













# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

---

## ABTEILUNG FÜR ANATOMIE UND ONTOGENIE DER TIERE

---

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

---

EINUNDDREISSIGSTER BAND  
MIT 33 TAFELN UND 127 ABBILDUNGEN IM TEXT



J E N A  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1911

E 909

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

1616

# Inhalt.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 19. Dezember 1910.)

	Seite
KAUDERN, WALTER, Studien über die männlichen Geschlechtsorgane von Insectivoren und Lemuriden. Mit 46 Abbildungen im Text	1
DEIBEL, JOHANNES, Beiträge zur Kenntnis von <i>Donacia</i> und <i>Macroplea</i> unter besonderer Berücksichtigung der Atmung. Mit Tafel 1—2 und 3 Abbildungen im Text. . . . .	107
PETRUNKEVITCH, ALEXANDER, Über die Circulationsorgane von <i>Lycosa carolinensis</i> WALCK. Mit Tafel 3 . . . . .	161

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 13. Januar 1911.)

WASSERLOOS, E., Die Entwicklung der Kiemen bei <i>Cyclas cornea</i> und andern Acephalen des süßen Wassers. Mit Tafel 4—7 und 52 Abbildungen im Text . . . . .	171
PAWLOWSKY, E., Über den Bau der Epidermis von Haut und Lippen bei <i>Schizothorax intermedius</i> und <i>Capoeta heratensis</i> . Mit Tafel 8—10 . . . . .	289

## Drittes Heft.

(Ausgegeben am 3. April 1911.)

LIPIN, A., Die Morphologie und Biologie von <i>Polypodium hydriforme</i> USS. Mit Tafel 11—15 und 3 Abbildungen im Text .	317
KOHN, F. G., Beitrag zur Kenntnis der Haut des Nackthundes. Mit Tafel 16 . . . . .	427
SCHÖN, ARNOLD, Bau und Entwicklung des tibialen Chordotonalorgans bei der Honigbiene und bei Ameisen. Mit Tafel 17 bis 19 und 9 Abbildungen im Text . . . . .	439
ASCOLI, G., Zur Neurologie der Hirudineen. Mit Tafel 20—23 .	473

## Viertes Heft.

(Ausgegeben am 29. Mai 1911.)

	Seite
RAUTHER, M., Beiträge zur Kenntnis der Panzerweise. Mit Tafel 24 bis 25 . . . . .	497
PAWLOWSKY, EUGEN, Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues der Giftdrüsen einiger Scorpaeniden. Mit Tafel 26—27 . . . .	529
HASPER, MARTIN, Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus. Mit Tafel 28—30 und 14 Abbildungen im Text . .	543
SCHAXEL, JULIUS, Das Verhalten des Chromatins bei der Eibildung einiger Hydrozoen. Mit Tafel 31—33 . . . . .	613

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Studien über die männlichen Geschlechtsorgane von Insectivoren und Lemuriden.

Von

Walter Kaudern.

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.)

Mit 46 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Einleitung . . . . .	2
2. Präzisierung der Terminologie. . . . .	2
3. Insectivora . . . . .	5
A. Beschreibender Teil . . . . .	5
<i>Chrysochloridae</i> . . . . .	7
<i>Centetidae</i> . . . . .	10
<i>Solenodontidae</i> . . . . .	20
<i>Macroscelididae</i> . . . . .	22
<i>Soricidae</i> . . . . .	27
<i>Talpidae</i> . . . . .	33
<i>Erinaceidae</i> . . . . .	42
<i>Tupajidae</i> . . . . .	53
B. Allgemeiner Teil . . . . .	58
Die Lage der Hoden . . . . .	58
Canalis urogenitalis . . . . .	59
Die akzessorischen Drüsen. . . . .	61
Penis. . . . .	67
Phylogenie . . . . .	77

	Seite
4. Lemuridae . . . . .	83
Die Lage der Hoden . . . . .	85
Die akzessorischen Drüsen . . . . .	89
Penis: Beschreibung . . . . .	89
Penis: Vergleichung . . . . .	96
Vergleichung zwischen <i>Lemuridae</i> und <i>Tupaia</i> . . . . .	100

## 1. Einleitung.

Unsere Kenntnisse über den Bau der männlichen Geschlechtsorgane der Insectivoren sind sehr lückenhaft. Ich habe mich auf die Aufforderung meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. WILHELM LECHE in den letzten Jahren mit einer Untersuchung der betreffenden Organe beschäftigt. Im Jahre 1907 habe ich einige Resultate publiziert, die als vorläufig zu bezeichnen sind. Die vorliegende Arbeit ist also nur eine Fortsetzung und Vervollständigung meiner frühern Publikation und fußt auf neuen und eingehendern Untersuchungen über denselben Gegenstand bei einer größern Anzahl von Formen.

Infolge der Seltenheit einiger Formen ist es nicht möglich gewesen, embryologisches und histologisches Untersuchungsmaterial herbeizuschaffen, sondern muß ich meine Untersuchung hauptsächlich auf die vergleichende Anatomie der fertigen Genitalapparate einschränken.

Da ich während eines 10 Monate langen Aufenthaltes auf Madagaskar die Gelegenheit gehabt habe, Material von Lemuriden zu sammeln, die nach dem Dafürhalten verschiedener Verfasser ihre nächsten Vorfahren unter den Insectivoren oder unter ihnen nahe stehenden Formen haben, werde ich auch die männlichen Geschlechtsorgane dieser Säuger im Folgenden behandeln.

Ehe ich auf meine Ergebnisse eingehe, will ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. W. LECHE meinen besten Dank für das Interesse, die guten Ratschläge und die große Liberalität, mit welcher er die großartigen Sammlungen des Zootomischen Instituts zu meiner Verfügung gestellt hat, darbringen.

Außerdem spreche ich hier allen, die mir Material beschafft haben, meinen besten Dank aus.

## 2. Präzisierung der Terminologie.

In den ältern Arbeiten über die männlichen Geschlechtsorgane der Insectivoren bezieht sich die Nomenklatur auf die Anatomie

des Menschen. Besonders der für die Harnblase, die Vasa deferentia und die akzessorischen Drüsen gemeinsame Ausführungskanal ist in diesen Arbeiten mit verschiedenen Namen bezeichnet worden.

Im Folgenden werde ich hauptsächlich den GROSS'schen Definitionen folgen. Demnach werde ich den Abschnitt zwischen der Harnblase und den Mündungen der Vasa deferentia die Urethra nennen, da dieser Abschnitt der Uretra des Weibchens, wie BOAS schon im Jahre 1891 nachgewiesen hat, entspricht. Das Übrige oder der Urogenitalkanal, d. h. der Teil, der sich von den Mündungen der Vasa deferentia bis an die Mündungsstelle des Kanals auf die Pars libera Penis erstreckt, kann füglich in zwei Abschnitte, einen proximalen und einen distalen, geteilt werden. Ersterer, der innerhalb des Beckens liegt (Pars muscularis GROSS), entspricht hauptsächlich der Pars membranacea und der Pars prostatica urethrae in der Anatomie des Menschen, dem Beckenabschnitt der Harnröhre in der Veterinär-anatomie und dem Urogenitalkanal nach BOAS. Der distale Abschnitt (Pars cavernosa GROSZ), der dem Penis angehört und etwa am Crus penis oder dort, wo die COWPER'schen Drüsen einmünden, anfängt, entspricht der Pars cavernosa urethrae in der Anatomie des Menschen, dem penialen Abschnitt der Harnröhre in der Veterinär-anatomie und der Samenröhre nach BOAS.

Die akzessorischen Drüsen, die vorhanden sind, dürften füglich auf folgende drei Gruppen verteilt werden.

#### I. Drüsen, die dem Vas deferens angehören.

- a) Einzelne Drüsen oder Drüsenpartien ohne gemeinsamen, einfachen Ausführungsgang. (Glandulae vasis deferentis).
- b) Eine größere Drüsenpartie mit einem einfachen, gemeinsamen Ausführungsgang. (Glandulae vesiculares oder Vesiculae seminales).

#### II. Drüsen, die in den Urogenitalkanal münden.

- a) Einfache oder zusammengesetzte Drüsen, die gewöhnlich am proximalen Abschnitt des Urogenitalkanals entweder im M. urethralis selbst liegen oder von diesem Muskel umhüllt sind. (Glandulae urethrales, Urethraldrüsen).
- b) Drüsen, die außerhalb des Musculus urethralis liegen und deren Wände quergestreifte Muskulatur besitzen. (Glandulae Cowperi oder Glandulae bulbo-urethrales).
- c) Drüsen, die außerhalb des Urogenitalkanals liegen und deren

Wände glatte anstatt quergestreifte Muskulatur besitzen.  
(Glandulae prostatae, Prostata).

III. Drüsen, die den äußern Geschlechtsteilen angehören.

- a) Präputialdrüsen.
- b) Inguinaldrüsen.
- c) Perinealdrüsen.
- d) Analdrüsen.

Diese Einteilung der Drüsen, die im wesentlichen mit derjenigen anderer Verfasser übereinstimmt, kann, wenn die OUDEMANS'sche Ansicht richtig ist, daß alle diese Drüsen, wenigstens die Gruppen I und II, mehr oder weniger differenzierte Urethraldrüsen sind, nur eine künstliche sein. Die folgende Untersuchung wird dies endgültig beweisen, indem wir mehrfach finden werden, daß sich große Schwierigkeiten erheben, wenn wir entscheiden wollen, ob gewisse Drüsen der einen oder der andern Gruppe angehören.

In der 3. Gruppe habe ich nur die Präputialdrüsen und Analdrüsen behandelt. Für die Behandlung der Inguinal- und Perinealdrüsen habe ich kein Material gehabt.

Hinsichtlich des Baues der Rute schließe ich mich der GERHARDT'schen Terminologie an und weise deshalb nur auf seine Arbeiten hin.

Als Cloake bezeichne ich wie in meiner frühern Arbeit nur die gemeinsame Vertiefung der Körperoberfläche, wo der Mastdarm und die Präputialhöhle münden, und lasse es dahingestellt sein, welcher Name dieser Vertiefung nach der FLEISCHMANN'schen Terminologie zukommt. Um dies zu entscheiden, ist ein embryologisches Material erforderlich, das ich leider nicht herbeischaffen konnte.

Der vorliegenden Untersuchung liegen Sektionen und in sehr großem Umfang auch Rekonstruktionen zugrunde. Um letztere zu gewinnen, habe ich Serienschritte von verschiedener Dicke je nach Bedürfnis gemacht, welche ich in der Regel mit BÖHMER'schem oder HENLE'schem Hämatoxylin oder mit Eisenhämatoxylin und dann mit Eosin oder Pikrofuchsin gefärbt habe. Da eine Rekonstruktion des vorliegenden Materials in Wachsplatten gar zuviel Zeit gekostet haben würde, so habe ich das rekonstruierte Bild direkt nach den Schnitten gezeichnet nach der Methode, die von KASTSCHENKO in: Arch. Anat. Physiol. 1886 mitgeteilt wurde und die sich für

kleinere makroskopische Objekte eignet. Wenn ich den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals rekonstruierte, so habe ich ihn in derselben Richtung wie den penialen Abschnitt zeichnen müssen infolge der Größe des Objekts, das ich beim Einbetten in Paraffin ausstrecken mußte.

### 3. Insectivora.

#### A. Beschreibender Teil.

Gelegentlich sowohl in ältern wie in neuern Zeiten sind die männlichen Geschlechtsorgane einzelner Formen der Insectivoren von verschiedenen Verfassern behandelt worden, ohne daß es jemandem gelungen wäre, die vielen Typen, die unter dieser Säugetierordnung vorhanden sind, auf eine einheitliche Form zurückzuführen.

Im Jahre 1907 versuchte ich eine Zusammenfassung über die männlichen Geschlechtsorgane der Insectivoren, besonders hinsichtlich der Lage der Hoden und des Baues des Penis, zu geben, wobei ich einige Gruppen selbst untersuchte und außerdem, wo es mir an Material mangelte, die Untersuchungen anderer Verfassern benutzte. Ich hoffte dadurch über die mannigfache Gestalt dieser Organe bei den Insectivoren ins Klare zu kommen. Ich muß heute diesen meinen Versuch als nicht sonderlich gelungen betrachten, was ich teils dem unvollständigen Material zuschreiben möchte, teils dem Umstande, daß meine damaligen Untersuchungen durch eine zoologische Forschungsreise nach Madagaskar, von der ich einen Teil des in vorliegender Arbeit untersuchten Materials heimgebracht habe, unterbrochen wurden.

Später hat GERHARDT im Jahre 1908 eine Zusammenstellung der bisherigen Publikationen über die vergleichende Anatomie des männlichen Copulationsorgans der Wirbeltiere veröffentlicht und A. CARLSSON im Jahre 1909 einige makroskopische Beobachtungen über den Bau der männlichen Geschlechtsorgane bei *Macroscelides*.

Über die akzessorischen Drüsen sind unsere Kenntnisse noch fragmentarischer als über die Lage der Hoden und den Bau der Rute. Nur bei wenigen Formen, wie bei *Talpa* und *Erinaceus*, sind diese Drüsen untersucht worden. *Erinaceus* ist ein sehr beliebtes Untersuchungsobjekt gewesen, und die Erklärung dieser Drüsen wechselt mit den Verfassern. Im Jahre 1902 hat OUDEMANS versucht, eine Zusammenfassung der akzessorischen Drüsen bei Insectivoren zu

geben, es ist ihm aber nicht gelungen, einen einheitlichen Typus aufzustellen. Später, im Jahre 1904, hat DISSELHORST denselben Gegenstand mit ebensowenig Erfolg behandelt. Mit Recht sagt er, daß es einer umfassenden Untersuchung sämtlicher Arten bedürfen wird, um hier auch nur einen Überblick zu erhalten. ÄRNBÄCK hat im Jahre 1907 einige Beobachtungen über die Soriciden mitgeteilt.

In der vorliegenden Arbeit habe ich die Gelegenheit gehabt alle Familien, die äußerst seltenen Solenodontiden ausgenommen, zu untersuchen. Unten folgt ein Verzeichnis meines Arbeitsmaterials, das zum allergrößten Teil an mikroskopischen Schnitten untersucht wurde.

<i>Chrysochloris rutilans</i>	1 ad.
„ <i>trewelyani</i>	1 juv.
„ <i>aurea</i>	1 ad.
<i>Centetes caudatus</i>	1 ad., 1 juv.
<i>Hemicentetes nigriceps</i>	1 juv.
<i>Eriulus setosus</i>	1 ad., 2 juv., 1 Fötus.
„ ( <i>Echinops</i> ) <i>telfairi</i>	1 ad.
<i>Oryzomys tetradactylus</i>	1 ad.
<i>Microgale longicaudata</i>	1 ad.
<i>Potamogale velox</i>	1 juv.
<i>Macroscelides rozeti</i>	2 ad.
<i>Sorex vulgaris</i>	4 ad., 1 juv.
<i>Crocidura indica</i>	2 ad., 1 juv.
<i>Crossopus fodicus</i>	1 ad.
<i>Talpa europaea</i>	6 ad., 1 juv.
„ <i>micrura</i>	1 ad.
<i>Mogera insularis</i>	1 ad.
<i>Scapanus breveri</i>	1 ad., 1 juv.
<i>Scalops aquaticus</i>	1 ad.
<i>Myogale moschata</i>	1 ad.
<i>Conylhura cristata</i>	1 ad.
<i>Gymnura rafflesii</i>	1 ad., 1 juv.
<i>Hylomys suillus</i>	2 ad.
<i>Erinaceus europaeus</i>	4 ad., 2 juv., 1 ältern und 2 jüngere Föten.
„ <i>pictus</i>	1 ad.
„ <i>auritus</i>	2 ad.
„ <i>jerdoni</i>	1 ad.
<i>Tupaia javanica</i>	2 ad., 1 juv.
„ <i>ferruginea</i>	1 Fötus.

Außerdem habe ich aus der Literatur folgende Formen angeführt, ohne die Angaben durch eigne Untersuchungen kontrollieren zu können.

*Myogale pyrenaica*  
*Petrodromus tetradactylus*  
*Rhynchoeyon cirnei*  
*Solenodon cubanus.*

#### *Chrysochloridae.*

Schon im Jahre 1852 hat PETERS die männlichen Geschlechtsorgane bei *Chrysochloris obtusirostris* beschrieben. Er sagt, die Hoden seien intraabdominal und lägen in der Nähe der Nieren. Das Vas deferens ist proximal stark gewunden. Dann öffnet es sich mit der verhältnismäßig großen 8,5 mm langen Samenblase in die Urethra. Die Rute ist außerordentlich klein und kann in die kleine Genitalöffnung unmittelbar vor dem After ganz zurückgezogen werden. Die Eichel ist glatt, auf der Unterseite ihrer ganzen Länge nach gespalten. DOBSON hat im Jahre 1882 der Beschreibung von PETERS wenig Neues zuzufügen. Er sagt indessen, ein Os priapi fehle, erwähnt die COWPER'sche Drüsen und gibt einige Abbildungen, die sich auf makroskopischen Untersuchungen gründen. Im Jahre 1898 hat WEBER, wie schon vor ihm einige ältere Verfasser, die Frage erörtert, ob bei *Chrysochloris* ein Descensus testicularum stattfände oder nicht. Er beantwortet diese Frage verneinend. Ich verfügte im Jahre 1907 über 2 Arten von dieser Gattung, nämlich *Chrysochloris trevelyani* und *Chr. rutilans*, und gab damals eine kurze Beschreibung der Rute mit Abbildungen, nach Serienschnitten von *Chr. rutilans*.

