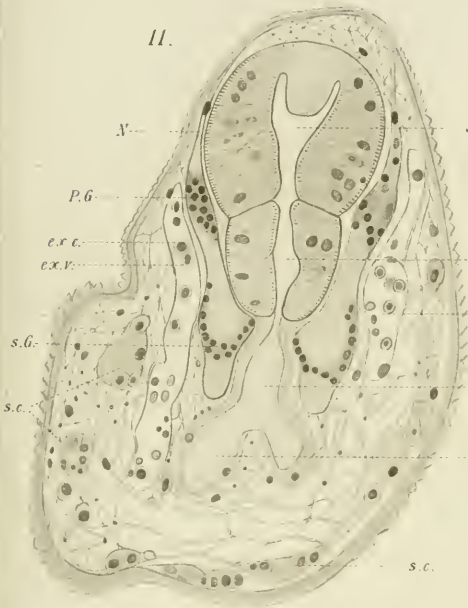
1.

ex. v.  
r. m.  
r. m.  
c.  
s. c.





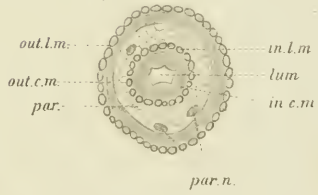
11.



12.



14.



par.n.

13.

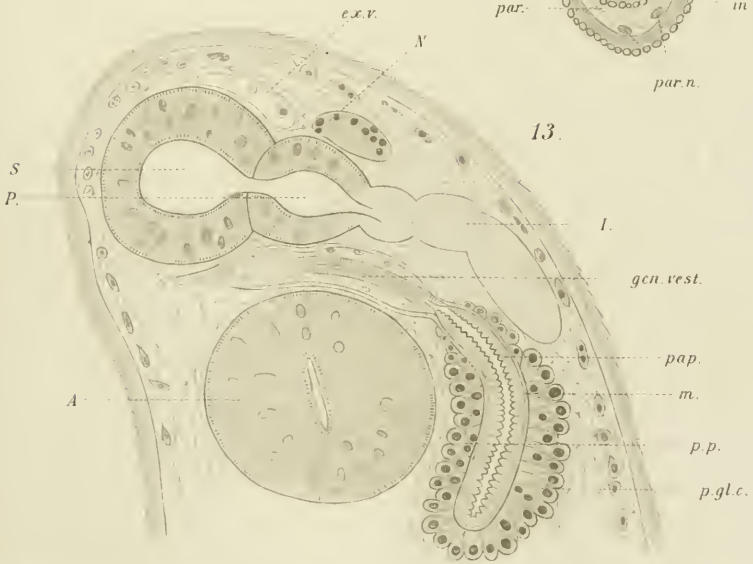








Fig. 1  
ch

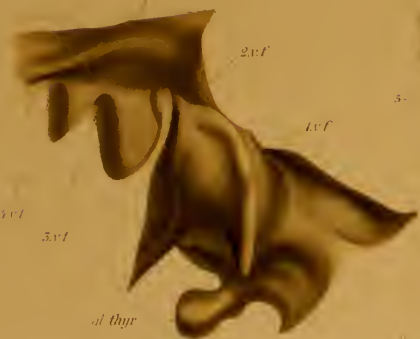


Fig. 2  
ch 2

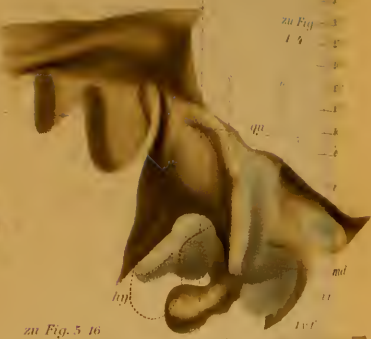


Fig. 3

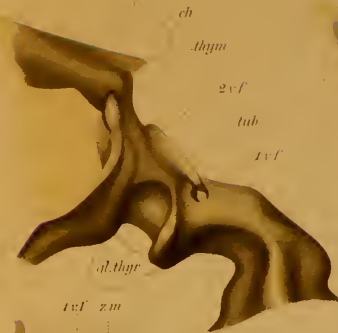


Fig. 4



zu Fig. 5 10  
100 200 300 400 500

Fig. 5



Fig. 7



Fig. 9

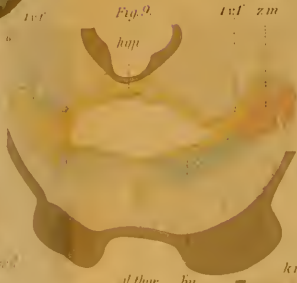


Fig. 11

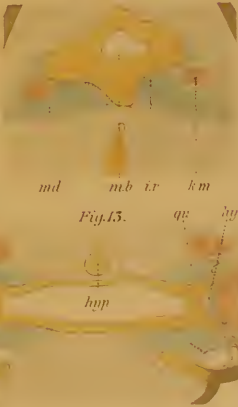


Fig. 12

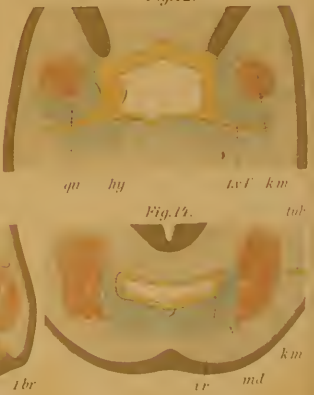


Fig. 6



Fig. 8



Fig. 10

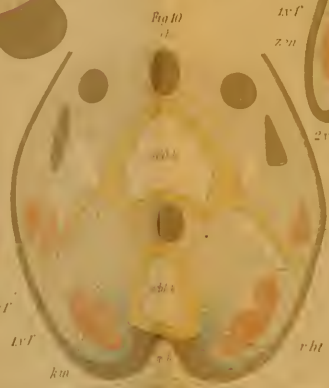


Fig. 13

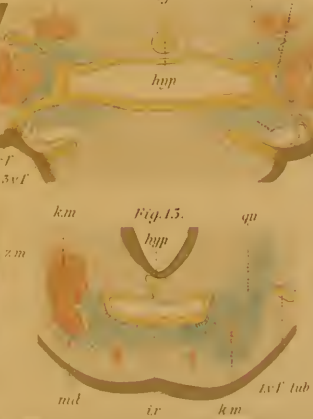


Fig. 14

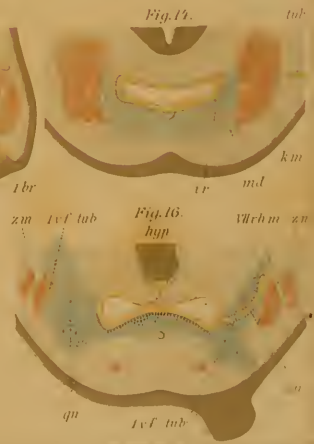










Fig. 17.

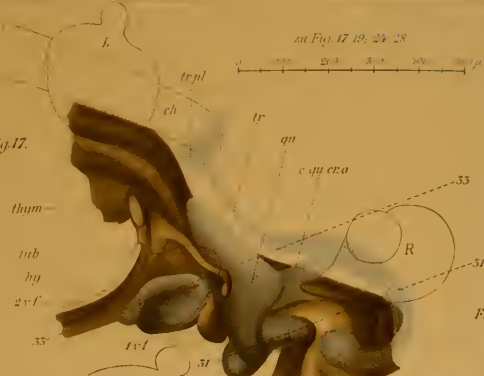


Fig. 18.

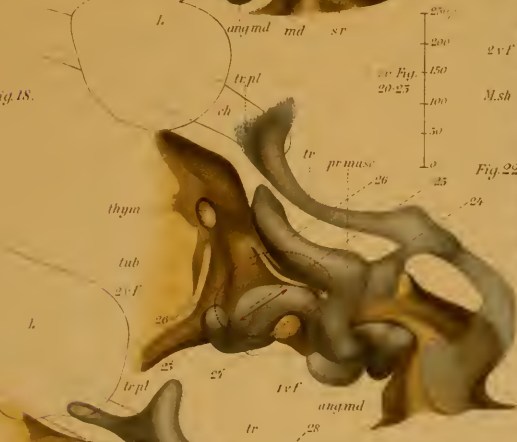


Fig. 19.

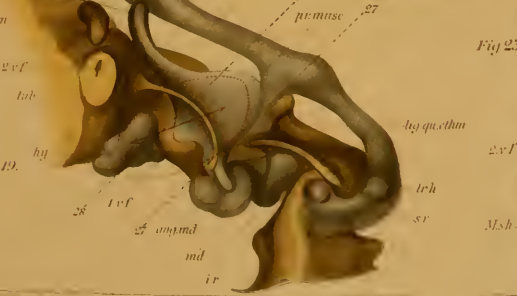


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.

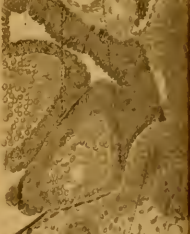


Fig. 23.

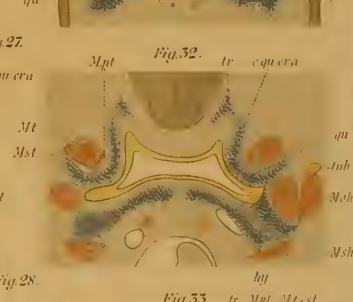
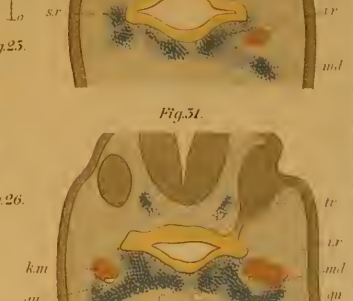
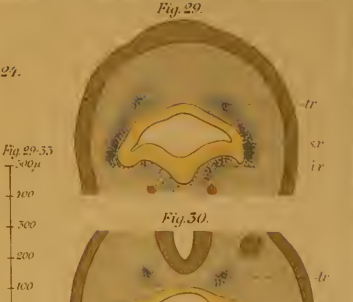
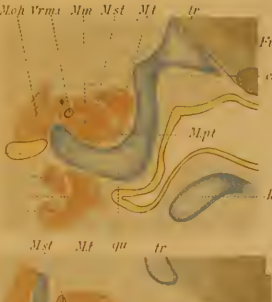
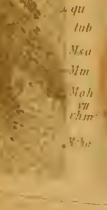
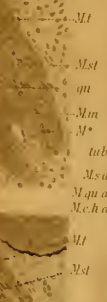
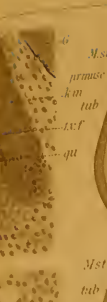


Fig. 29.

Fig. 24.

zu Fig. 29, 33

Fig. 30.

Fig. 25.

Fig. 31.

Fig. 26.

Fig. 32.

Fig. 27.

Fig. 28.

Fig. 33.

Fig. 34.

Fig. 35.



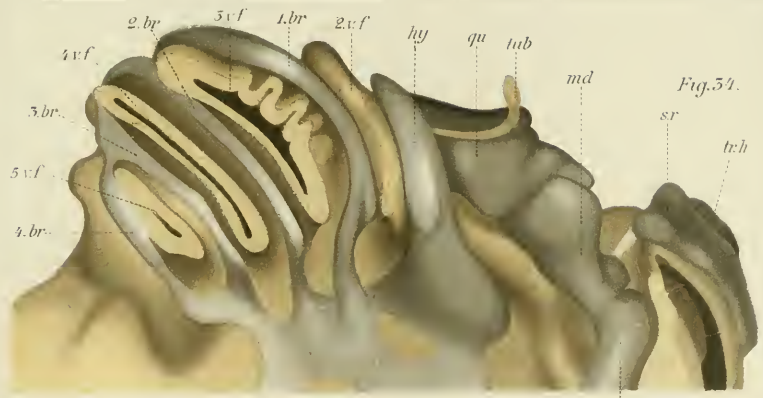


Fig. 54.

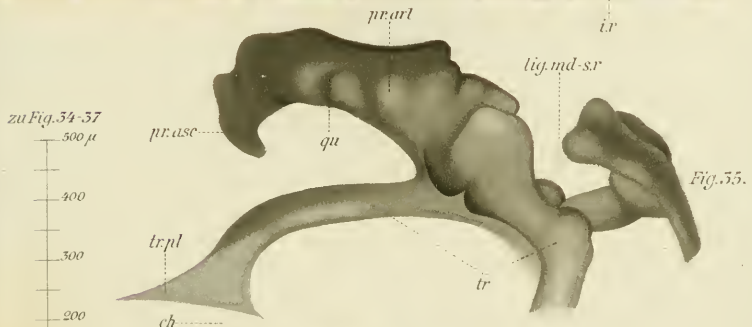


Fig. 55.