In der vorliegenden Untersuchung habe ich auch über *Chr. aurea* verfügt und dabei gefunden, daß alle 3 Arten sehr gut mit einander übereinstimmen. Die Hoden liegen in unmittelbarer Nähe der Nieren, wo sie zeitlebens bleiben. Das Vas deferens beschreibt in der Nähe des Hodens zahlreiche Windungen, aber ehe es in den proximalen Teil des Urogenitalkanals ausmündet, ist es wieder gerade geworden. Die Mündungen der Vasa deferentia werden von einer ziemlich großen, zweilappigen Drüse umgeben (Fig. A), die sowohl von PETERS als von DOBSON als Glandulae vesiculares bezeichnet worden ist. Welcher Name dieser Drüse nach der früher gegebenen Definition der akzessorischen Drüsen zukommt, ist fast unmöglich zu entscheiden. Jede Drüse mündet mit einigen Ausführungsgängen

in den distalen Teil des Vas deferens, während andere Gänge direkt in den Urogenitalkanal ausmünden. Diese Ausführungsgänge sind bei meinem Exemplar von *Chr. rutilans* rechts 2 und links 3. Dazu kommt noch der mediale Ausführungsgang einer kleinen Drüsenpartie, die in der Mitte der beiden Vasa deferentia liegt. Nach der Definition der akzessorischen Drüsen (siehe oben S. 3 Mom. I u. II) wäre also ein Teil dieser Drüsen als Glandulae vasis deferentis, ein anderer Teil als Glandulae prostatae zu bezeichnen. Dies scheint mir aber nicht möglich, da die betreffende Drüsenmasse nicht in größere Partien zerfällt, die der Zahl der Ausführungsgänge entspricht. Sie ist eine ganz einheitliche Drüsenpartie mit mehreren Ausführungsgängen. Auch zeigen die Serienschnitte von *Chr. rutilans* keine Spuren einer Spaltung auf. Vorläufig lasse ich es dahingestellt sein, welcher Name für diese Drüsen am besten paßt. Ich werde in einem folgenden Kapitel auf diese Frage zurückkommen (Fig. A).

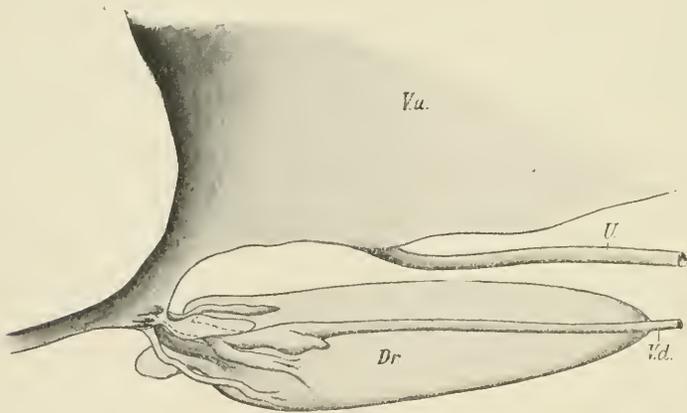


Fig. A.

*Chrysochloris rutilans*. Die Drüsenpartie, die an der Mündung des Vas deferens liegt, mit Ausführungsgängen (Rekonstruktion). 30:1.

Dr Drüse. V. d Vas deferens. V. u Vesica urinaria. U Ureter.

Die Harnblase mündet mit einer ganz kurzen und schwach abgesetzten Urethra in den Urogenitalkanal aus, der deutlich in einen proximalen Beckenabschnitt und einen penialen Abschnitt zerfällt. Ersterer ist ziemlich lang und schmal und besitzt, außer den oben erwähnten, keine Drüsen. Am Übergang in den penialen Abschnitt ist der Urogenitalkanal erweitert. Er bildet auf der Dorsalseite eine blasenähnliche Ausstülpung (Fig. B). An der

Basis dieser Ausstülpung mündet auf jeder Seite eine COWPER'sche Drüse. Diese Drüsen haben die Form einer Birne und sind verhältnismäßig groß, obwohl sie zwischen den beiden Schenkeln des Crus penis zusammengeklemt sind und nicht außerhalb des Crus reichen.

Die Rute ist bei *Chrysochloris* von unansehnlicher Größe. Sie ist vollständig nach hinten gerichtet. Am Becken ist sie mit einem

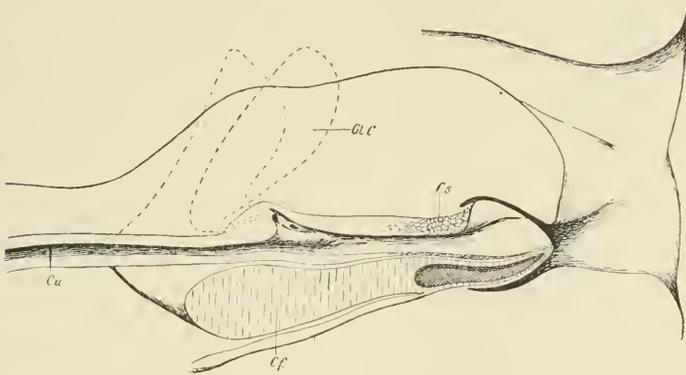


Fig. B.

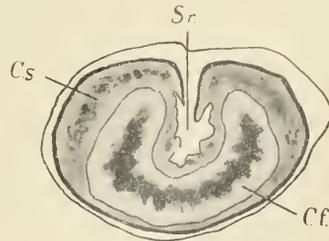
Längsschnitt durch den Penis von *Chrysochloris rutilans* (Rekonstruktion). 12:1.  
C.f Corpus fibrosum. C.s Corpus spongiosum. C.u Canalis urogenitalis. Gl.C Glandula Cowperi.

wohlentwickelten Crus befestigt. Die Pars libera ist ziemlich kurz, abgerundet und entbehrt jeder Bewaffnung mit Stacheln o. dgl. Das Corpus fibrosum reicht bis an die Penisspitze hin. Es bildet

Fig. C.

Querschnitt durch die Pars libera Penis bei  
*Chrysochloris rutilans*. 25:1.

C.f Corpus fibrosum. C.s Corpus spongiosum.  
Sr Samenrinne.



eine Rinne, deren Öffnung auf der Dorsalseite liegt und die in der Pars libera besonders wohlentwickelt ist. Das Septum ist im proximalen Teil des Penis kräftig, hört dann plötzlich auf und fehlt dem distalen Drittel der Rute ganz. Unter diesen Umständen fehlt

auch natürlicherweise ein Os penis. Die Pars libera ist auf der Dorsalseite, d. h. der gegen den Darm gewandten Peripherie, ihrer ganzen Länge nach zweigespalten, so daß der Urogenitalkanal hier kein Rohr bildet, sondern als eine auf der Dorsalseite offene Rinne verläuft; d. h. die dorsalen Ränder des Corpus spongiosum sind miteinander nicht verwachsen. Es ist jedoch, wenigstens im proximalen Teil der Pars libera, eine Andeutung davon vorhanden, daß diese Rinne als ein geschlossenes Rohr fungiert. Die Mündung des Urogenitalkanals liegt also in der Tat beinahe terminal (Fig. B). Die Ränder der Rinne sind nämlich etwas gegeneinander umgebogen und werden wenigstens bei der Erektion zusammengedrückt. Das Corpus spongiosum ist äußerst schwach. Im Schaft wird der Urogenitalkanal von einer ziemlich dicken, lockern Schicht von Bindegewebe umgeben, die aber kaum als ein wirkliches cavernöses Gewebe bezeichnet werden kann. Kopfwärts geht sie unmerkbar in das Bindegewebe über, das den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals umschließt, ohne irgendeine Andeutung einer Zweispaltung. In der Pars libera aber ist das Corpus spongiosum besser entwickelt. Besonders an den Rändern der Rinne ist das spongiöse Gewebe wohlentwickelt (Fig. C). Ich habe auf der Abbildung, die sich in meiner Arbeit vom Jahre 1907 findet, das Gewebe, das den Urogenitalkanal umschließt, als Corpora cav. urethrae bezeichnet, man darf es aber nicht als ein wohlentwickeltes Corpus spongiosum auffassen.

Die Penisscheide, die in der Ruhelage die Pars libera völlig einschließt, mündet zusammen mit dem Darm in eine Vertiefung der Körperwand, also in eine Cloake, aus.

Die Abbildung des männlichen Geschlechtsapparats ist nach einer Schnittserie von *Chr. rutilans* rekonstruiert.

#### *Centetidae.*

#### *Centetes ecaudatus.*

Von der betreffenden Art habe ich Gelegenheit gehabt den Bau des Penis und die Lage der Hoden bei einem alten Individuum zu untersuchen. Außerdem habe ich den männlichen Geschlechtsapparat bei einem fast ausgewachsenen Exemplar studiert. Die Rekonstruktion ist nach letzterm gemacht. (Fig. D).

Der Urogenitalkanal zerfällt in einen Beckenabschnitt und

einen deutlich von demselben abgesetzten penialen Abschnitt. Am Crus penis geht ersterer in den stark angeschwollenen penialen Abschnitt über, der hier nach hinten in einen Blindsack, den sogenannten „Sinus urethralis“, ausläuft. Durch die in mehreren Be-

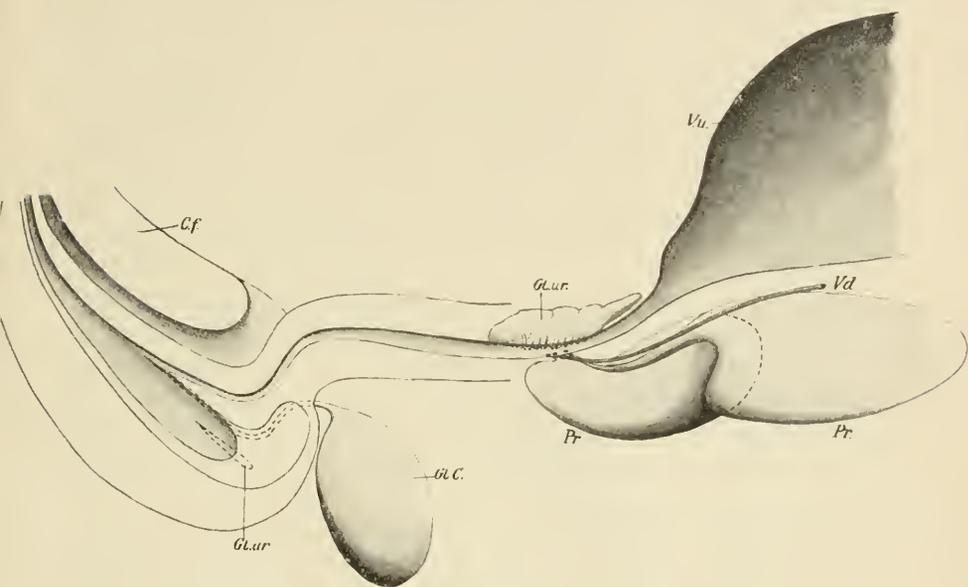


Fig. D.

*Centetes ecaudatus*. Längsschnitt durch den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals mit den akzessorischen Drüsen (Rekonstruktion). 11:1.

*C. f* Corpus fibrosum. *V. d* Vas deferens. *V. u* Vesica urinaria. *Pr* Prostata.  
*Gl. ur* Glandulae urethrales. *Gl. C* Glandula Cowperi.

ziehungen fehlerhafte Abbildung der männlichen Geschlechtsorgane in DOBSON'S „Monograph of the Insectivora“ verführt, habe ich in meinem Aufsatz vom Jahre 1907 den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals bei *Centetes* und *Microgale* fälschlich als eine Harnblase bezeichnet.

Die Harnblase mündet mit einer ziemlich langen Urethra terminal, ohne besondere Grenze, in den Urogenitalkanal.

Glandulae vesiculares sowohl als andere Drüsenbildungen am Vas deferens fehlen.

Die Prostata. An der Basis der Harnblase liegt eine Drüsenpartie, die von DOBSON Prostata genannt worden ist. Er sagt indessen nichts von der Anzahl der Drüsen oder der Ausführungsgänge. Letztere sind sogar auf seiner Abbildung nicht gezeichnet.

Nach meinen Untersuchungen finden sich an der Dorsalseite 2 Paare von Drüsen, von denen das mediale Paar aus einer großen Drüsenmasse besteht, das sich plötzlich verjüngt und mit einem einfachen Ausführungsgang auf jeder Seite in unmittelbarer Nähe von den Mündungen der Vasa deferentia ausmündet. Das 2. mehr laterale Drüsenpaar, das den schmalen Abschnitt des erstern fast umschließt, mündet bei meinem Exemplar mit zwei ganz kurzen Ausführungsgängen auf jeder Seite in der Nähe von den Vasa deferentia.

Außer diesen beiden dorsalen Drüsenpaaren ist noch ein ventrales Drüsenpaar vorhanden, das sich aber kaum über die Stufe der Urethraldrüsen erhebt. Zwar sind es ziemlich wohl abgesetzte Drüsenmassen, sie münden aber mit einer sehr großen Anzahl von Ausführungsgängen, die auf der linken und der rechten Seite ganz unsymmetrisch liegen. Als eine unmittelbare Fortsetzung dieser Drüsenmasse finden sich weiter caudalwärts einige wirkliche Urethraldrüsen, deren Mündungen in derselben Zone wie die Mündungen der betreffenden Drüsenmasse liegen. Obwohl sich mein Material für Feststellungen des histologischen Baues dieser Drüsenpartien nicht recht gut eignet, ist es jedenfalls ganz klar, daß diese 3 Drüsenpaare große Verschiedenheiten in ihrem Bau aufweisen.

*Glandulae urethrales.* Wie schon gesagt, sind hinter den ventral gelegenen Prostata Urethraldrüsen vorhanden. Da mein Exemplar nicht geschlechtsreif ist, haben bei ihm wahrscheinlich diese Drüsen noch nicht ihre volle Entwicklung erreicht. Außer diesen Drüsen findet sich noch ein Drüsenpaar, das auf jeder Seite etwa in der Mitte des Blindsacks am penialen Abschnitt des Urogenitalkanals ausmündet.

Die COWPER'schen Drüsen sind birnförmig und liegen innerhalb des Beckens. Sie münden mit je einem langen Ausführungsgang dort aus, wo der Beckenabschnitt des Urogenitalkanals in den penialen Teil übergeht. Die Wände dieser Drüsen besitzen eine Schicht von quergestreifter Muskulatur.

Präputialdrüsen fehlen. Die Analdrüsen sind schon früher mehrfach beschrieben und abgebildet worden. Perineal- sowohl als Inguinaldrüsen fehlen.

Den Penis habe ich schon in meinem vorigen Aufsatz genau beschrieben und abgebildet. Er besteht aus einem Sförmig gebogenen proximalen und einem fadenförmigen, stark zusammengefalteten distalen Abschnitt. Die Rute befestigt sich mit einem schwach entwickelten Crus. Das Corpus fibrosum, das sich nur am

Zustandekommen des proximalen Abschnitts beteiligt, besitzt ein kräftiges Septum und endigt mit einem gut entwickelten (11,5 mm) Penisknochen. Das Corpus spongiosum ist im proximalen Teil kräftig entwickelt, den Blindsack am penialen Abschnitt des Uro-

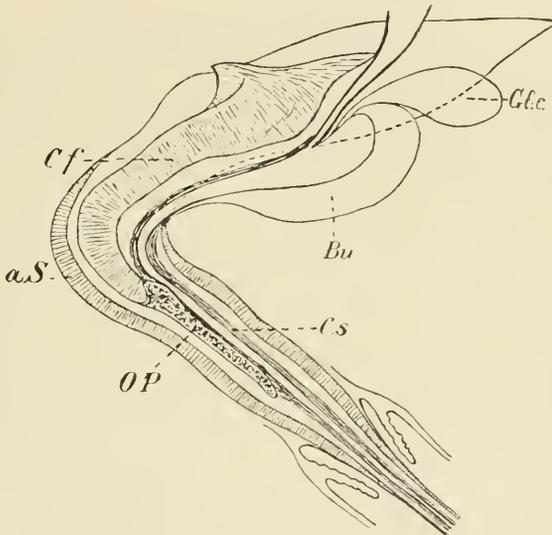


Fig. E.

Längsschnitt durch den Penis von *Centetes ecaudatus*. 2:1.

*C. f* Corpus fibrosum. *C. s* Corpus spongiosum. *a. S* akzessorisches Schwellgewebe, *O. P* Os penis. *B. u* Bulbus urethrae. *G. l. c* Glandula Cowperi.

genitalkanals umschließend. Dann verjüngt es sich und verläuft, vom Urogenitalkanal durchzogen, ventral vom Corpus fibrosum bis an die Penisspitze. Im proximalen Teil der Rute findet sich noch ein drittes, cavernöses Gewebe, das als ein kräftiger Zylinder sowohl das Corpus fibrosum als das Corpus spongiosum umschließt. Es stammt vom subcutanen Bindegewebe. In der Pars libera geht es unmerklich in dieses Gewebe über (Fig. E).

Die Präputialhöhle ist vom After durch ein Perineum nicht getrennt. Die beiden Mündungen liegen nebeneinander in eine kleine Vertiefung der Körperwand eingesenkt. Es ist also hier wie bei *Chrysochloris* eine Cloake vorhanden.