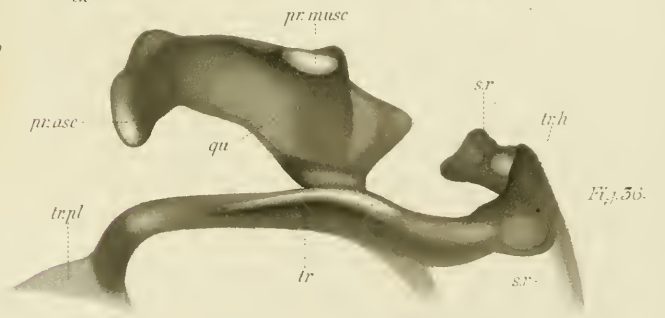


Fig. 56.

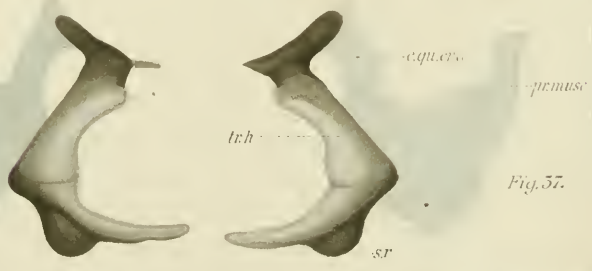


Fig. 57.







Fig 1.



Fig 3.

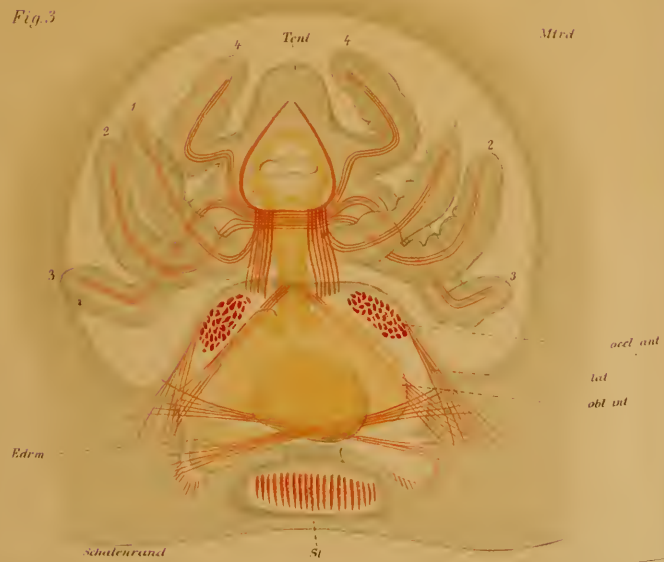
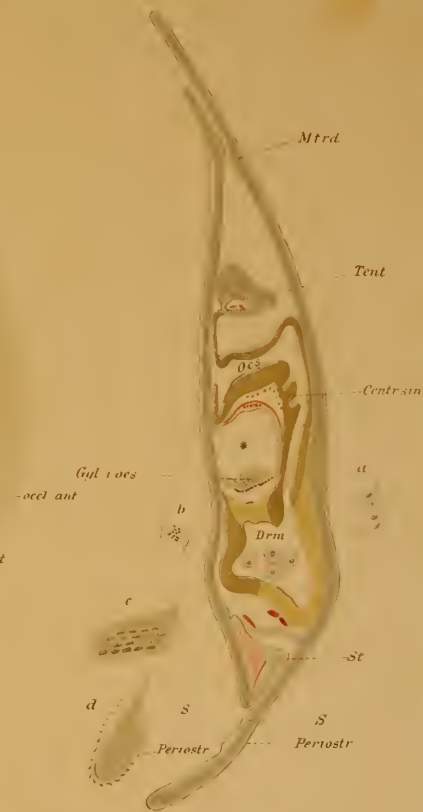


Fig 2.



Fig 4.













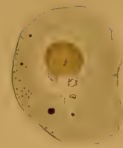
1.



1a.



2.



3.



4.



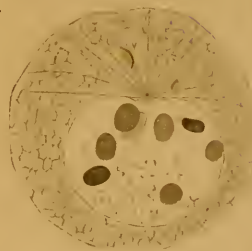
5.



6.



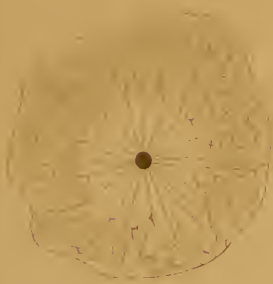
7.



9.



8.



10.



10 a.



11.



12.

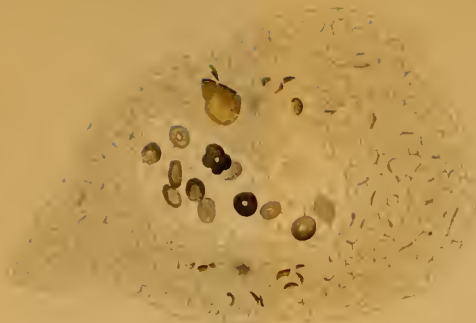




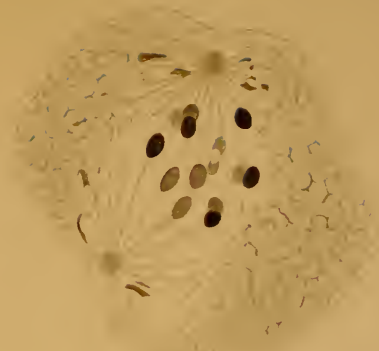




13.



14.



15.



16.



17.



18.



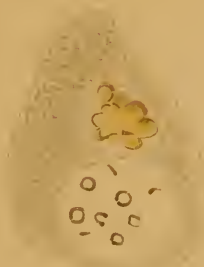
19.



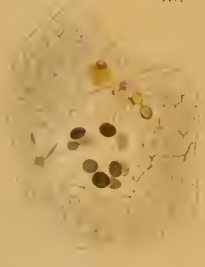
20.



21.



22.



23.



24.



25.









Fig. 1.

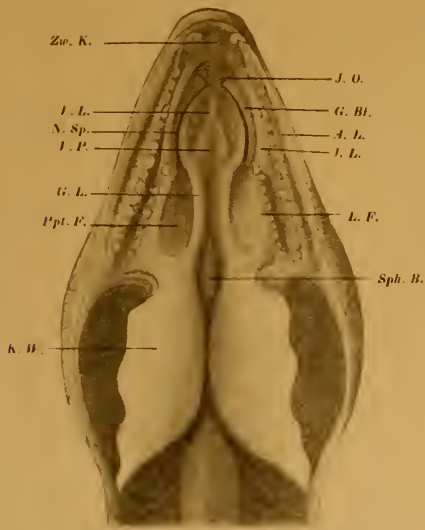


Fig. 1a.