*Hemicentetes nigriceps.*

Soweit es sich an meinem Material entscheiden ließ, verhält sich diese Form hinsichtlich der männlichen Geschlechtsorgane ganz wie *Centetes*.

*Ericulus setosus.*

Die Lage der Hoden ist dieselbe wie bei *Centetes*. Auch der Urogenitalkanal zerfällt wie bei dieser Form in einen deutlichen Beckenabschnitt und einen penialen, mit einem Blindsack ausgestatteten Abschnitt.

Von der Lage der akzessorischen Drüsen gilt dasselbe wie von den Hoden. Es finden sich also auf der Dorsalseite des Urogenitalkanals 2 Drüsenpaare. Ein kleineres Drüsenpaar liegt mehr lateral-ventral. Das eine der dorsalen Drüsenpaare ist wie bei *Centetes* langgestielt, und jede Drüse mündet mit einem einfachen Ausführungsgang in unmittelbarer Nähe von den Mündungen der Vasa deferentia. Das 2. Drüsenpaar besitzt wahrscheinlich auf jeder Seite 2 oder 3 kurze Ausführungsgänge. Es ist mir nicht möglich mit voller Sicherheit die Zahl der Ausführungsgänge festzustellen. Diese beiden dorsalen Drüsenpaare weisen auch hier bedeutende Verschiedenheiten in ihrem Bau auf, indem das langgestielte Paar viel größere Lumina als das andere besitzt, was man schon bei ziemlich jungen Tieren erkennt. Bei den ausgewachsenen Individuen sieht man dies noch deutlicher. Bei einem alten Männchen, das ich am Anfang der Regenzeit fing, waren alle Geschlechtsdrüsen sehr groß und das langgestielte Drüsenpaar von sehr dunkler, fast bläulicher Farbe, während die übrigen Drüsen keine auffällige Farbe zeigten. Alles scheint mir anzudeuten, daß die beiden Drüsenpaare verschiedene Funktionen haben.

Das lateral-ventrale Paar hat sich wie bei *Centetes* kaum über die Urethraldrüsen erhoben. Das Drüsenpaar tritt nämlich nur als eine Anhäufung einer großen Anzahl von wohlentwickelten Urethraldrüsen auf. Caudalwärts geht die Drüsenmasse in eine Mehrzahl von kleinern, einfachen Urethraldrüsen über, die bei *Ericulus* in größerer Zahl vorhanden sind und weiter verbreitet als bei *Centetes*. Im Blindsack am Urogenitalkanal habe ich keine Drüsen entdecken können.

Die COWPER'schen Drüsen und die Analdrüsen verhalten sich ganz wie bei *Centetes*. Auch die Rute ist wie diejenige bei *Centetes* gebaut. Nur ist die Präputialhöhle hier etwas tiefer.

*Ericulus (Echinops) telfairi.*

Diese Form habe ich nur makroskopisch untersucht. Hinsichtlich der männlichen Geschlechtsorgane scheint sie in allem mit *Ericulus setosus* übereinzustimmen.

*Oryzorictes tetradactylus.*

Die Hoden haben, wie ich in meiner Arbeit vom Jahre 1907 nachgewiesen, ihre embryonale Lage in der Nähe von den Nieren verlassen und sind in die Inguinalregion gewandert, wo sie, da keine Cremastersäcke vorhanden sind, zeitlebens intraabdominal bleiben.

Der Urogenitalkanal zerfällt, wie die Rekonstruktion es deutlich zeigt, in einen Beckenabschnitt und einen penialen Abschnitt, letzterer im proximalen Teil wie bei *Centetes* in einen Blindsack auslaufend.

Glandulae vesiculares sowohl als andere Drüsenbildungen am Vas deferens fehlen. Auch die Prostata fehlt hier.

Glandulae urethrales. Diese Drüsen sind sehr kräftig entwickelt, besonders in der Nähe von den Mündungen der Vasa deferentia, wo sich gewisse Partien für verschiedene Funktionen in verschiedene Richtungen spezialisiert haben. An der Basis der Harnblase liegen einige größere Drüsenpartien, die ich im Jahre 1907 unrichtig als Prostata und Glandulae vesiculares bezeichnete. Eine nähere Untersuchung zeigt nämlich, daß sie nur ein gelappter Drüsenkomplex sind, der ohne besondere Ausführungsgänge den obern Teil des Beckenabschnitts des Urogenitalkanals umgibt. Auf der Dorsalseite liegen 2 Paare von Lappen, wovon das eine sehr langgestreckt ist. Beide Paare haben ihren Ursprung auf der Dorsalseite des Urogenitalkanals in unmittelbarer Nähe von den Mündungen der Vasa deferentia. Auf der Ventralseite findet sich ein einfacher Lappen, der eine Andeutung von Zweispaltung längs der Mittellinie zeigt. Diese Partie stammt hauptsächlich von den Lateral- und Ventralseiten des Urogenitalkanals. Vorn umschließt sie ganz den Urogenitalkanal. Hinten geht sie in einfache Urethraldrüsen über, die sich innerhalb der Muskulatur der Wände des Urogenitalkanals halten. Die mitgeteilten Bilder der Rekonstruktion und der Querschnitte machen eine nähere Beschreibung dieses Drüsenkomplexes überflüssig (Fig. F u. G).

Der innere Bau des langgestreckten Lappenpaares scheint be-

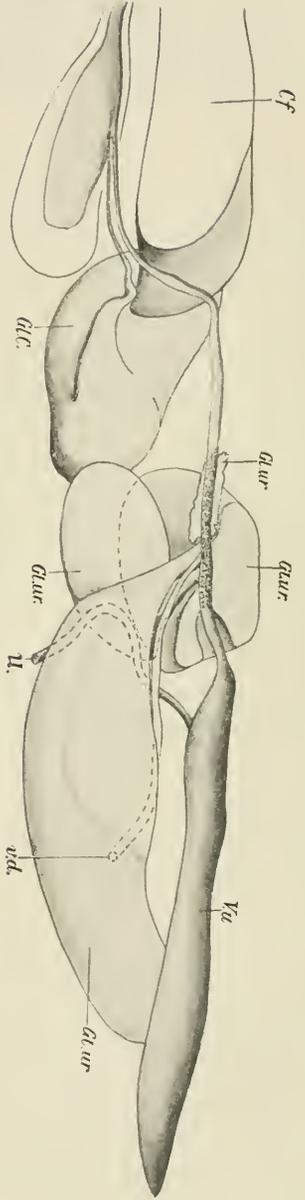


Fig. F.

*Orizorites tetradactylus*. Längsschnitt durch den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals mit den akzessorischen Drüsen (Rekonstruktion). 15:1.  
*C. f.* (corpus fibrosum. *V. u.* Vesica urinaria *V. d.* Vas deferens. *Gl. c.* Glandula Cowperi. *Gl. ur.* Glandulae urethrales.

Fig. F.

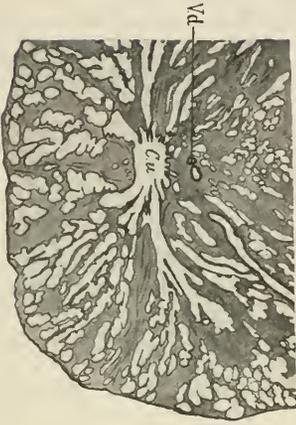


Fig. G.

Fig. G.

*Orizorites tetradactylus*. Querschnitt durch den Urogenitalkanal etwas unter der Einmündungsstelle der *Vasa deferentia* und einen Teil der umgebenden Drüsenmasse. 20:1.

*C. u.* Canalis urogenitalis. *V. d.* Vas deferens.

sonders von den übrigen Lappenpaaren abzuweichen. Die Lumina sind groß, und die Farbe dieser Lappen ist viel dunkler als die übrigen.

Die COWPER'schen Drüsen sind ziemlich groß. Sie reichen nicht außerhalb des Beckens. Ihre Wände sind mit quergestreifter Muskulatur versehen, und die Drüsen münden in den Urogenitalkanal dort aus, wo der Beckenabschnitt in den penialen Abschnitt übergeht.

Sowohl Präputialdrüsen als Perineal- und Inguinaldrüsen fehlen. Die Analdrüsen sind sehr groß und münden unmittelbar in die Cloake aus.

Der Penis besteht wie bei *Centetes* aus einem Sförmigen proximalen Teil und einem viel schmälern, in der Penisscheide eingeschlossenen distalen Teil. Auch bei *Oryzorictes* sind 3 Arten von Schwellkörpern vorhanden. Das Crus ist aber bei *Oryzorictes* viel größer als bei *Centetes*.

### *Microgale longicaudata.*

Diese Form stimmt in allen Beziehungen betreffs des Baues der männlichen Geschlechtsorgane mit *Oryzorictes* überein. Die Abbildung, die DOBSON gibt, scheint ganz richtig zu sein. Er hat aber die verschiedenen Drüsenpartien falsch homologisiert. Er behauptet nämlich, daß das langgestreckte, dorsale Lappenpaar die Vesiculae seminales und die übrigen Lappen die Prostata seien. Er sagt weiter, hier wie bei *Centetes* münden die Vasa deferentia in die taschenartige Erweiterung des Urogenitalkanals aus, was aber sicher unrichtig ist.

### *Potamogale velox.*

Die Literatur enthält nur spärliche Angaben über die männlichen Geschlechtsorgane von *Potamogale*. DOBSON hat eine kurze Beschreibung der Rute gegeben. Er lenkt auch die Aufmerksamkeit auf eine gewisse Ähnlichkeit mit *Centetes*. Die seiner Beschreibung beigelegte Abbildung ist wenig befriedigend.

Im Jahre 1907 habe ich nach der Untersuchung des Baues der Rute die Potamogalinen mit den übrigen Centetiden zusammengestellt, weil sich zwischen ihnen kaum einige Verschiedenheiten finden sollten. Das ist auch betreffs des Penis richtig, gilt aber für die akzessorischen Drüsen nicht, wie wir sehen werden.

Die Hoden haben, wie ich früher nachgewiesen habe, ihre

Lage in der Nähe der Nieren verlassen und sind inguinal geworden. Die Ligamente, die die Hoden befestigen, weichen bedeutend von denjenigen der übrigen Centetiden ab. Hier ist eine sehr kurze Plica diaphragmatica vorhanden, die jeden Hoden an der Bauchwand befestigt. Es ist weiter bemerkenswert, daß die Hoden in einem Cremastersack frei herabhängen.

Der Urogenitalkanal zerfällt in einen mit Drüsen reichlich ausgestatteten Beckenabschnitt und einen penialen Abschnitt, dem Drüsen völlig fehlen. Der Beckenabschnitt besitzt ein ziemlich geräumiges Lumen, das sich gegen das Crus penis hin verjüngt und sich mit einer verhältnismäßig engen Mündung in den penialen Abschnitt öffnet, der wie bei *Centetes* und *Oryzoricetes* in einen Blindsack ausläuft, von DOBSON „Cul-de-sac“ genannt. Die Harnblase mündet in den Urogenitalkanal mit einer sehr kleinen Urethra. Auch die Vasa deferentia münden in den proximalen Teil des Beckenabschnitts aus (Fig. H).

Vesiculae seminales sowohl als andere Drüsenbildungen am Vas deferens fehlen.

Dagegen ist an den Mündungen der Vasa deferentia ein mächtiger Drüsenkomplex vorhanden, aus mehreren großen Drüsen zusammengesetzt. Es sind 3 Paare von Drüsen, die nach der Definition als Prostata bezeichnet werden müssen. Das größte Drüsenpaar, das dorsal von der Harnblase liegt, besitzt ziemlich weite Lumina. Jede Drüse mündet mit einem einfachen Ausführungsgang lateral von der Mündung des Vas deferens aus. Die beiden übrigen Drüsenpaare weichen vom erstern durch viel kleinere Lumina ab. Das kleinere dieser Drüsenpaare liegt auf der Dorsalseite des Urogenitalkanals, und jede Drüse mündet mit einem Ausführungsgang unterhalb der Mündungen der Vasa deferentia. Das größere Paar, das mehr lateral-ventral liegt, mündet oberhalb der Vasa deferentia.

Glandulae urethrales. Unterhalb der Mündungen der oben erwähnten Drüsen und in unmittelbarer Nähe von den Mündungen wird der Urogenitalkanal von einer mächtigen Drüsenmasse umgeben. Sie ist als eine undifferenzierte Anhäufung von Urethraldrüsen aufzufassen. Unterhalb derselben, sowohl auf der Dorsal- als auf der Ventralseite, liegen hier und da einzelne Urethraldrüsen mit deutlichen Ausführungsgängen. Alle sind sie in die Muskulatur der Wände des Urogenitalkanals eingebettet. In unmittelbarer Fortsetzung der dorsalen Urethraldrüsen findet sich weiter nach hinten ein großes Drüsenpaar, das ganz außerhalb der Muskulatur der

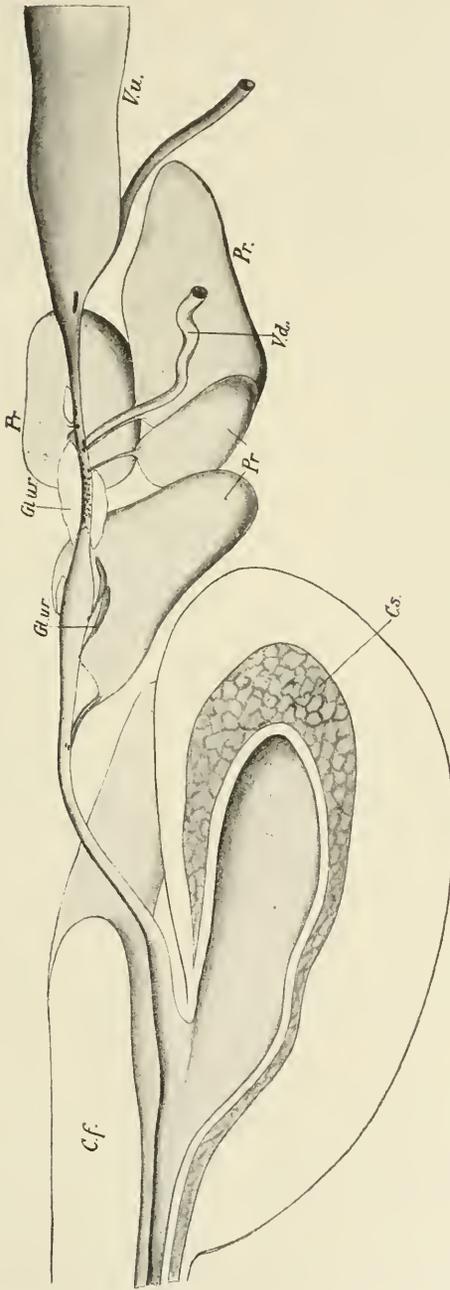


Fig. H.

*Potamogale velox*.

Längsschnitt durch den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals mit den akzessorischen Drüsen (Rekonstruktion). 9 : 1.  
*C. f* Corpus fibrosum. *C. s* Corpus spongiosum. *V. u* Vesica urinaria. *V. d* Vas deferens. *Gl. ur* Glandulae urethrales.  
*Pr* Prostata.

Wände liegt. Diese Drüsen kommen an Größe den früher besprochenen Prostatabildungen gleich. Sie münden mit je 2 sehr engen Kanälen. Nach der Definition sollten auch diese Drüsen Prostata genannt werden. Es fehlt den Wänden quergestreifte Muskulatur. In ihrem feinern Bau weichen sie von den übrigen Prostataadrüsen deutlich ab, und ich halte sie nach ihrer Lage und der Art der Mündung für wirkliche Urethraldrüsen, die nur so sehr an Größe zugenommen haben, daß sie aus den Wänden des Urogenitalkanals herausgetreten sind. Will man sie jedoch Prostata nennen, so dürfte das kein Fehler sein, da man, wie wir später sehen werden, die Prostata nur als differenzierte Urethraldrüsen anzusehen hat; mit andern Worten, der Name ist in diesem Fall nur Geschmacksache.

Die COWPER'schen Drüsen fehlen. Die Präputialdrüsen, auf jeder Seite eine Drüse, sind recht groß. Die Analdrüsen sind besonders kräftig entwickelt. Sie münden in je eine Vertiefung am Rande der Cloake aus.

Die Rute ist im wesentlichen wie bei Centetinen und Oryzictinen gebaut. Sie besteht auch hier aus einem Sförmigen, etwas nach der einen Seite verschobenen, dicken proximalen Abschnitt und einem viel schmälern, zusammengefalteten distalen Teil. Auch bei *Potamogale* findet sich ein kräftig entwickelter Schwellzylinder, der das Corpus fibrosum mit dem großen Os penis und das Corpus spongiosum mit dem Urogenitalkanal umschließt. Der distale Abschnitt der Rute verhält sich ganz wie bei Centetinen und Oryzictinen. Das Corpus fibrosum hat ein Crus penis, das etwas kräftiger als bei den übrigen Centitiden ist. Das Corpus spongiosum ist auch hier in seinem proximalen Teil wohlentwickelt, zeigt aber keine Andeutung von Zweispaltung dieses Teils, der den hier besonders tiefen Blindsack am penialen Abschnitt des Urogenitalkanals umschließt.

*Potamogale* besitzt wie die übrigen Centetiden eine Cloake, die bei dem von mir untersuchten Exemplar eine Tiefe von 3,5 mm hat.

#### *Solenodontidae.*

Da ich nicht selbst Gelegenheit gehabt habe, diese seltene Gattung zu untersuchen, führe ich hier die Angaben über die männlichen Geschlechtsorgane dieses Genus an, welche man in der Literatur findet.

DOBSON gibt uns in seiner Monographie über die Insectenfresser sowohl eine Beschreibung als auch Abbildungen der verschiedenen

Teile der männlichen Geschlechtsorgane bei *Solenodon cubanus*. Von den Hoden sagt er, sie haben ihre Lage in der Nähe der Nieren verlassen und sind am Boden eines aus Fasern des M. humero-abdominalis gebildeten Sackes befestigt. (Zweifelsohne handelt es sich hier um einen Cremastersack von ungefähr derselben Art wie bei den Talpiden, Fig. I). Die Vasa deferentia sollen in einen „Cul-de-Sac“ am Anfang des penialen Teils des Urogenitalkanals münden, eine Angabe, die sicherlich nicht richtig ist. Von den akzessorischen

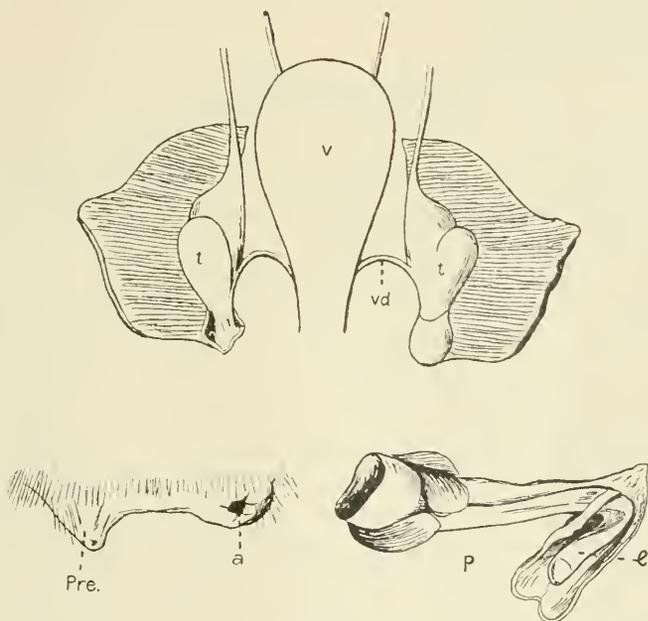


Fig. I.

*Solenodon cubanus* (nach DOBSON).

*t* Hode. *v. d* Vas deferens. *v* Vesica urinaria. *Pre* Präputium. *a* After. *P* Penis. *e* Pars libera Penis.

Drüsen teilt er nur beiläufig mit, daß er Prostatastrüsen gefunden habe, ohne sich auf ihren Bau oder ihre Mündungen einzulassen. Andere Drüsen werden nicht erwöhnt.

Der proximale Teil der Rute liegt dem Bauche an und ist nach vorn gerichtet, das distale Drittel dagegen ist rückwärts gebogen. Die Spitze der Pars libera ist abgerundet. Es findet sich hier eine enge, aber tiefe Furche, die fast um die ganze Spitze herum läuft.

Die Haut ist mit zahlreichen kleinen Papillen besetzt. Eine senkrechte Fureche in der Spitze der Pars libera führt in einen tiefen Raum hinein, an dessen Boden die Urethra mündet.

#### *Macroscelididae.*

In der Literatur finden wir nur spärliche Angaben über den männlichen Geschlechtsapparat bei den Macroscelididen. PETERS gibt eine Beschreibung und Abbildungen von *Petrodromus tetradactylus* und *Rhynchocyon cirnei*, und WAGNER, WEBER und A. CARLSON haben *Macroscelides* behandelt.

#### *Macroscelides rozeti.*

Es ist schon mehrfach vorher konstatiert worden, daß die Hoden bei *Macroscelides* intraabdominal und in unmittelbarer Nähe der Nieren liegen und daß der linke Hoden mehr caudalwärts als der rechte liegt. Ein Descensus testicularum findet hier nicht statt.

Die Nebenhoden sind wohlentwickelt und gehen nach WAGNER unmerklich in das Vas deferens über, das in der Nähe der Prostata eine bedeutende Anschwellung trägt, die durch Aufwicklung des Vas deferens zustande gekommen sein soll, ehe das Vas deferens in den Urogenitalkanal mündet. Ich habe aber gefunden, daß dies nicht der Fall ist. Der Nebenhodenschwanz ist bis zu einer abnormen Länge ausgezogen, bildet erst in der Inguinalregion den Lobus minor und geht dann in das Vas deferens über. Wie bei *Talpa* findet man in der aufgewickelten Partie einen Teil, wo der Kanal ein ziemlich enges Lumen mit dünnen, auf der Innenseite mit einem Wimperepithel gekleideten Wänden besitzt, und einen Teil, der mit kräftigen Wänden und weitem Lumina ausgestattet ist und in den Urogenitalkanal ausmündet. Ersterer Teil dokumentiert sich also als der Epididymisschwanz, letzterer als das Vas deferens.

Die Vasa deferentia sind infolge der eigentümlichen Beschaffenheit des Nebenhodenschwanzes ziemlich kurz, obgleich die Hoden in der Nähe der Nieren liegen. Sie münden dicht beieinander in eine kleine Vertiefung in der Wand des Urogenitalkanals aus.

Der Urogenitalkanal zerfällt in einen Beckenabschnitt und einen von demselben scharf abgesetzten penialen Abschnitt. Die Urethra, die Vasa deferentia und die Prostata münden alle in den proximalen Teil des Beckenabschnitts aus.

Wie bei den Centetiden ist auch hier der peniale Abschnitt des

Urogenitalkanals proximal mit einem größern Blindsack versehen. Die Mündung des Urogenitalkanals liegt auf der Ventralseite unmittelbar hinter der Spitze des Penis.

Am Vas deferens findet sich weder Vesiculae seminales, noch Ampullen noch andere Drüsen.

Die Prostata ist in 2 paarige Drüsenpartien gesondert, von denen die eine mehr kopfwärts und ventral als die andere liegt.

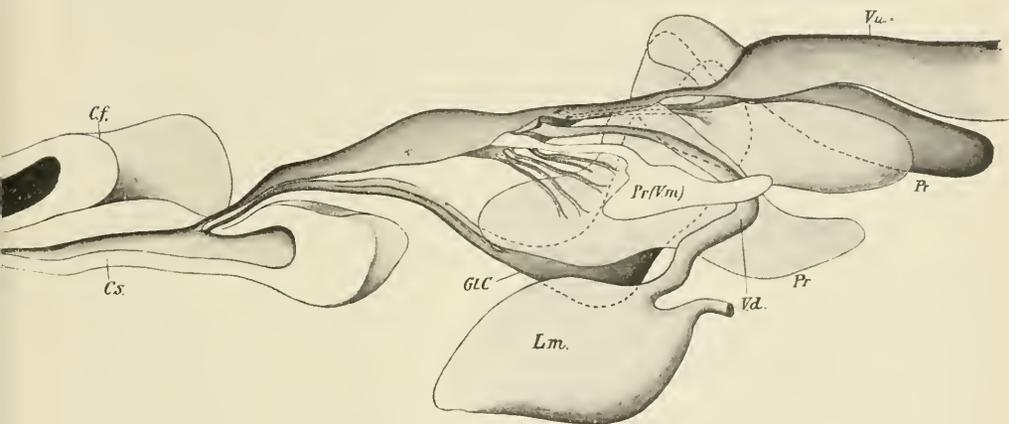


Fig. J.

*Macroscelides rozeti*. Längsschnitt durch den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals mit den akzessorischen Drüsen (Rekonstruktion). 11:1.

*C. f* Corpus fibrosum. *C. s* Corpus spongiosum. *V. u* Vesica urinaria. *L. m* Lobus minor des Epididymis. *V. d* Vas deferens. *Pr* Prostata (*V. m* Vagina masculina). *Gl. C* Glandula Cowperi.

Hinsichtlich des feinem Baues der Drüsen kann ich an meinem Material nicht mit Sicherheit wesentliche Verschiedenheiten nachweisen. Die Lumina der beiden Drüsenpartien scheinen von ungefähr derselben Größe zu sein. Das Cyliinderepithel der caudal-dorsal gelegenen Drüsenmasse scheint etwas höher als das Epithel der andern Drüsenpartie. Das Secret, das sich in den Gängen findet, ist in den beiden Drüsenpaaren von ganz verschiedenem Aussehen. Es ist in der caudalen Partie ganz homogen, während es im vordern Drüsenpaar aus einer großen Menge von kleinen Kugeln oder Tropfen gebildet ist.

Die vordere Partie zerfällt in 2 Drüsenpaare. Jede Drüse besitzt nur einen Ausführungsgang. Die 4 Mündungen liegen auf der

Ventralseite etwas mehr kopfwärts als die Mündungen der Vasa deferentia. Die caudale Partie ist aus mehreren Drüsen zusammengesetzt, obwohl es nicht möglich war, die Drüsenmasse in eine den Ausführungsgängen entsprechende Anzahl von Drüsen deutlich zu teilen. Rechts finden sich bei meinem Exemplar 5 Ausführungsgänge, von denen einer möglicherweise reduziert ist, da er mit der Drüsenmasse in Verbindung nicht steht und auf Schnitten sich viel schmaler als die übrigen Gänge zeigt. Links finden sich nur 4 Ausführungsgänge. Die Mündungen liegen alle auf der Dorsalseite unterhalb der Mündungen der Vasa deferentia (Fig. J).

Außer den oben erwähnten paarigen Drüsen findet sich eine unpaare Drüse. Die Mündung des Ausführungsganges liegt in un-

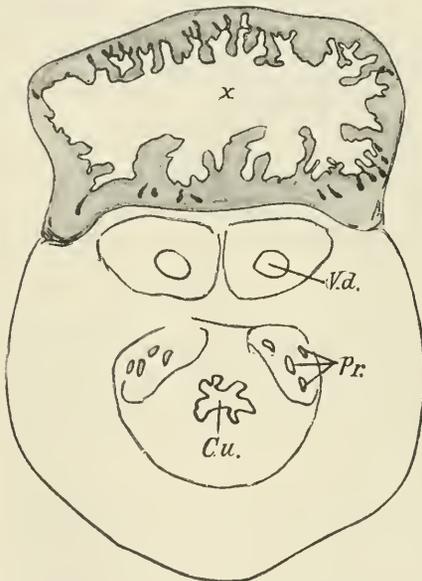


Fig. K.

*Macroscelides rozeti*. Querschnitt durch den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals.  
36:1.

*C. u* Canalis urogenitalis. *Pr* Ausführungsgänge der Prostata. *V. d* Vas deferens.  
*x* die sogenannte Vagina masculina.

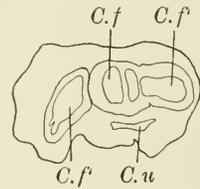


Fig. L.

*Macroscelides rozeti*. Querschnitt durch die vordere Partie des Penis.  
30:1.

*C. f*, *C. f'* Corpus fibrosum. *C. u*  
Canalis urogenitalis.

mittelbarer Nähe von den Mündungen der Vasa deferentia und zwischen diesen und den Mündungen der caudalen, paarigen Drüsen. Diese unpaare Drüse hat eine Länge von etwa 2 mm und besitzt einen Ausführungsgang von derselben Länge. Ich habe hinsichtlich

des Baues dieser Drüse konstatiert, daß sie ein sehr geräumiges Lumen besitzt, in welches die Schleimhaut und dünne Lamellen von der Mucosa mit zahlreichen Falten hereindringen. Am Boden der auf diese Weise gebildeten Crypte liegen kleine, in die Mucosa eingebettete, einfache Drüsenschläuche. Das Epithel ist ein fast einfaches Cylinderepithel. Über den Ursprung dieser Bildung werde ich vorläufig nichts äußern, nur das konstatieren, daß hier eine blindsackähnliche Bildung vorliegt, die als eine Drüse fungiert.

Urethraldrüsen habe ich nicht entdecken können.

Die COWPER'schen Drüsen sind groß und liegen außerhalb des Beckens. Die ziemlich langen Ausführungsgänge münden in den Urogenitalkanal dort aus, wo der Beckenabschnitt in den penialen Abschnitt übergeht.

Der Penis ist bei *Macroscelides* (Fig. G'd) sehr lang und schmal und mit einem ziemlich wohlentwickelten Crus am Becken befestigt. Der proximale Teil, der kopfwärts gerichtet ist, folgt der Bauchwand. Der distale, nach hinten gerichtete Teil hat eine Länge von 5 mm. Die Pars libera ist vom Schaft schwach abgesetzt, verjüngt sich und endet mit einer Spitze. Der Oberfläche fehlt jede Bewaffnung mit Stacheln. Es finden sich aber am vordern Teil der Pars libera auf der Ventralseite 2 Falten, die hauptsächlich vom Corpus spongiosum gebildet sind. Der Urogenitalkanal mündet auf der Ventralseite der Pars libera unmittelbar hinter ihrer Spitze. Die Vorhaut ist vom After durch ein 25 mm langes Perineum getrennt. Das Corpus fibrosum (nach A. CARLSSON das C. spongiosum) entbehrt fast ganz eines Septums, hat vielmehr die Form eines einheitlichen Zylinders. In seiner Mitte verläuft ein schwacher Strang aus Bindegewebe, der wahrscheinlich dazu beiträgt, das Corpus fibrosum zu stützen. Dieser Strang verdankt dem verloren gegangenen Septum seinen Ursprung nicht, was deutlich aus dem Bau des distalen Teils des Corpus fibrosum hervorgeht, wo ein kleiner Teil des Septums noch zurückgeblieben ist. Dorsal von den oben erwähnten Falten nimmt das Corpus fibrosum bedeutend an Breite zu (Fig. L). Lateral sondert sich auf jeder Seite eine Partie vom Corpus fibrosum fast ganz ab, die man folglich als ein akzessorisches Schwellorgan bezeichnen könnte. Ein Os priapi fehlt. Das Corpus spongiosum ist ziemlich wohlentwickelt und nimmt in seinem proximalen Teil bedeutend an Mächtigkeit zu. Hier besitzt es sogar ein schwaches Septum. Es endet mit 2 kurzen Schenkeln (Fig. J).

*Petrodomus tetradactylus.*

Selbst habe ich nicht Gelegenheit gehabt diese Form zu untersuchen. Ich muß mich deshalb damit begnügen, die Resultate, zu denen PETERS gekommen ist, anzuführen.

Die Hoden sind intraabdominal und liegen in der Nähe der Nieren. Die Nebenhoden sollen unmerklich in fein aufgewundene Vasa deferentia übergehen. Ehe das Vas deferens in den Urogenitalkanal mündet und nachdem es die Urethra gekreuzt hat, soll es in eine große Drüse (Samenblase) übergehen (Fig. M).

Der Beckenabschnitt des Urogenitalkanals (Pars prostatica, PETERS) hat eine Länge von 10 mm und nimmt auf jeder Seite die Ausführungsgänge eines gelappten Drüsenpaares (Gl. prostaticae accessoriae, PETERS) auf. Die 3 mm langen COWPER'schen Drüsen münden gleich hinter dem sehr kräftigen M. bulbo cavernosus aus. Die Rute ist 45 mm lang, wovon 18 mm auf die Pars libera kommen, die fadenförmig mit 3 Spitzen endet, von denen 2 seitwärts gerichtet sind.

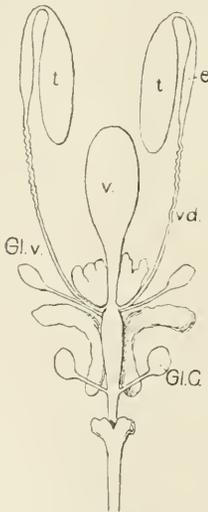


Fig. M.

*Petrodomus tetradactylus*  
(nach PETERS).

t Hode. e Epididymis. v. d Vas deferens.  
v Vesica urinaria. Gl. v Glandula vericularis. Gl. C Glandula Cowperi.

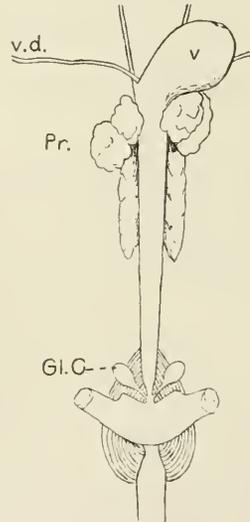


Fig. N.

*Rhynchocyon cirnei* (nach PETERS).

v. d Vas deferens. v Vesica urinaria.  
Pr Prostata. Gl. C Glandula Cowperi.

*Rhynchocyon cirnei.*

Auch hier sehe ich mich wegen Mangels an Material genötigt, die Untersuchung von PETERS anzuführen. Die Lage der Hoden geht weder aus seiner Beschreibung noch aus der Abbildung hervor. Es scheint mir jedenfalls, als lägen sie nicht in unmittelbarer Nähe der Nieren, sondern in der Nähe der Inguinalregion. Den Vasa deferentia fehlen Drüsen oder andere Anschwellungen. Die Pars prostatica wird von den gelappten Glandulae prostaticae accessoriae umgeben. Die COWPER'schen Drüsen sind verhältnismäßig klein und münden in der Nähe des Crus penis aus (Fig. N). Die Rute hat eine Länge von 80 mm, wovon 38 mm auf die Pars libera kommen. Die Spitze der Pars libera verjüngt sich plötzlich, ist von den Seiten zusammengedrückt und endet fadenförmig. Der eine Rand ist wie ein Sägeblatt gezähnt.