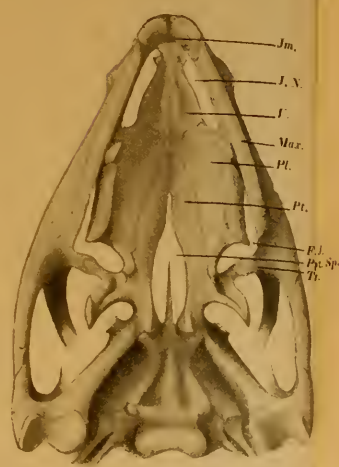


Fig. 2.

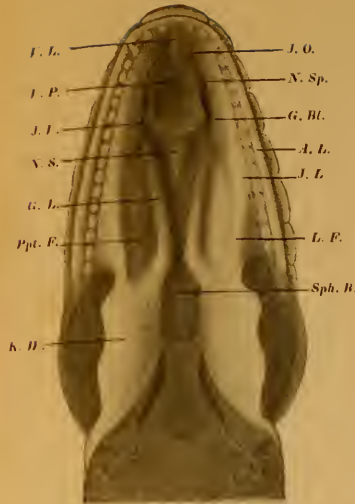


Fig. 2a.

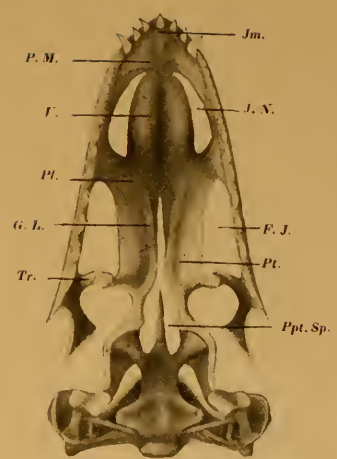


Fig. 3.

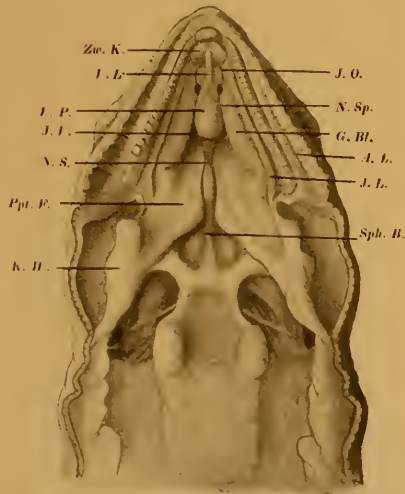


Fig. 3a.

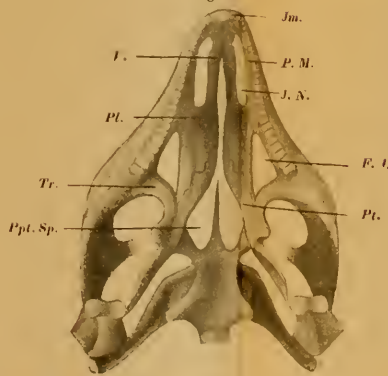


Fig. 4.

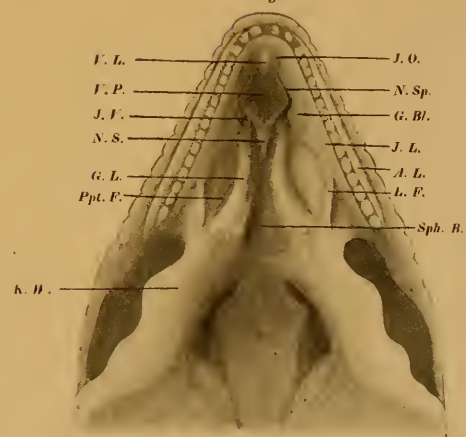








Fig. 5.

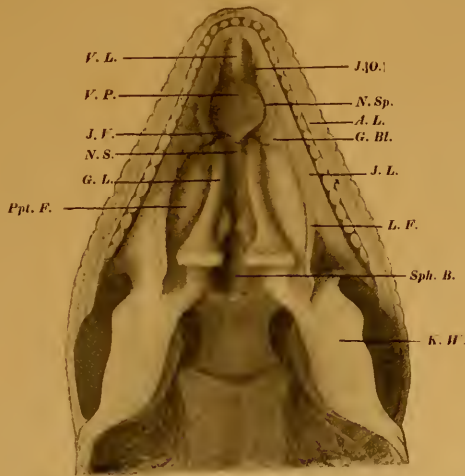


Fig. 6.

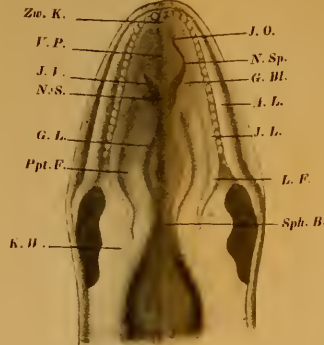


Fig. 7.

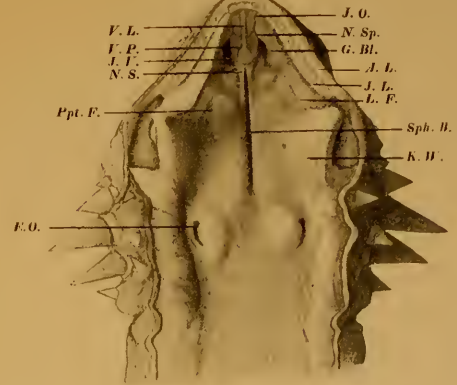


Fig. 7 a.

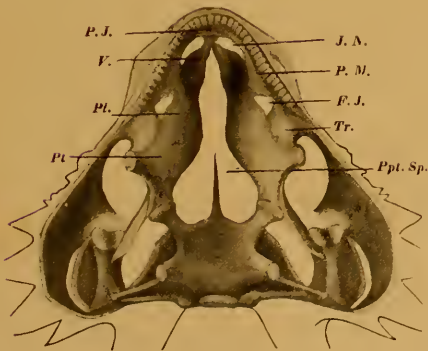


Fig. 8.