*Soricidae.*

DAUBENTON scheint der Erste gewesen zu sein, der die männlichen Geschlechtsorgane bei *Sorex* beschrieben und abgebildet hat. Er sagt, ein Scrotum fehle. Von den akzessorischen Drüsen werden 2 Anschwellungen am Vas deferens, ein Paar Vesiculae seminales und die Analdrüsen erwähnt. Die Prostata aber soll nach seinen Angaben fehlen. Von dem Penis sagt er, er sei etwas von oben abgeplattet.

PETERS gab im Jahre 1852 eine kurze Beschreibung der männlichen Geschlechtsorgane bei *Crocidura hirta*.

OWEN sagt später in einer Arbeit vom Jahre 1868 nur, bei *Sorex* fänden sich Drüsenbildungen am Vas deferens. LECHE und WEBER haben beide die Frage behandelt, ob bei den Soriciden ein Descensus testicularum stattfände oder nicht. RAUTHER berührt in seiner Arbeit vom Jahre 1903 auch die Soriciden. Er legt das Hauptgewicht auf die akzessorischen Drüsen. ÄRNBÄCK behandelt den Bau der Soriciden. Von den Hoden sagt sie, daß diese, nachdem sie ihre embryonale Lage verlassen haben und in die Cremaster-säcke gewandert sind, in den Cremastersäcken auch nach der Brunstzeit bleiben. ÄRNBÄCK ist also der Ansicht, daß bei den Soriciden kein periodischer Descensus testicularum stattfindet. Sie hat auch die akzessorischen Drüsen untersucht und dabei ihre Aufmerksamkeit auf die Drüsenbildungen gerichtet, die sich bei *Sorex* am Vas deferens finden. Versehentlich habe ich im Jahre 1907 auf ÄRNBÄCK's Arbeit

hingewiesen betreffs der Rute bei *Sorex*. Da sie dieses Organ nicht untersucht, habe ich jetzt den Penis sowohl als den ganzen männlichen Geschlechtsapparat untersucht.

### *Sorex vulgaris.*

Meine Untersuchung über die Hoden hat dieselben Resultate wie die ÄRNBACK's ergeben, und ich verweise deshalb auf ihre Arbeit. Dasselbe gilt auch für die 2 folgenden Formen.

Der Urogenitalkanal zerfällt wie bei den Centetiden in einen deutlichen Beckenabschnitt und einen penialen Teil. Letzterer ist wie bei Centetiden und Macroscelididen mit einem Blindsack versehen.

Die Harnblase mündet mit einer ziemlich langen Urethra proximal in den Urogenitalkanal aus.

Das Vas deferens ist mit 2 Drüsenbildungen versehen. Sie sind beide spindelförmige Anschwellungen an demselben. ÄRNBACK hat diese Drüsen auf Schnitten studiert und richtig konstatiert, daß sie von ganz verschiedenem Bau sind. Die erste dieser Drüsen besteht aus einfachen oder nur wenig verästelten Drüsenschläuchen rings um das Vas deferens, das inmitten der Drüse verläuft. In das Lumen des Vas deferens dringen von den Wänden her einige Epithelfalten hinein. Die ganze Anschwellung wird, wie der proximale Teil des Vas deferens, von 2 Muskelschichten umgeben, zu innerst einer Ringmuskelschicht, äußerlich einer Längsmuskelschicht. Die 2. Drüsenbildung besteht aus einer Menge von mehr oder weniger verästelten Drüsenschläuchen, die ohne besondere Ausführungsgänge in das Vas deferens ausmünden. Die Längsmuskelschicht der 1. Drüse setzt sich auf die 2. Drüse fort, die von derselben ganz umschlossen wird. Die Ringmuskelschicht dagegen nimmt am Übergang von der 1. in die 2. Drüse bedeutend an Stärke ab. Sie gibt hier nur einzelne Muskelfasern an das Vas deferens ab, das inmitten der Drüse liegt. Mein Material ist indessen nicht von der Beschaffenheit, daß es eine genaue histologische Untersuchung erlaubt. Die Mündungen der Vasa deferentia liegen auf einer dorsalen, längsziehenden Leiste einander sehr nahe.

Mit Recht nennt ÄRNBACK das Drüsenpaar, das dorsal von der Harnblase liegt, Prostata. Die Drüsen münden mit je einem einzigen Ausführungsgang. Diese Mündungen sind in gleicher Höhe mit den Mündungen der Vasa deferentia und liegen auf 2 Falten,

die parallel mit der oben erwähnten medialen Leiste auf der Dorsal-seite des Urogenitalkanals verlaufen.

*Glandulae urethrales.* Im Beckenabschnitt des Urogenitalkanals finden sich zahlreiche kleine Schläuche, die auffällig an die einfachen Drüsenschläuche erinnern, die man bei *Talpa* kennt. Infolge der Beschaffenheit des Materials kann ich nichts mit voller Sicherheit darüber sagen, aber wegen der großen Ähnlichkeit mit *Talpa* halte ich sie doch für Urethraldrüsen.

Die COWPER'schen Drüsen liegen außerhalb des Beckens. Sie münden mit je einem langen Ausführungsgang in den Urogenitalkanal eben dort aus, wo der Beckenabschnitt desselben in den penialen Abschnitt übergeht. Sie sind von einer quergestreiften Muskel-lage umgeben.

Die Rute entspringt mit einem sehr breiten Crus vom Sitzbein. Sie ist knieförmig gebogen, so daß die proximale Hälfte kopfwärts, dagegen die distale Hälfte oder die ganze Pars libera rückwärts gerichtet ist. Die Vorhaut ist sehr schwach entwickelt und vom After nur durch ein unbedeutendes Perineum getrennt. Das Corpus fibrosum, das sich fast bis an die Spitze der Pars libera erstreckt, besitzt kein Septum. Auch ein Os priapi fehlt. Das Corpus spongiosum ist proximal rings um den oben erwähnten Blindsack sehr kräftig entwickelt. Im Schaft und in der Pars libera dagegen spielt es eine sehr unbedeutende Rolle. Der Oberfläche der Pars libera fehlt jede Bewaffnung mit Stacheln. Akzessorische Schwellkörper habe ich mit Sicherheit konstatieren können. Sie sind durch eine Vascularisierung in der Vorhaut entstanden (Fig. J'a).

### *Crocidura indica.*

Von dieser Form gilt mit einigen Modifikationen das oben vom *Sorex* Gesagte. Die Hoden liegen in Cremastersäcken, die mit deutlichen Stielen versehen sind. Am Vas deferens findet sich nur eine einzige Drüsenbildung, die ÄRNBÄCK für homolog mit der 2. Drüse bei *Sorex* hält. Ich habe Serienschnitte von der Drüse untersucht und mich davon überzeugt, daß sie die betreffende Drüse zweifels-ohne richtig beurteilt hat. Der Bau der Drüse stimmt gut mit derjenigen bei *Sorex* überein. ÄRNBÄCK hat bei *Crocidura* kein Gegenstück zur 1. Drüse am Vas deferens bei *Sorex* finden können. Meine Serienschnitte zeigen aber, daß bei *Crocidura* der Teil des Vas deferens, der oberhalb der Drüse liegt, etwas angeschwollen ist.

Möglicherweise geht dies aus der Abbildung hervor, die ÄRNBAEK von *Crocidura crassicauda* gibt. Das Vas deferens ist mit zahlreichen Falten und seichten Taschen ausgestattet, die zweifelsohne mit den viel tiefern Drüenschläuchen homolog sind, die bei *Sorex* eine entsprechende Lage haben. Die Wand des Vas deferens ist auch hier aus 2 Muskelschichten zusammengesetzt, wovon nur die äußere Schicht die große Drüse kleidet, während die innere stark reduziert ist und endlich ganz verschwindet.

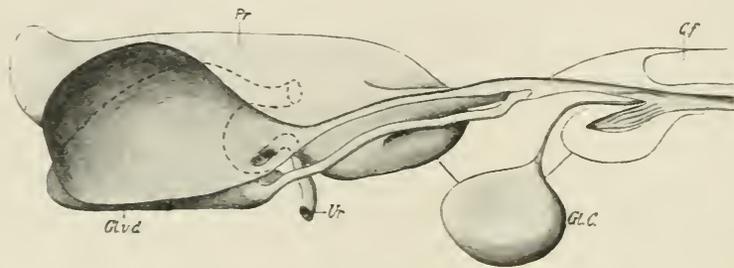


Fig. Oa.

*Crocidura indica*. Längsschnitt durch den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals mit den akzessorischen Drüsen (Rekonstruktion). 15:1.

Ur Ureter. Pr Prostata. G.C Glandula Cowperi. G.v.d Glandula varis deferentis. C.f Corpus fibrosum.

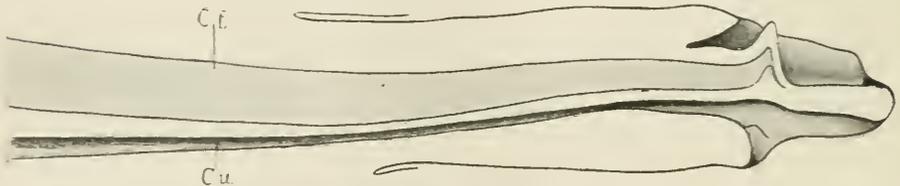


Fig. Ob.

*Crocidura indica*. Längsschnitt durch den distalen Teil des Penis (Rekonstruktion). 15:1.

C.f Corpus fibrosum. C.u Canalis urogenitalis.

Die Prostata ist wie bei *Sorex* paarig. Sie liegen aber nicht dorsal von der Harnblase, sondern mehr lateral-ventral. Sie münden ganz ebenso wie bei *Sorex*.

Die Urethraldrüsen (?) und die COWPER'schen Drüsen verhalten sich wie bei *Sorex*.

Der Penis besitzt ein großes Crus und dieselbe knieförmige Umbiegung wie bei *Sorex*. Die Vorhaut ist hier vom After durch ein Perineum nicht getrennt. Die Präputialhöhle und der Darm münden

in eine gemeinsame Vertiefung, d. h. hier ist eine Cloake vorhanden. Das Corpus fibrosum erreicht die Spitze der Pars libera nicht. Distal spaltet sie sich in 4 Bindegewebelappen. Ein kräftiges Septum erstreckt sich durch das ganze Corpus fibrosum. Das Corpus spongiosum ist wie bei *Sorex* im proximalen Teil am kräftigsten entwickelt. Es beteiligt sich hier an der Bildung der Pars libera, die vorn zwei Paare längslaufende Falten trägt, das eine Paar an der Ventralseite, das andere an der Dorsalseite. Die Pars libera besitzt keine Stacheln (Fig. O b).

### *Crossopus fodiens.*

Auch bei *Crossopus* sind die Hoden in Cremastersäcke eingesenkt. Nach ÄRNÄCK nehmen sie diese Lage schon im Jugendstadium ein. Mein Material erlaubt mir keine feineren Untersuchungen über die männlichen Geschlechtsorgane.

Das Vas deferens ist mit einer sehr langgestreckten Drüse versehen, die, soweit ich sehen kann, der ersten Drüse bei *Sorex* entspricht. Irgend ein Gegenstück der 2. Drüse bei letztterm Tiere habe ich nicht mit Sicherheit nachweisen können.

Die Prostata sowohl als die Vasa deferentia münden dorsal wie bei *Sorex* und *Crocidura*. Die Leisten auf der Wand des Urogenitalkanals sind hier viel schwächer, und die Prostata mündet mit je 2 Ausführungsgängen.

Glandulae urethrales. Obwohl mein Material für das Studium der akzessorischen Drüsen nicht gut geeignet ist (ein nicht brünstiges Exemplar), geht jedenfalls aus der Untersuchung hervor, daß bei *Crossopus* die Urethraldrüsen viel kräftiger als bei *Sorex* und *Crocidura* entwickelt sind.

Die COWPER'schen Drüsen. Nach der Definition dieser Drüsen sollten COWPER'sche Drüsen bei *Crossopus* fehlen. Indessen ist bei ihm an derselben Stelle, wo bei *Sorex* und *Crocidura* die Vorsteherdrüsen liegen, ein Drüsenpaar vorhanden, das aber der quergestreiften Muskelschicht der Wand entbehrt. Die Mündungen scheinen etwas höher als die Prostatamündungen bei *Sorex* und *Crocidura* zu liegen. Es ist mir aber nicht möglich, an meinem Material eine zuverlässige Vergleichung zwischen den Mündungen dieses Drüsenpaares und den Mündungen der COWPER'schen Drüsen bei *Sorex* und *Crocidura* anzustellen. Der Urogenitalkanal weist nämlich am Crus penis solche Eigentümlichkeiten auf, daß zweifelsohne ein größeres Material nötig ist, um zu erforschen, ob in diesem Falle

etwas Abnormes vorhanden ist oder nicht. Am Übergang des Beckenabschnittes des Canalis urogenitalis in den penialen Teil desselben biegt der Urogenitalkanal zur Rechten um und verbindet sich vermittels eines breiten, platten Ganges mit einer größern Erweiterung.

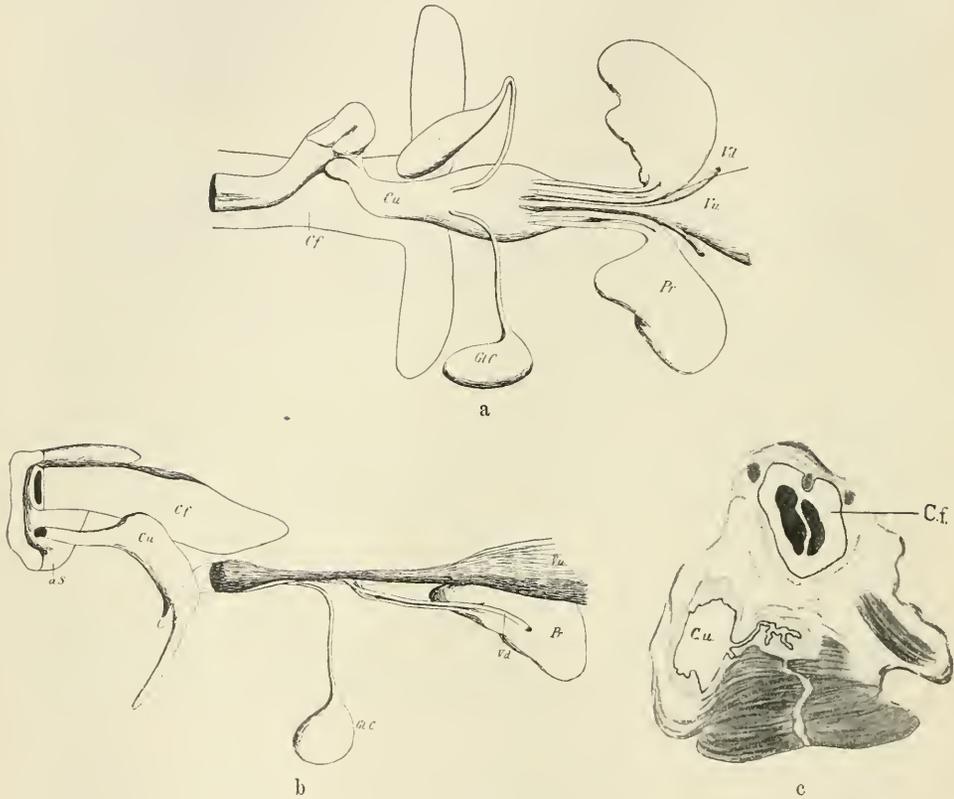


Fig. P.

*Crossopus fodiens.*

a u. b der Beckenabschnitt des Urogenitalkanals (Rekonstruktion). 15:1. c Querschnitt durch den proximalen Teil des Penis. 20:1.

V. d Vas deferens. V. u Vesica urinaria. C. u Canalis urogenitalis. Pr Prostata. Gl. C Glandula Cowperi. C. f Corpus fibrosum. a. S akzessorische Schwellgewebe.

die nicht medial, sondern rechts vom M. bulbo-cavernosus liegt. Oben geht diese Erweiterung in einen Blindsack, vorn allmählich in den penialen Abschnitt des Urogenitalkanals über. Der Canalis urogenitalis hat eine mediale Lage unterhalb des Corpus fibrosum.

Der Penis besitzt ein sehr breites Crus und ist wie bei *Sorex*

und *Crocidura* umgebogen. Die Mündung der Präputialhöhle ist vom After kaum getrennt. Das Corpus fibrosum ist in seiner proximalen Hälfte mit einem Septum versehen, und es erstreckt sich fast bis an die Spitze der Pars libera. Ein Os priapi fehlt. Das Corpus spongiosum ist in seinem proximalen Teil angeschwollen, umschließt aber keinen Blindsack des Urogenitalkanals. Außer dem Corpus fibrosum und dem Corpus spongiosum ist der Penis mit Schwellkörpern einer 3. Art ausgestattet. An meinem Material zeigen sie sich als sehr wohlentwickelte Organe, die sich auf beiden Seiten der Rute finden. Sowohl an der Ventral- als an der Dorsalseite stoßen sie miteinander zusammen, ohne sich jedoch zu einem wirklichen Zylinder zu verbinden. Ich füge eine Abbildung des Querschnittes bei, der besser als eine Rekonstruktion oder eine Beschreibung die gegenseitige Lage der Schwellgewebe beleuchtet (Fig. I<sup>1</sup>c). Der Pars libera fehlen Stacheln.

### *Talpidae.*

#### *Talpa europaea.*

Seit den Tagen CUVIER'S und MECKEL'S haben verschiedene Forscher die männlichen Geschlechtsorgane bei *Talpa europaea* untersucht. Erst durch LEYDIG'S sorgfältige Untersuchungen hat man eine korrekte Beschreibung ihrer Morphologie erhalten. Er stimmt mit JOH. MÜLLER in der Beurteilung der Prostata und der COWPER'SCHEN Drüsen überein. Er entdeckte weiter die Urethraldrüsen, und über den Bau des Penis macht er auch einige richtige Angaben. Seit LEYDIG'S Untersuchung ist nur wenig Neues hinzugekommen. DISSELHORST fand ein eigentümlich gebildetes „Samenreservoir“ am Übergang des Nebenhodenschwanzes in das Vas deferens. RAUTHER hält diese Bildung ausschließlich für einen Teil der Nebenhoden. In meiner früheren Untersuchung untersuchte ich dieselbe bei einem Brunstexemplar und fand in ihrem Innern eine kleine taschenartige Bildung mit einem atrophierten Ausführungsgang.

Jetzt habe ich meine Untersuchungen über *Talpa* an einem reichhaltigen, von mir selbst im Sommer 1910 in Süd-Schweden gesammelten Material wiederholt. Meine Resultate stimmen mit denen LEYDIG'S überein, soweit letztere gehen.

Die Verfasser sind über einen Descensus testicularum verschiedener Meinung. In meiner früheren Untersuchung habe ich den Bau

des Cremastersackes beschrieben und hervorgehoben, daß die Hoden wahrscheinlich nicht wandern, sondern daß die Ab- und Zunahme des Cremastersackes mit der Turgescenz der Hoden zusammenhängt. Die Exemplare, die ich jetzt untersucht habe, bestätigen meine frühere Annahme.

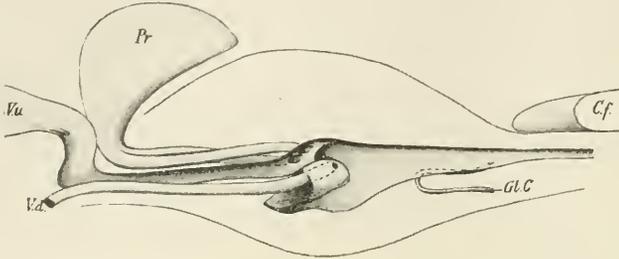


Fig. Q.

*Talpa europaea*. Längsschnitt durch den Beckenabschnitt des Urogenitalkanal (Rekonstruktion). 11:1.

V. u Vesica urinaria. V. d Vas deferens. Gl. C Ausführungsgang der Gl. Cowperi.  
Pr Prostata. C. f Corpus fibrosum.

Der Canalis urogenitalis ist von RAUTHER beschrieben worden, und die Beschreibung wird durch zahlreiche Querschnitte erläutert. Durch Serienschnitte und Rekonstruktion habe ich dieselben Resultate wie RAUTHER bekommen.

Der Beckenabschnitt des Urogenitalkanal (Fig. Q) geht unmerklich in den penialen Abschnitt über. Im proximalen Teil ist der Kanal weit und durch einen distal hervorspringenden Zapfen in eine dorsale und eine ventrale Partie geteilt, von denen erstere nur eine Tasche ist, die nichts mit einer Vagina masculina zu schaffen hat, wie LEUCKART vermutete. Im ventralen Teil mündet die Prostata. Die Vasa deferentia münden auf dem oben erwähnten Zapfen.

Ehe ich auf die Beschreibung der akzessorischen Drüsen eingehe, werde ich zuerst bei der Bildung, die DISSELHORST als ein „Samenreservoir“ bezeichnet, etwas verweilen. In meiner vorigen Arbeit habe ich gezeigt, daß sie dadurch entstanden ist, daß der Nebenhodenschwanz eine große Menge von Schlingen bildet, ehe er allmählich in das viel weitere Vas deferens übergeht, das sich auch an der Bildung des „Samenreservoirs“ beteiligt. Inmitten dieser Bildung fand ich bei einem Brunstexemplar, wie schon erwähnt, eine dreieckige Blase mit einem atrophierten Ausführungsgang und sprach

die Vermutung aus, sie könnte möglicherweise ein Vas aberrans sein. Jetzt habe ich gefunden, daß sie ein Secret enthält und daß ihre Wände aus einem drüsenähnlichen Gewebe gebaut und mit einem Cylinderepithel gekleidet sind. Infolge der Beschaffenheit des Materials kann ich nicht entscheiden, ob sie eine Lymphdrüse oder eine gewöhnliche Drüse mit innerer Secretion sei.

Glandulae vesiculares oder andere Drüsenbildungen am Vas deferens fehlen.

Die Prostata liegt ventral von der Basis der Harnblase. Der histologische Bau ist von mehreren Verfassern beschrieben worden. LEYDIG sagt nichts von der Zahl der Ausführungsgänge, OUDEMANS, daß sie auf jeder Seite in einen einzigen Gang zusammenlaufe, RAUTHER dagegen, daß es auf jeder Seite 2 seien. Das Lumen des innern Paares soll nach letztem Verfasser durch Falten stark verengert sein, während das äußere Paar ein weit offenes Lumen besitzt. Bei 4 unter 5 von mir untersuchten Exemplaren fand ich auf jeder Seite 2 beinahe gleichgroße Kanäle. Die Größe des Lumens kann ein wenig wechseln. Bei dem 5. Exemplar fanden sich auf der einen Seite 2 gut entwickelte Ausführungsgänge, während die andere Seite mit 3 solchen Gängen ausgestattet war, denen jede Verengung des Lumens fehlte. Die Ausführungsgänge scheinen also auf jeder Seite gewöhnlich 2 zu sein. Aber eine Variation ist hier vorhanden, deren Grenzen erst durch die Untersuchung von einer großen Anzahl von Individuen sich feststellen lassen.

Glandulae urethrales. Nach LEYDIG und JOH. MÜLLER treten Urethraldrüsen als einfache Schläuche im Epithel des erweiterten Teils des Urogenitalkanals auf. RAUTHER, der diese Drüsen später untersuchte, fand sie auch am Ende der Ausführungsgänge der Prostata. Es scheint ihm, als seien diese Bildungen nicht wahre Drüsen oder nur während der Brunstzeit völlig ausgebildet. Mein Material, das zwar keine sichern histologischen Schlüsse erlaubt, scheint die LEYDIG'sche Ansicht zu bestätigen, daß es sich hier um wahre Drüsen handelt.

Die COWPER'schen Drüsen sind wie die übrigen akzesorischen Drüsen von verschiedenen Verfassern untersucht worden. Sie liegen caudalwärts vom Becken und münden nach meinen eigenen Untersuchungen mit je einem langen Ausführungsgang in unmittelbarer Nähe vom Crus penis, nachdem dieser Gang einen weiten Bogen beschrieben hat (Fig. Q). RAUTHER's Angabe, daß die Ausführungsgänge dieser Drüsen ein wenig unterhalb der Prostata

münden, scheint mir zweifelhaft, da meine 5 Exemplare keine Variation in dieser Hinsicht zeigen.

Die Rute entspringt mit einem sehr großen Crus von den weit gespreizten Sitzbeinen. Der proximale, kopfwärts gerichtete Teil des Penis begleitet auf einer Strecke von etwa 12 mm die Bauchwand, um dann nach hinten gerichtet zu werden, und die Pars libera endet spitz. Die schwach gespaltene Vorhaut ist durch ein gut entwickeltes Perineum vom After ganz getrennt. Das Corpus fibrosum, das mit einem kräftigen Septum versehen ist, erreicht die Spitze der Pars libera nicht, sondern ist hier durch ein Os priapi ersetzt, das mit seiner Basis in das Septum eindringt. Das Os priapi wurde schon von LEYDIG im Jahre 1850 gefunden, aber seine Untersuchung scheint nachher in Vergessenheit geraten, und das Vorkommen eines Os priapi wurde von LILJEBORG und GERHARDT bestritten. Im Jahre 1907 fand ich auf Serienschnitten des Penis ein Os priapi, das mir ungefähr 1 mm lang schien. Da indessen GERHARDT noch im Jahre 1908 kein Os penis bei *Talpa* finden kann, habe ich aufs neue die Frage untersucht und bei 6 Exemplaren einen Penisknochen gefunden (sämtliche Exemplare sind aus Süd-Schweden). Folgende Tabelle gibt nach sorgfältigen Messungen die Länge des Os priapi an.

juv.	1,84	mm.
?	2,14	„
ad.	2,30	„
„	2,64	„
„	2,67	„
„	2,72	„

Durch diese Messungen scheint es mir festgestellt, daß *Talpa europaea* ein recht gut entwickelter Penisknochen zukommt. Er hat die Form eines feinen Stabes von ziemlich gleichmäßiger Dicke, dessen Spitze etwas angeschwollen und mit körnigen Erhöhungen versehen ist. Der Penisknochen, der, wie schon erwähnt, eine unmittelbare Fortsetzung des Septums ist, wird von einer mächtigen Hülle aus Bindegewebe umgeben.

Wie schon LEYDIG hervorgehoben hat, ist die Pars libera, außer der Spitze, mit Stacheln bewaffnet. Meine Untersuchungen zeigen, daß diese Stacheln nur den erwachsenen Individuen zukommen. Sie sind klein, rückwärts gerichtet und zeigen keine besondere Gruppierung. Sie kommen dadurch zustande, daß die Papillen der Haut in die Höhe gewachsen sind und die deckende Hornlage der Ober-

haut starr geworden ist. Vor der ersten Copulation fehlt der Haut der Pars libera eine Hornlage, und sie ist mit der Schleimhaut des Präputiums verwachsen, d. h. die Glandarlamelle (FLEISCHMANN) bleibt unverändert bis auf diese Zeit erhalten. Nur die äußerste Spitze der Rute ist frei und mit einer Hornlage gekleidet. In diesem Stadium erkennt man die oben erwähnten Stacheln als sehr kleine niedergedrückte Bildungen, die viel schwächer als bei den erwachsenen Tieren sind.

Nach RAUTHER soll bei *Talpa* ein akzessorisches Schwellgewebe vorkommen. Über diese Frage kann ich nichts mit absoluter Sicherheit äußern. Es scheint mir aber, als ob sich eine schwache Andeutung eines solchen Gewebes im hintern Teil der Vorhaut und ihrer Verlängerung nach hinten fände. Wie bei den Centetiden distinkt begrenzt ist es aber nicht, sondern vielmehr eine schwache Vascularisierung des subcutanen Bindegewebes.

### *Talpa micrura.*

Die Lage der Hoden ist dieselbe wie bei *T. europaea*. Aus meiner mikroskopischen Untersuchung der akzessorischen Drüsen und ihrer Ausführungsgänge geht hervor, daß auch diese Drüsen mit der oben erwähnten Form übereinstimmen. Ihre histologische Beschaffenheit habe ich nicht Gelegenheit gehabt zu studieren.

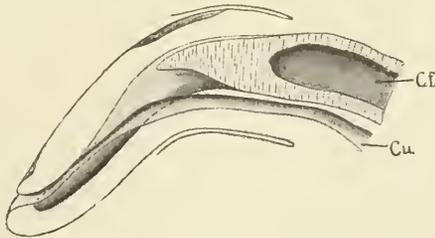


Fig. R.

*Talpa micrura.* Längsschnitt durch die Pars libera Penis (Rekonstruktion). 11:1.  
C. f. Corpus fibrosum. C. u. Canalis urogenitalis.

Den Bau des Penis dagegen habe ich genau untersucht und dabei gefunden, daß *Talpa micrura* in dieser Hinsicht bedeutend von *T. europaea* abweicht. Die Vorhaut ist bei ersterer Form nicht durch ein deutliches Perineum vom After getrennt wie bei letzterer. Die Strecke zwischen After und Vorhaut ist bei *T. micrura* gering und unbehaart. Die Rute ist wie bei *T. europaea* mit einem Crus am

Becken befestigt, sie ist aber verhältnismäßig bedeutend kürzer und dicker (10,5 mm vom Crus bis zur Penisspitze). Die Pars libera ist ein wenig abgeplattet und mit einer Furche versehen, die fast um die ganze Spitze verläuft. Der Oberfläche fehlen Stacheln oder irgendeine andere Bewaffnung. Das Corpus fibrosum besitzt im Penisschaft kein Septum. Ein solches ist aber an der Basis der Pars libera vorhanden. Bald aber spaltet sich das Corpus fibrosum in 2 Zylinder, die sich auf beide Seiten des Urogenitalkanals legen (Fig. R). Ein Os priapi fehlt. Das Corpus spongiosum ist in der Pars libera gut entwickelt, indem es das Corpus fibrosum und den Canalis urogenitalis umschließt.

### *Mogera insularis.*

Diese seltne Form stimmt in mehrfacher Hinsicht mit der vorigen überein. So ist auch hier die Vorhaut nur schwach von dem vorspringenden After abgesetzt. Die Rute ist wie bei *Talpa micrura* kürzer und dicker als bei *T. europaea*. Im Penisschaft fehlt im proximalen Teil ein Septum, und in der Pars libera zeigt das Corpus fibrosum dieselbe eigentümliche Spaltung wie bei *T. micrura*. Zwischen den beiden Schenkeln des Corpus fibrosum biegt der Urogenitalkanal nach oben um und mündet durch eine längs verlaufende Spalte. Ein Penisknochen fehlt. Das Corpus spongiosum verhält sich ungefähr wie bei *T. micrura*. Es fehlen hier sowohl Stacheln als auch eine Ringfurche.

### *Scalops aquaticus.*

Die Lage der Hoden ist dieselbe wie bei *Talpa*. Der Beckenteil des Urogenitalkanals ist nicht wie bei *T. europaea* angeschwollen. Hier findet sich nur eine schwache Andeutung des Blindsackes, der bei *Talpa* eine sehr bedeutende Größe erreicht hat (Fig. S).

Drüsenbildungen am Vas deferens fehlen.

Die Prostata liegt wie bei *Talpa* an der Basis der Harnblase. Sie mündet bei dem von mir untersuchten Exemplare mit 2 Ausführungsgängen auf jeder Seite. Die Mündungen sind aber viel weiter voneinander entfernt als bei *Talpa*.

Ob *Scalops* Urethraldrüsen zukommen, war mir nicht möglich zu entscheiden.

Die Lage der COWPER'schen Drüsen ist dieselbe wie bei *Talpa*. Die Drüsen besitzen sehr lange Ausführungsgänge. Auf

jeder Seite laufen die einzelnen Äste in einen großen Stamm zusammen, der sich mit dem Stamme der andern Seite verbindet. Die Mündung liegt etwas unterhalb des Crus penis.

Die Rute verhält sich wie bei *T. europaea* hinsichtlich des Crus und der S förmigen Umbiegung, nur mit dem Unterschied, daß sie etwas kürzer und dicker ist, dadurch an *T. micrura* und *Mogera insularis* erinnernd. Die Vorhaut ist vom After durch ein Perineum getrennt. Das Corpus fibrosum besitzt im proximalen Teil ein gut ausgebildetes Septum. Dieses sowohl als ein Os priapi fehlt dem distalen Drittel. Das Corpus spongiosum ist sogar noch kräftiger als bei *T. micrura* entwickelt und umschließt (wenigstens in der Pars libera) das Corpus fibrosum und den Urogenitalkanal als ein mächtiger Zylinder. Nach hinten erstreckt sich das Corpus spongiosum wie bei *T. europaea* bis auf die taschenähnliche Erweiterung des Urogenitalkanals. Die Haut der Pars libera ist mit einer Menge von Stacheln bewaffnet, die über die ganze Fläche gleich verteilt sind.

### *Scapanus breweri.*

Die Lage der Hoden ist dieselbe wie bei den übrigen Talpiden. Auch die akzessorischen Drüsen scheinen mit denjenigen der Talpiden übereinzustimmen.

Die Rute ist ziemlich kurz und schmal, doch war das untersuchte Exemplar nicht in der Brunstzeit. Das Crus penis ist hier wie bei den übrigen Talpiden kräftig, während der Penis nur 8,5 mm lang ist, wovon 4,8 mm auf den nach hinten gerichteten Teil kommen. Die Vorhaut ist vom After deutlich getrennt. Das Corpus fibrosum ist anfangs mit einem Septum versehen, das hier und da durchbrochen ist und im distalen Teil ganz fehlt. In der Pars libera endet das Corpus fibrosum mit einem nagelförmigen Os priapi (Fig. T). Das Corpus spongiosum ist im distalen Teil der Pars libera ziemlich gut ausgebildet. Der Pars libera fehlt jede Bewaffnung mit Stacheln, und der Canalis urogenitalis mündet ein wenig hinter ihrer Spitze.

### *Condylura cristata.*

Betreffs der akzessorischen Drüsen und der Lage der Hoden scheinen nach makroskopischen Untersuchungen keine wesentliche Verschiedenheiten zwischen *Condylura* und den übrigen Talpiden vorhanden zu sein.