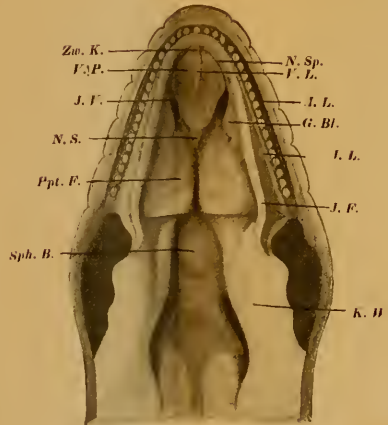
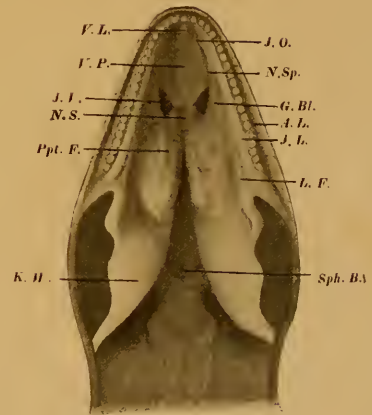


Fig. 9.







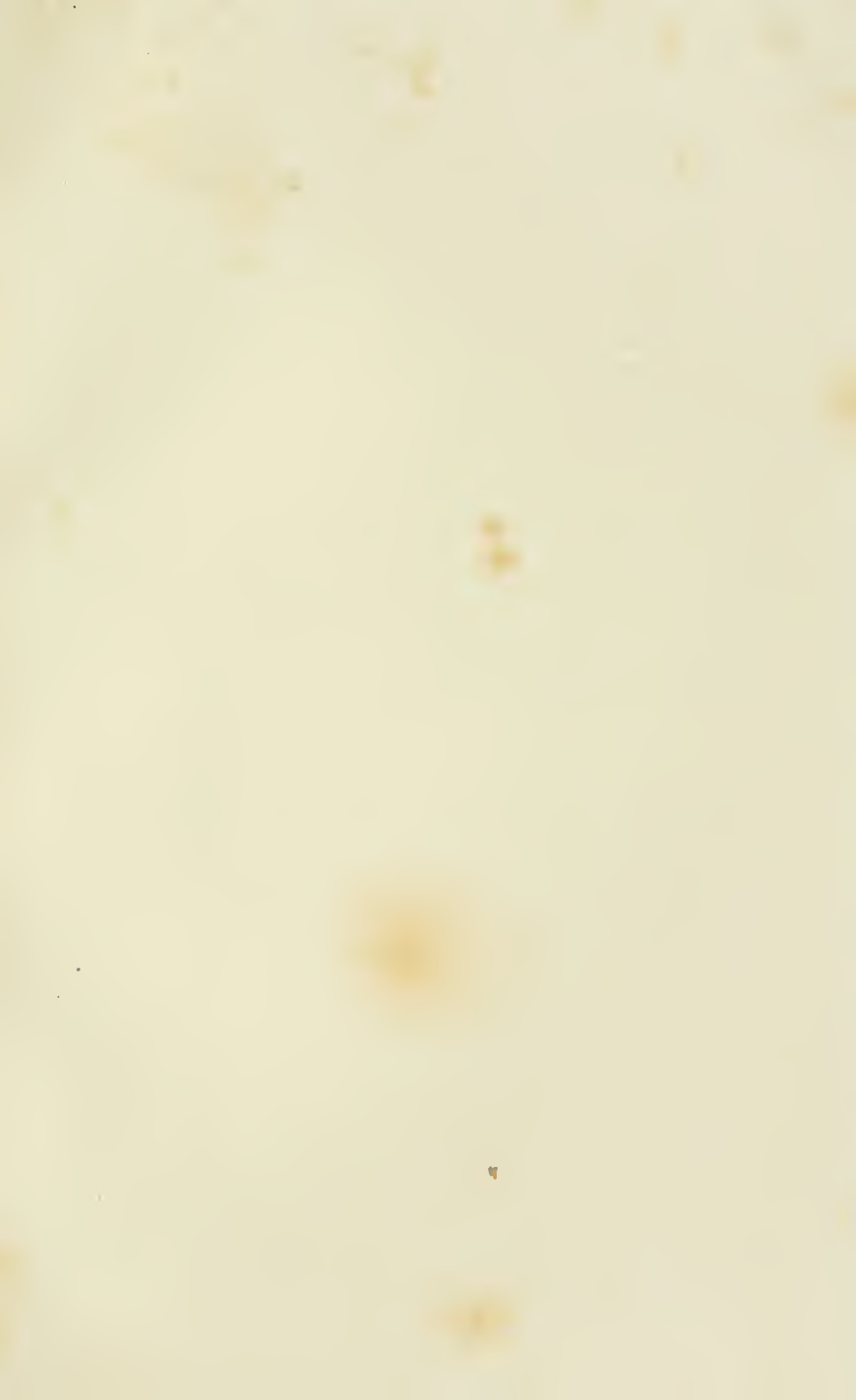




Fig. 10.

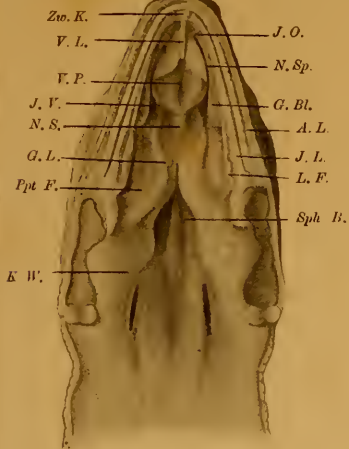


Fig. 10 a.

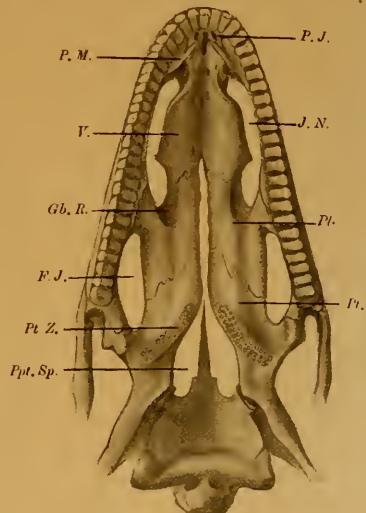


Fig. 11.

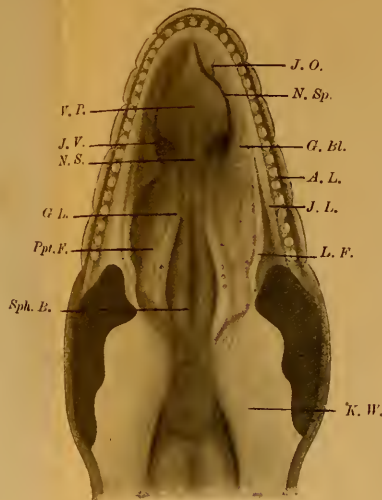


Fig. 12.