Der Penis ist am Becken befestigt, S förmig gebogen und mit

einer schmalen, spitzen Pars libera versehen, die nicht mit Stacheln bewaffnet ist. Das Corpus fibrosum, das die ganze Pars libera durch-

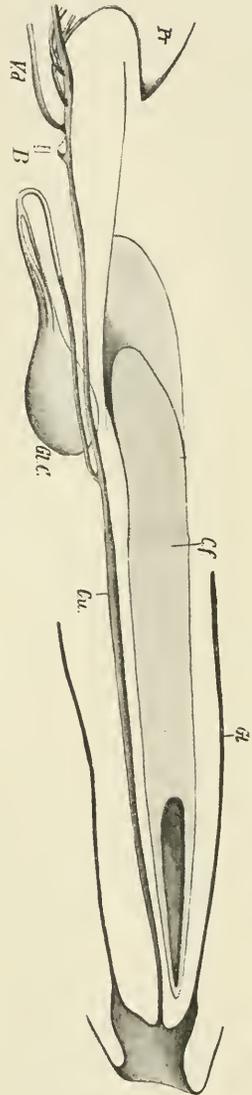


Fig. S.

*Scolops aquaticus*. Längsschnitt durch den Urogenitalkanal und den Penis (Rekonstruktion). 11:1.  
*C. f.* Corpus fibrosum. *C. u.* Canalis uregenitalis. *T. d.* Vas deferens. *Gl.* Glandarlamelle. *Pr.* Prostata.  
*Gl. C.* Glandula Cowperi. *B.* Blindsack.



Fig. T.

*Scapanus brevieri*. Die Spitze der Pars libera. Penis mit dem Penisknochen. 13:1.

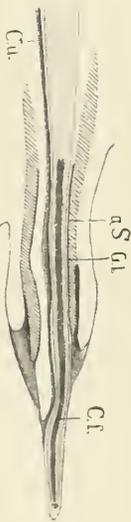


Fig. U.

*Condylura cristata*. Längsschnitt durch die distale Hälfte des Penis (Rekonstruktion). 7:1.  
*C. f.* Corpus fibrosum. *a. S.* akzessorisches Schwellgewebe.  
*Gl.* Glandarlamelle. *C. u.* Canalis uregenitalis.

setzt, besitzt in seiner proximalen Hälfte ein ziemlich kräftiges Septum. Die distale Hälfte dagegen entbehrt eines Septums. Irgend-

eine Andeutung eines Os priapi ist hier nicht vorhanden. Das Corpus spongiosum ist in der Pars libera bei weitem nicht so kräftig wie bei *Scalops*, wenn es auch etwas kräftiger als bei *Talpa europaea* ist. Außer dem Corpus fibrosum und dem Corpus spongiosum kommt bei *Condylura* noch ein Schwellkörper hinzu, der subcutanen Ursprungs ist. Als ein Zylinder umschließt dieses akzessorische Schwellgewebe den proximalen Teil der Pars libera und den distalen Teil des Penischaftes. Dann geht es allmählich in das subcutane Bindegewebe über (Fig. U).

Die ursprüngliche Präputialhöhle ist jetzt ohne Funktion. Sie bleibt nur als eine Epithellamelle zwischen der Pars libera und dem oben erwähnten Zylinder zurück, und an seiner Stelle ist eine sekundäre Präputialhöhle entstanden.

### *Myogale moschata.*

DOBSON, der sowohl diese Art als auch *M. pyrenaica* untersucht hat, beschreibt die Hoden und ihre Lage und teilt mit, daß sich bei diesen beiden Formen sowohl COWPER'SCHE Drüsen als Prostata finden. Vom Penis sagt er, er sei umgebogen und entbehre eines Os priapi. Die Pars libera ist mit dicken, verhornten Falten versehen, die bei *M. moschata* mit rückwärts gerichteten Stacheln bewaffnet sind. Solche Stacheln fehlen *M. pyrenaica*.

In meiner frühern Arbeit habe ich die Lage der Hoden beschrieben und eine Abbildung der Pars libera bei *M. moschata* gegeben. Auch diesmal habe ich über ein erwachsenes Exemplar von *M. moschata* verfügt. Betreffs die Lage der Hoden habe ich nichts über meine vorigen Angaben hinaus hinzuzufügen, da sich die Hoden ganz wie bei den übrigen Talpiden verhalten. Die akzessorischen Drüsen und den Penis habe ich jetzt untersucht und dabei folgendes gefunden.

Der Beckenteil des Urogenitalkanals ist nicht wie bei *Talpa* und *Scalops* mit einer blinden Tasche versehen und geht unmerklich in den penialen Teil über.

Es fehlen bei *Myogale* sowohl als bei den übrigen Talpiden Drüsenbildungen am Vas deferens.

Die Prostata liegt auf der Ventralseite der Harnblase und mündet mit je 2 Ausführungsgängen auf jeder Seite in den Urogenitalkanal. Die Mündung des einen Ganges liegt oberhalb der Mündung des Vas deferens, die Mündung des andern Ganges unterhalb derselben.

Ob *Myogale* Urethraldrüsen besitzt, kann ich an meinem Material nicht mit hinlänglicher Sicherheit entscheiden. Die innere Wand des Beckenteils des Urogenitalkanals ist tief gefaltet, und diese Falten scheinen wenigstens teilweise den Drüsenschläuchen zu entsprechen, die sich bei *Talpa* an derselben Stelle finden.

Die COWPER'schen Drüsen liegen innerhalb des Beckens und nicht wie bei den übrigen Talpiden außerhalb desselben. Sie münden mit je einem kurzen Ausführungsgang in den Beckenteil des Urogenitalkanals. Jede Drüse ist zum Teil in die Muskulatur des Urogenitalkanals eingebettet. Auf einem Querschnitte durch die Wand des Urogenitalkanals und die COWPER'schen Drüsen findet man, daß die Muskellage, die den freien Teil der Drüse umgibt, nur ein Derivat der Muskulatur des Urogenitalkanals ist. Im innern Bau scheinen sie von den COWPER'schen Drüsen bei *Talpa* dadurch abzuweichen, daß sie bedeutend größere Lumina besitzen.

Die Rute ist wie bei den übrigen Talpiden mit einem großen Crus versehen und hat dieselbe S-förmige Umbiegung wie bei ihnen. Die Vorhaut ist vom After durch ein deutliches Perineum getrennt. Das Corpus fibrosum besitzt nur in der Nähe vom Crus penis ein Septum. Sonst fehlt es ganz. Im vordern Teil der Pars libera liegt ein 0,94 mm langes Os priapi. Das Corpus spongiosum erstreckt sich noch weiter auf den Beckenteil des Urogenitalkanals hinauf als bei *Talpa*, ohne jedoch eine so kräftige Entwicklung wie bei letzterer erreicht zu haben. In der Pars libera ist es gut entwickelt und bildet im terminalen Teil das eigentliche Schwellorgan. Die Haut der Pars libera ist, wie schon DOBSON gefunden hat, mit Reihen von Stacheln bewaffnet. Der Urogenitalkanal mündet in eine Furche auf der Ventralseite der Pars libera etwas hinter der Spitze.

#### *Erinaccidae.*

#### *Gymnurinae.*

WEBER beschreibt und bildet die männlichen Geschlechtsorgane bei *Hylomys* und *Gymnura* ab und hebt hervor, daß bei ihnen die Hoden zeitlebens, nachdem die Geschlechtsreife eingetreten ist, in Cremastersäcken liegen. Er findet im Bau des Vas deferens viele Ähnlichkeiten zwischen den beiden Formen. Nach LECHE aber soll wenigstens bei *Gymnura* ein periodischer Descensus testicularum stattfinden. Ich selbst habe mich in meiner Arbeit über die männ-

lichen Geschlechtsorgane bei Insectivoren der WEBER'schen Auffassung angeschlossen.

Die Rute ist nach LECHE sowohl bei *Hylomys* als bei *Gymnura* schwach Sförmig gebogen, und der Urogenitalkanal mündet auf der Spitze der Rute. Die Pars libera ist mit rückwärts gerichteten Stacheln bewaffnet, die bei *Gymnura* ziemlich schwach und mehr gleichmäßig über die ganze Haut verteilt sind als bei *Hylomys*, wo sie geringer an Zahl, aber kräftiger sind und sich hauptsächlich auf der Dorsalseite des Penis finden.

Für die vorliegende Untersuchung habe ich über 2 erwachsene Exemplare von *Hylomys suillus*, von denen das eine ein Brunstexemplar war, und über ein erwachsenes Exemplar sowie ein zartes Junges von *Gymnura rafflesii* verfügt. Ich habe mich sowohl der Sektion als der Schmitte durch die verschiedenen Teile bedient. Von dem nicht brünstigen Exemplar von *Hylomys* habe ich nach den Serienschritten eine Rekonstruktion gemacht.

### *Hylomys suillus.*

*Hylomys suillus* hat, wie ich mit LECHE und WEBER in meiner Arbeit vom Jahre 1907 vermutete, zweifelsohne die Hoden zeitlebens in ziemlich tiefe, recht weit caudalwärts gelegene Cremastersäcke eingesenkt. Der Beckenteil des Urogenitalkanal ist vom penialen Teil nicht deutlich abgesetzt. Die Grenze dürfte am besten etwa am Crus penis oder an die Mündungen der COWPER'schen Drüsen gesetzt werden.

Glandulae vesiculares fehlen.

Glandulae vasis deferentis. Das Vas deferens ist mit 2 Anschwellungen versehen, die sich durch ihren Bau als 2 deutlich voneinander geschiedene Drüsen dokumentieren. Zwischen dem Nebenhoden und der ersten dieser Anschwellungen besteht die Wand des Vas deferens aus 2 Schichten von glatter Muskulatur. Die innere Schicht ist eine Ringschicht, die äußere eine Längsschicht. Die 1. Anschwellung ist aus einer großen Anzahl von beinahe unverästelten Drüsenschläuchen mit weiten Lumina zusammengesetzt. Das Epithel der Drüse scheint mir ein hohes Cylinderepithel zu sein, und in den Wänden der Drüse sind wahrscheinlich dieselben Muskelschichten wie im Vas deferens vorhanden (wenigstens die Ringmuskelschicht). Daß hier nicht von einer Aufwindung des Vas deferens die Rede sein kann, wird durch die Serienschritte völlig bewiesen. Diese zeigen nämlich, daß das Vas deferens am Rande

der Anschwellung verläuft und von hier aus nur auf der Lateralseite die betreffenden Drüsenschläuche herausendet. Infolge der Beschaffenheit des Materials ist es mir nicht möglich zu entscheiden, ob irgendeine der Muskelschichten des Vas deferens die ganze Anschwellung umschließt. Es scheint mir aber, als seien einzelne Muskelfasern in das Bindegewebe eingelagert, welches die Drüse bekleidet.

Die 2. Anschwellung am Vas deferens liegt der 1. sehr nahe,

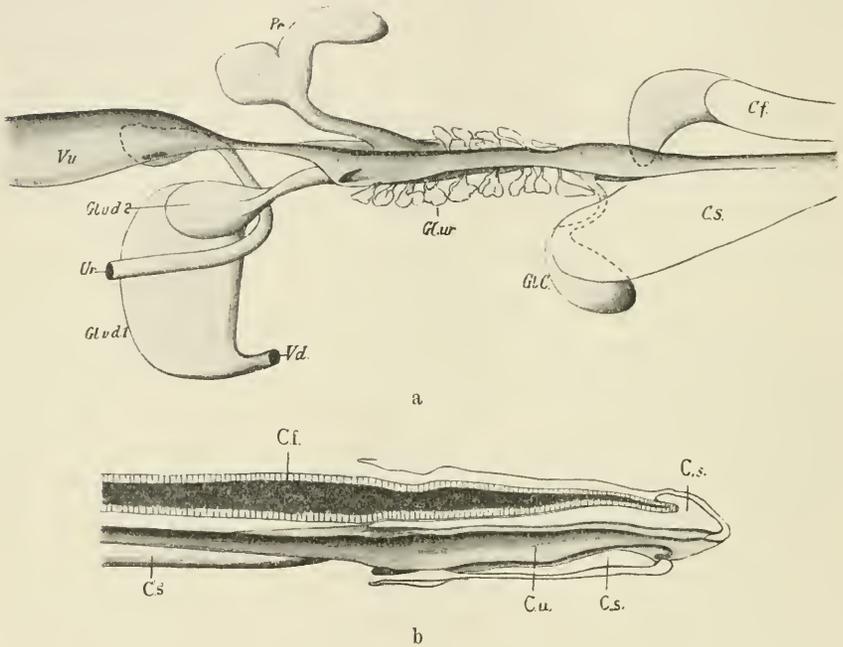


Fig. V.

*Hylomys suillus*. a Längsschnitt durch den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals mit den akzessorischen Drüsen. b Längsschnitt durch den Penis (Rekonstruktion). *V. u* Vesica urinaria. *Ur* Ureter. *V. d* Vas deferens. *Gl. ur* Glandulae urethrales (etwas schematisiert). *Gl. C* Glandula Cowperi. *Pr* Prostata. *Gl. v. d. 1* u. *2*. Glandulae varis deferentis. *C. f* Corpus fibrosum. *C. s* Corpus spongiosum. *C. u* Canalis urogenitalis. 11:1.

ist aber kleiner als diese und weicht durch ihren Bau bedeutend davon ab. Das Vas deferens liegt hier inmitten der Drüse und sendet nach allen Richtungen Drüsenschläuche aus, die weit mehr verästelt und mit kleinern Lumina versehen sind. Über die Beschaffenheit des Epithels habe ich mir keine Meinung bilden können. Die Wände der einzelnen Drüsenschläuche besitzen keine besondere

Muskulatur, wie es bei der 1. Drüse der Fall ist, sondern die äußere Muskellage, die hier bedeutend an Stärke abnimmt, bildet die Wände der ganzen Drüsenmasse, während die innere Lage beinahe völlig verschwunden ist oder nur als einzelne Fasern die Wand des Vas deferens begleitet.

Obwohl das Material infolge der Beschaffenheit ein näheres Studium der Histologie nicht erlaubt, ist es jedenfalls unzweifelhaft, daß das Vas deferens hier mit 2 Drüsen ausgestattet ist, die bedeutende Verschiedenheiten in ihrem Bau aufweisen.

Die Prostata ist ein relativ kleines Drüsenpaar, das an der Basis der Harnblase auf der Ventralseite liegt. Jede Drüse ist durch eine seichte Furche in 2 Lappen geteilt, die aber nur einen gemeinsamen Ausführungskanal besitzen. Die beiden Kanäle sind ziemlich weit und münden auf der Ventralseite des Canalis urogenitalis etwas unterhalb der Mündungen der Vasa deferentia (Fig. Va).

Urethraldrüsen sind rings um den Urogenitalkanal in großer Zahl vorhanden. Sie erstrecken sich bei dem von mir untersuchten Exemplar nicht außerhalb des M. urethralis. Sie sind meistens stark verästelte, tubulöse Drüsen mit deutlichen, wenn auch kurzen Ausführungsgängen. Sie liegen zwischen den Mündungen der Prostata und den Mündungen der COWPER'schen Drüsen.

Die COWPER'schen Drüsen sind von ungefähr derselben Größe wie die Vorsteherdrüsen. Ihre Ausführungsgänge liegen unmittelbar oberhalb des Crus penis. Durch ihren Bau dokumentieren sie sich als alveoläre Drüsen mit einem etwas größern Lumen inmitten, welches als Ausführungsgang fungiert. Die Wände der Drüsen besitzen eine kräftige Lage von quergestreifter Muskulatur.

Ein Vergleich zwischen den beiden *Hylomys*-Exemplaren zeigt, daß sowohl die Hoden als auch die Rute und die akzessorischen Drüsen während der Brunstzeit an Größe bedeutend zunehmen.

Die Rute ist mit einem gut entwickelten Crus penis am Becken befestigt. Sie schlägt sich auf die Bauchwand herum, so daß die Pars libera kopfwärts gerichtet wird. Dadurch wird die Vorhaut vom After durch ein sehr breites Perineum getrennt. Dem Corpus fibrosum fehlt ein mediales Septum. Es finden sich an seiner Stelle eine große Anzahl von kleinern Septa, die auf einem Querschnitte fächerförmig ausstrahlen scheinen (Fig. Wa). Das Corpus fibrosum umschließt fast den ganzen Urogenitalkanal, so daß dieser wie in einer tiefen Rinne liegt. Vorn nimmt das C. fibrosum an Größe ab und erreicht die Spitze der Pars libera nicht. Diese wird vom

Corpus spongiosum umgeben. Das C. spongiosum zeigt im proximalen Teil eine Andeutung von Spaltung. Es ist mit einem schwachen medialen Septum versehen (Fig. Wb) und behält durch fast die ganze Rute seinen doppelten Charakter. Die proximale

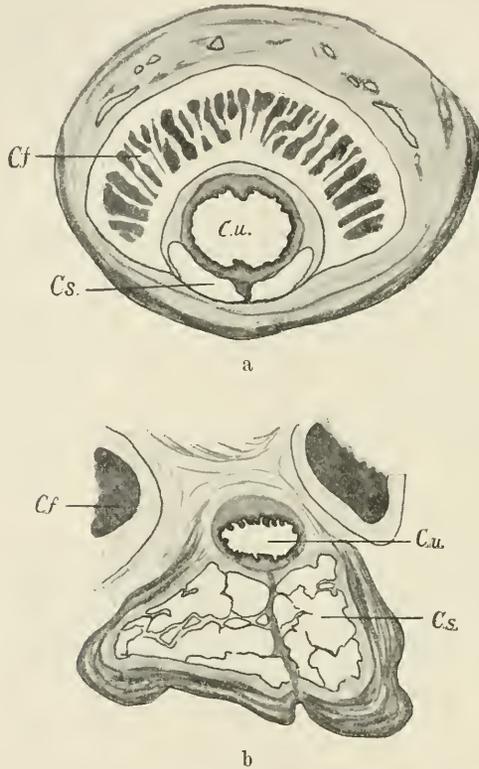


Fig. W.