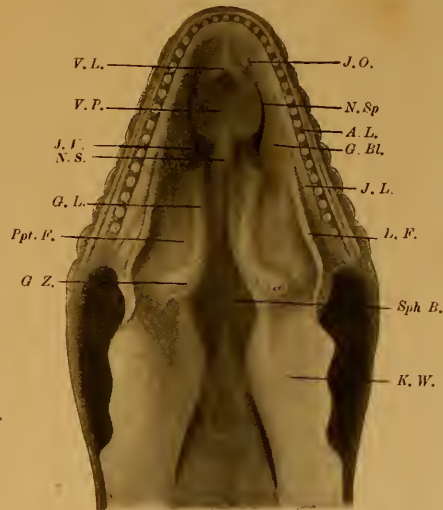


Fig. 13.

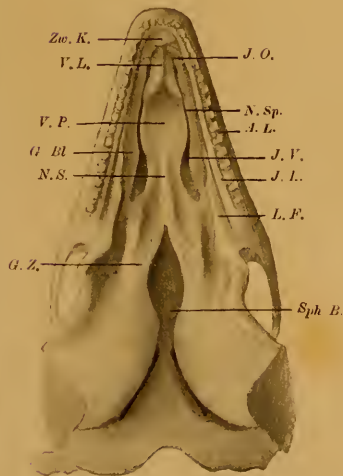


Fig. 14.

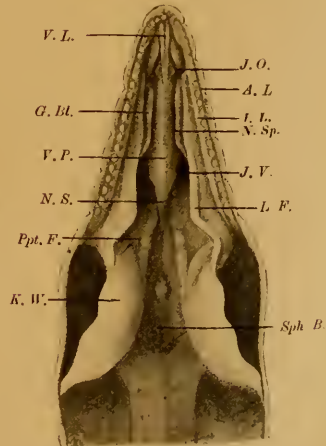


Fig. 14 a.

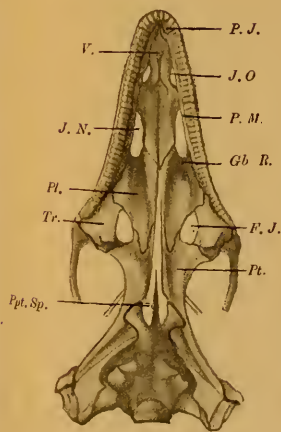


Fig. 15.

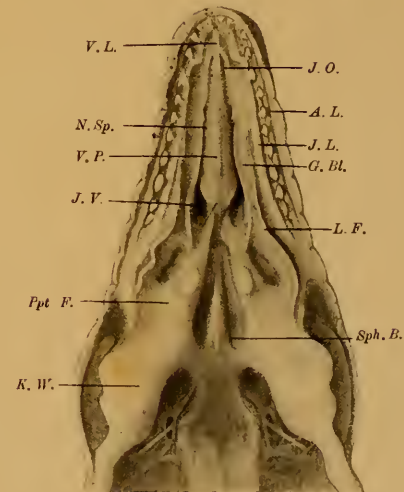








Fig. 16.

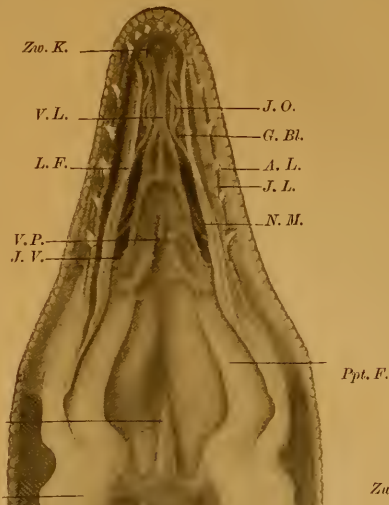


Fig. 16a.

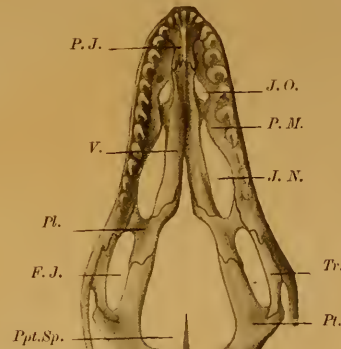


Fig. 17.



Fig. 18.

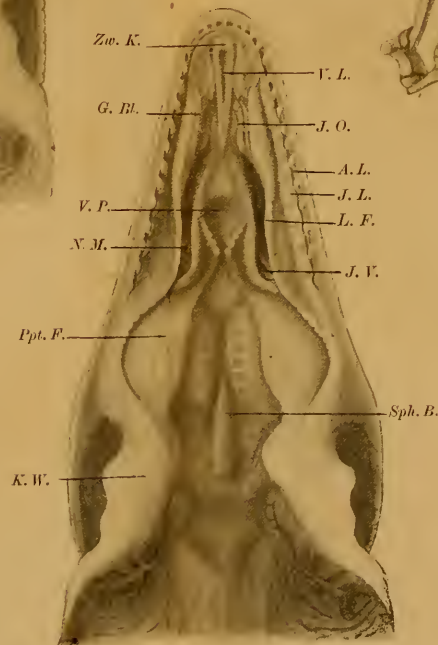


Fig. 19.

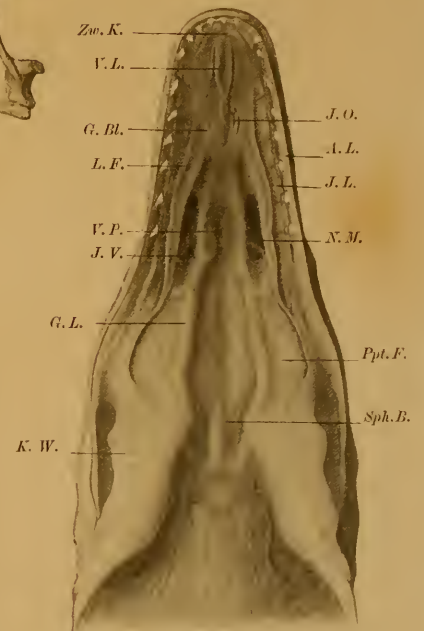










Fig. 20.

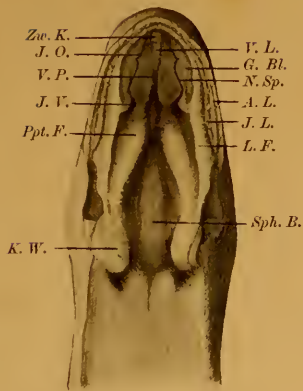


Fig. 20 a.

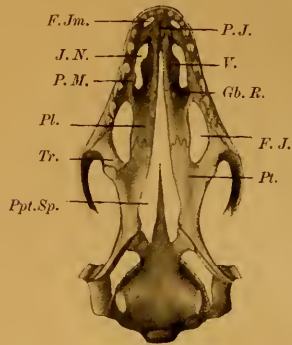


Fig. 21.

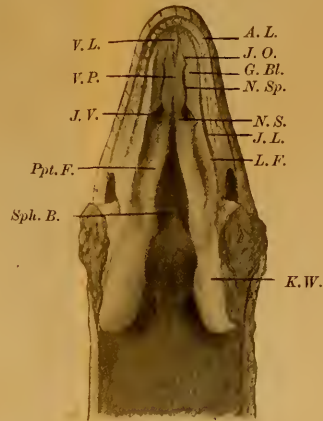


Fig. 22.

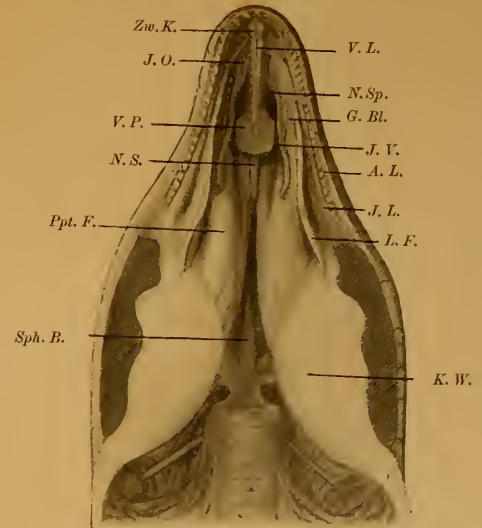


Fig. 22 a.

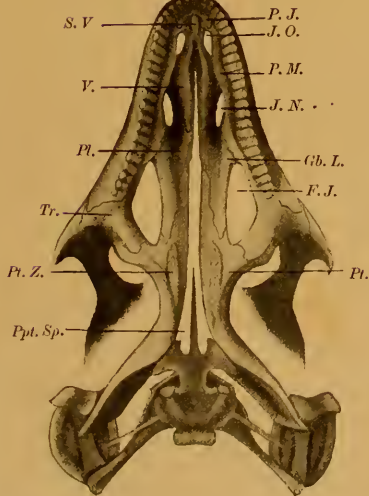


Fig. 23.

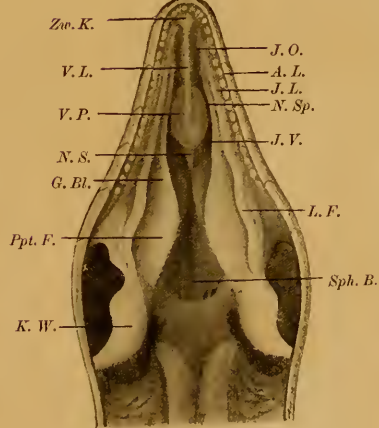


Fig. 24.

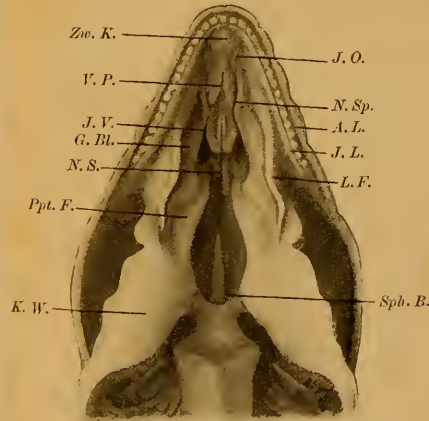


Fig. 24 a.

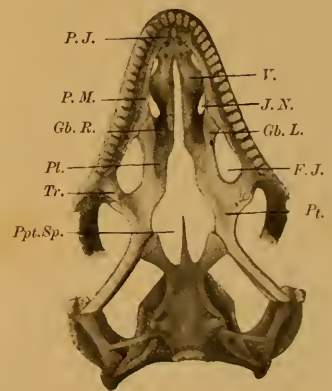








Fig. 25.

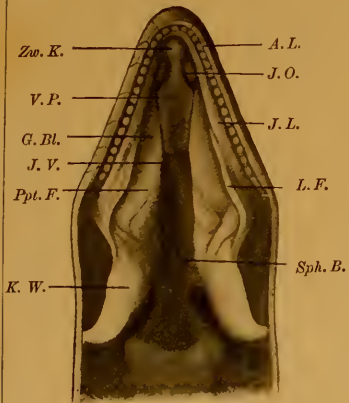


Fig. 25 a.

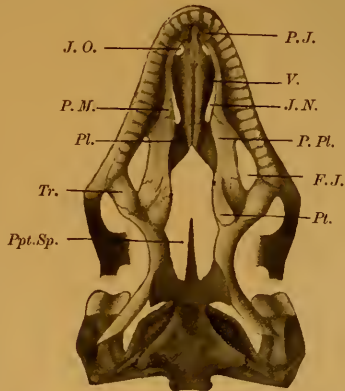


Fig. 26.

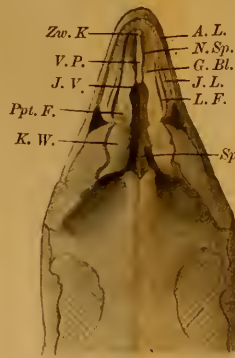


Fig. 27.

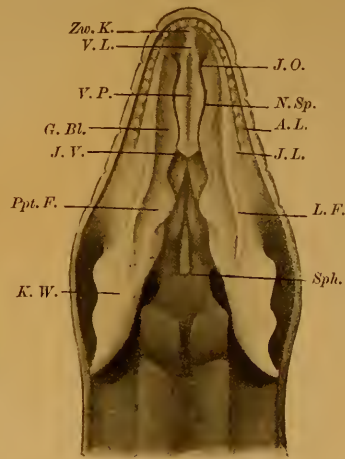


Fig. 27 a.

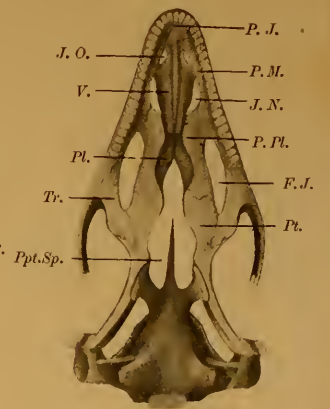


Fig. 30.

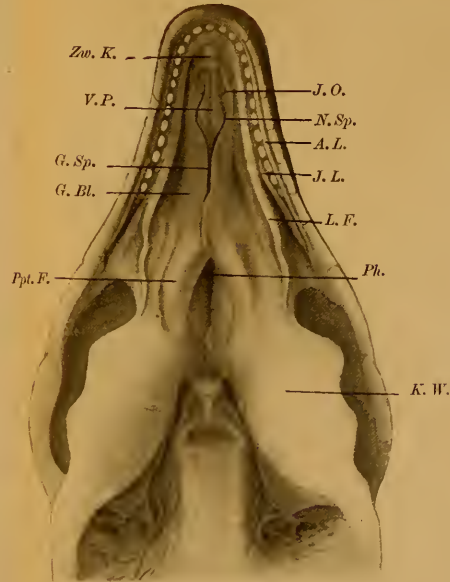


Fig. 30 a.

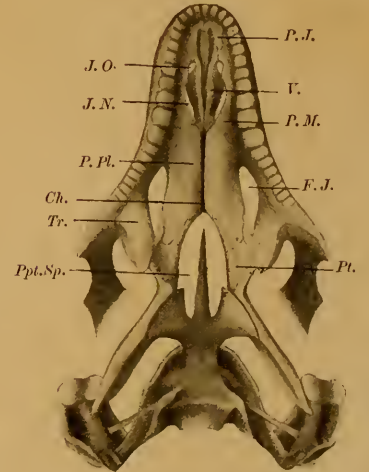


Fig. 28.

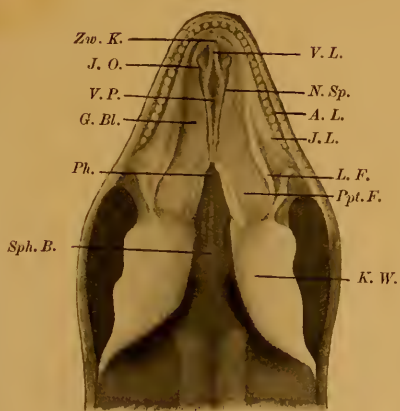


Fig. 29.

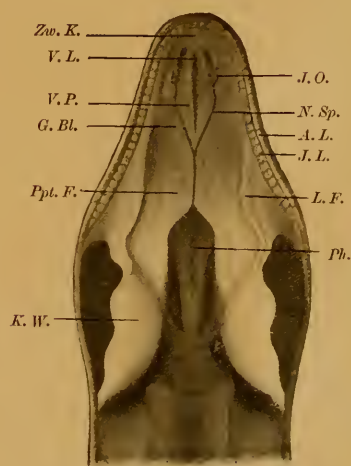










Fig. 31.



Fig. 31 a.

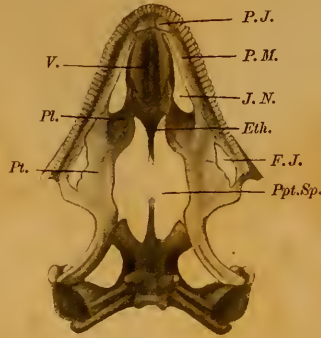


Fig. 32.

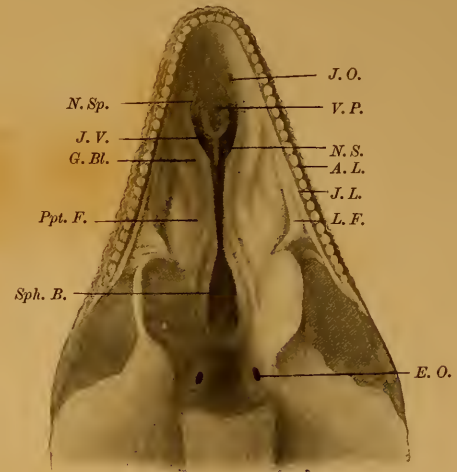


Fig. 32 a.

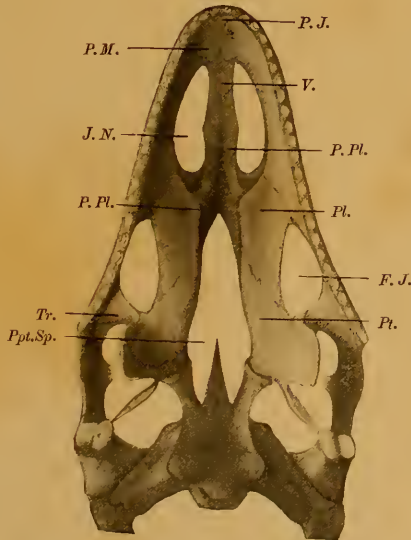


Fig. 33.

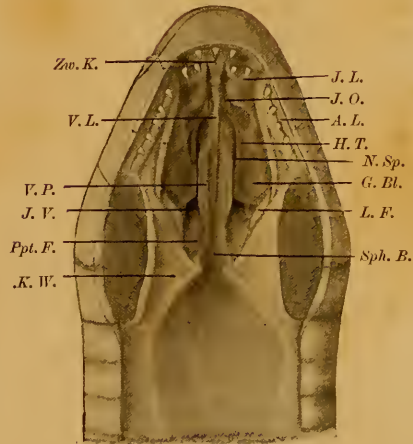


Fig. 34.

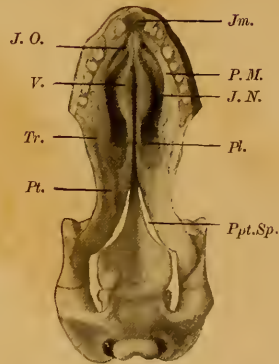
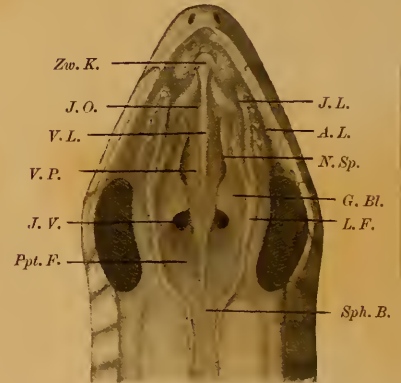


Fig. 35.























MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04288

159