*Hylomys suillus*. a Querschnitt durch den Penisschaft. 34:1. b Querschnitt durch den proximalen Teil des Penis. 20:1.

*C. f* Corpus fibrosum. *C. s* Corpus spongiosum. *C. u* Canalis urogenitalis.

Partie des C. spongiosum liegt ventral vom Urogenitalkanal. Weiter nach vorn aber schlagen sich die beiden Hälften um die Lateralseiten herum, nehmen bedeutend an Größe zu und umschließen endlich in der Pars libera den Urogenitalkanal. Die Pars libera ist in der Ruhelage nicht deutlich vom Penisschaft abgesetzt, scheint aber nach dem Bau des C. spongiosum bei der Erektion bedeutend anschwellen zu können. Die Haut der Pars libera ist mit kräftigen,

rückwärts gerichteten Stacheln bewaffnet, die besonders auf der Oberseite zahlreich sind. Das Brunstexemplar ist mit einer Einschnürung rings um die Spitze der Pars libera und einem Wall um die Mündung des Urogenitalkanals versehen. Eine Rekonstruktion der Serienschmitte von dem nicht brünstigen Exemplar zeigt, daß der vorderste Teil der Pars libera durch eine seichte Furche auf der Ventralseite in einen kleinern ventralen und einen größern dorsalen Abschnitt zerfällt. An Bildung des erstern beteiligt sich nur das Corpus spongiosum, während in den letztern auch das Corpus fibrosum mit seinem vordersten Teil hereinragt. Die Mündung des Urogenitalkanals liegt in der dorsalen, größern Partie (Fig. Vb).

### *Gymnura rafflesii.*

*Gymnura rafflesii* stimmt betreffs der männlichen Geschlechtsorgane beinahe völlig mit *Hylomys* überein. Dieselbe Zahl und Anordnung der akzessorischen Drüsen ist hier vorhanden. Wahrscheinlich sind jedoch im feinern Bau dieser Drüsen einige kleinere, unwesentliche Verschiedenheiten vorhanden, wenigstens bei denjenigen, die am Vas deferens liegen. Indessen kann ich der Beschaffenheit des Materials wegen nichts mit Sicherheit entscheiden. So scheint z. B. bei *Gymnura* das Epithel jedes Drüsenschlauchs in der 1. der beiden Drüsen am Vas deferens gefaltet zu sein, während dem Epithel derselben Drüse der beiden *Hylomys*-Exemplare solche Falten fehlen.

Die Pars libera, welche der Furchen oder Einschnürungen entbehrt, ist mit einer großen Zahl von Stacheln bewaffnet, die schwächer und mehr gleichmäßig über die Haut verbreitet sind als bei *Hylomys*.

### *Erinaceinae.*

#### *Erinaceus europaeus.*

Unter den Insectenfressern gibt es wohl keinen, der so oft wie *Erinaceus europaeus* untersucht wurde. Beschreibungen und Abbildungen kommen häufig sowohl in der ältern als in der neuern Literatur vor.

Durch die Untersuchungen verschiedener Forscher ist jetzt festgestellt worden, daß die Lage der Hoden nicht immer dieselbe ist. Bei einigen erwachsenen Individuen liegen sie in einen seichten Cremastersack eingesenkt, bei andern, ebenfalls erwachsenen Exem-

plaren dagegen findet man sie intraabdominal, in der Inguinalregion. Sie stehen im letztern Falle mit einem Conus inguinalis in Verbindung. Es ist mir ebensowenig wie andern Forschern gelungen, das Vorkommen eines periodischen Descensus testicularum oder das Gegenteil zu beweisen.

Wie bei *Hylomys* und *Gymnura* zerfällt nicht der Urogenitalkanal durch eine Einschnürung in einen deutlichen Beckenteil und einen penialen Teil. Zum erstern dürfte man den Teil rechnen, in welchen die Urethra, die Vasa deferentia und die akzessorischen Drüsen münden. Das übrige gehört zum penialen Teil.

Der Beckenteil ist proximal mit einer sackförmigen Ausstülpung versehen, die von mehreren Forschern unrichtig als eine Vagina masculina bezeichnet wurde, wie es schon RAUTHER gezeigt hat.

Die Urethra ist sehr lang und mündet wie die Vasa deferentia und die Prostata I und II R.<sup>1)</sup> (Vesicula seminalis und Prostata I D.) an der Ventralseite des angeschwollenen Beckenteils des Urogenitalkanals, während die Prostata III R. (Prostata II D.) sowohl als auch die COWPER'schen Drüsen mit allen ihren Ausführungsgängen auf der Dorsalseite münden (Fig. X).

Bei meinen eignen Untersuchungen über den Bau der akzessorischen Drüsen habe ich ungefähr dieselben Resultate wie Oudemans erhalten. Indessen bin ich der Meinung, daß er die Verhältnisse nicht ganz richtig aufgefaßt hat. Oben ist schon erwähnt worden, daß die sackförmige Ausstülpung am proximalen Teil des Urogenitalkanals nichts mit einer Vagina masculina zu tun hat. Sie ist nur eine sekundäre Bildung des Urogenitalkanals selbst, d. h. die Mündung der Urethra lag ursprünglich am proximalen Ende des Urogenitalkanals wie bei den übrigen Insectivoren und ist später nach der Dorsalseite desselben verschoben worden. Deshalb gehören auch die Mündungen der Vasa deferentia und der Prostata I R. genetisch der Ventralseite zu.

Die Bezeichnung der Drüsen wird also meiner Ansicht nach die im Folgenden benutzte sein müssen.

Drüsen, die in unmittelbarer Verbindung mit den Vasa deferentia stehen, fehlen nach den meisten Verfassern. Gross hat indessen sehr kleine Drüsen an dem distalen Teil des Vas deferens nachgewiesen. Ich habe diese Drüsen nicht finden können, aber ich zweifle durchaus nicht an der Richtigkeit der betreffenden Angabe.

---

1) R = RAUTHER, D = DISSELHORST.

Vielleicht wechseln diese Drüsen mit den Jahreszeiten oder bei den Individuen.

Die Prostata ist besonders kräftig und zerfällt in folgende Drüsenpartien:

Die Prostata I (II R., I D.) nenne ich die großen Drüsen, die auf der Ventralseite der Harnblase liegen und mit je einem Aus-

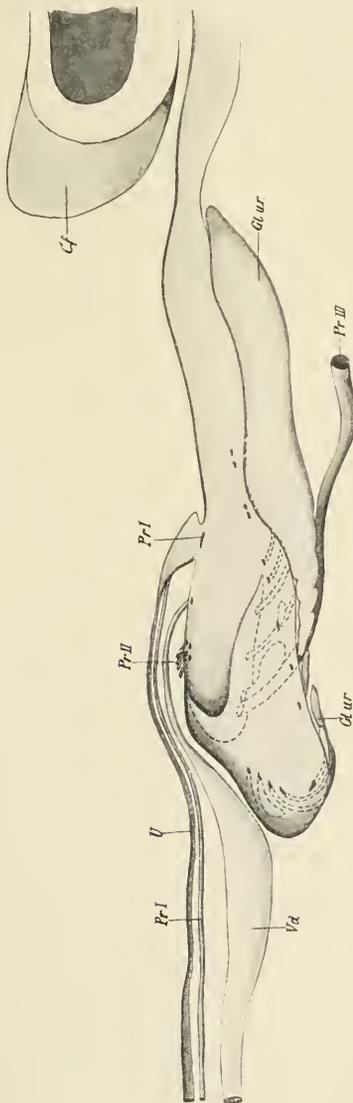


Fig. X.

*Erinaceus europaeus.*

Längsschnitt durch den Beckenabschnitt des Urogenitalkanals (Rekonstruktion). 9:2.

U Urethra. V.d Vas deferens. Gl. ur Glandulae urethrales. Pr I, II, III Ausführungsgänge der Prostata I, II, III. C.f Corpus fibrosum.

führungsgang auf beiden Seiten der Urethra unmittelbar in den Urogenitalkanal münden. Diese Drüsen nenne ich Prostata I, weil sie am Anfang des proximalen Teiles des Urogenitalkanals entstanden sind und in diesen Teil auch ausmünden.

Die Prostata II (I R., Ves. seminalis D.) besteht aus einer Drüsengruppe, die dorsal von der Harnblase liegt und gewöhnlich mit 4 Ausführungsgängen auf jeder Seite versehen ist, deren Mündungen etwas hinter den Mündungen der Vasa deferentia liegen. Deshalb betrachte ich diese Drüsen genetisch als einem weiter nach unten gelegenen Teil des Urogenitalkanals zugehörig und bezeichne sie mit II. Ich finde es nicht nötig, sie mit ebenso vielen Nummern zu bezeichnen, wie sich Drüsen und Ausführungsgänge finden, wie SEUBERT es tut, weil sie einander ganz gleich sind und sich durch ihren Bau bedeutend von den übrigen Prostatabildungen unterscheiden. Es ist möglich, daß bei den Individuen ihre Anzahl variiert. Nach SEUBERT sollen es nämlich 3 und nicht 4 auf jeder Seite sein. Die meisten Verfasser haben mit mir 4 gefunden. Nach GROSS können sogar nur 2 auf jeder Seite vorhanden sein.

Die Prostata III (III R., II D., Gl. Cowp. nach ältern Verfassern). In der sackförmigen Ausstülpung des Urogenitalkanals läuft auf jeder Seite eine Längsfalte. Dadurch entstehen 2 kleine seichte Taschen. Am Grunde jeder solchen Tasche liegt die Mündung der fraglichen Drüse (Fig. Y). (Zuweilen sind nach OUDEMANS 2 Mündungen in einer der Taschen vorhanden, was dann als eine individuelle Variation zu betrachten ist). Die Ausführungsgänge der Drüsen sind sehr lang und begleiten auf einer Strecke den Urogenitalkanal. Die Drüsen, die von beträchtlicher Größe sind und außerhalb des Beckens liegen, sollen nach einigen Verfassern in gewissen Beziehungen von den übrigen Vorsteherdrüsen hinsichtlich des Baues abweichen. Wir werden sehen, daß die Prostata III den Urethraldrüsen morphologisch sehr nahe stehen.

Die Glandulae urethrales (zum Teil Gl. Cowp. LEYDIG). LEYDIG entdeckte, daß sich auf der Dorsalseite des Urogenitalkanals innerhalb des M. urethralis 2 größere, in mehrere Lappen zerlegte Drüsenmassen finden, die eine große Menge von Ausführungsgängen haben. Nach OUDEMANS soll diese Drüsenmasse besonders im hintern Teil in eine Zahl von Lappen geteilt sein, denen eine gleiche Zahl von Ausführungsgängen entsprechen. Mit Recht hebt DISSELHORST hervor, daß man diese Drüsenmasse nicht als COWPER'sche Drüsen, sondern als Urethraldrüsen ansehen muß.

Meine eignen Untersuchungen weichen etwas von denen LEYDIG'S und OUDEMANS' ab. Dieselbe große, lappige Drüsenmasse mit mehreren Ausführungskanälen habe ich auch gefunden. Im hintern Teil zerfällt jede Drüse in eine Anzahl deutlich getrennter Urethraldrüsen, die je einen Ausführungsgang besitzen. Der Übergang ist

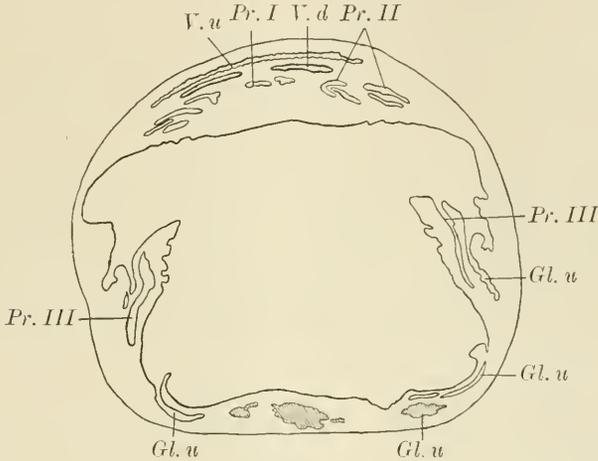


Fig. Y.

*Erinaceus europaeus*. Querschnitt durch den oberen Teil des Beckenabschnittes des Urogenitalkanals. 11:1.

V. d Vas deferens. V. u Vesica urinaria. Pr Ausführungsgänge der Prostata.  
Gl. u Glandulae urethrales.

nicht plötzlich, sondern geht nach und nach vor sich, indem die große Drüse hinten tiefer und tiefer gelappt wird, bis endlich jeder Lappen zu einer ganz selbständigen Drüse wird. Die Mündungen der Ausführungskanäle sind in einer einfachen Reihe geordnet. Hinten, d. h. in der sackförmigen Ausstülpung des Urogenitalkanals, spaltet sich diese Reihe in 2 Linien, von denen sich die eine bis in den Fundus des Sackes fortsetzt und hier gegen die Dorsalseite herumbiegt (Fig. X), während die andere in der oben erwähnten Tasche liegt. Am Ende der letztern Reihe liegt die Mündung der Prostata III, welche sich dadurch als eine sehr große Urethraldrüse dokumentiert, die aber nach ihrer Lage außerhalb des M. urethralis der früher gegebenen Definition gemäß als Gl. prostata bezeichnet werden muß.

COWPER'SCHE Drüsen fehlen.

Der Bau der Rute ist auch mehrfach untersucht worden. Hauptsächlich hat man dabei die äußern Charaktere berücksichtigt.

In seiner Untersuchung im Jahre 1904 hat GERHARDT infolge der Beschaffenheit seines Materials einige Fehler gemacht, die er aber im Jahre 1909 berichtigte.

Ich selbst hatte im Jahre 1907 Gelegenheit, den Penis bei *Erinaceus europaeus* und *E. auritus* zu untersuchen. Ich habe jetzt aufs neue die Rute bei *Erinaceus* untersucht und mich diesmal eines reichhaltigern Materials bedient.

Der Penis ist bei *E. europaeus* verhältnismäßig dick und kopfwärts gerichtet, ohne irgendeine Umbiegung der Pars libera nach hinten. Nicht selten aber ist der Schaft nach der Seite gebogen. Die Vorhaut ist durch ein breites Perineum vom After getrennt. Es fehlt dem Corpus fibrosum, das am Becken mit einem kräftigen Crus penis entspringt, ein mediales Septum. Anstatt dessen besitzt es, wie bei *Hylomys* und *Gymnura*, zahlreiche schwächere Nebensepta. Das Corpus fibrosum bildet auch hier eine Rinne. Die Ränder derselben sind bei *E. europaeus* mit längs verlaufenden Bindegewebe-massen versehen. Bei *E. auritus* und *E. pictus* sind diese Streifen von Bindegewebe nicht so kräftig entwickelt.

Das Corpus spongiosum ist im proximalen Teil nicht so groß wie bei *Hylomys* und *Gymnura*. In der Pars libera dagegen hat es eine bedeutende Entwicklung erreicht, wie wir sehen werden.

Die vordere Hälfte der Pars libera ist in einen kleinern dorsalen und einen größern ventralen Abschnitt geteilt (Fig. Z). Der

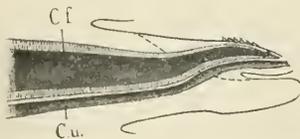


Fig. Z.

*Erinaceus auritus*. Längsschnitt durch die Pars libera Penis (Rekonstruktion). 3:1.

C. f. Corpus fibrosum. C. u. Canalis urogenitalis.

letztere umschließt fast den erstern. Durch den dorsalen Teil erstreckt sich das Corpus fibrosum beinahe bis an die Spitze des Penis, und die Mündung des Urogenitalkanals liegt ungefähr terminal. An der Bildung des dorsalen Abschnitts beteiligt sich auch das Corpus spongiosum ein wenig. Der untere und größere Teil ist nur vom Corpus spongiosum gebildet, das hier enorm angeschwollen ist. Der dorsale Abschnitt ist bei einigen *Erinaceus*-Arten mit Stacheln bewaffnet. Bei einem Exemplar von *E. auritus* fand ich die Stacheln in 2 Doppelreihen geordnet mit 5 in der lateralen und 2 in der medialen Reihe. Ein anderes Exemplar hatte nur 2 einfache Reihen mit 6 Stacheln in jeder Reihe. *E. pictus* scheint mir mit letzterm

Exemplar übereinzustimmen. *E. europaeus* fehlen Stacheln. Sie sind durch 2 parallele Hautsäume ersetzt. Schwache Stacheln sollen jedoch nach LECHÉ zuweilen vorkommen. Bei *E. jerdoni* habe ich nicht mit Sicherheit Stacheln nachweisen können. Wie bei *E. europaeus* scheinen auch hier 2 Hautsäume die Stelle anzugeben, wo man bei andern Arten die Stacheln findet. Ein Os priapi fehlt.

### *Tupajidae.*

#### *Tupaja javanica.*

OUDEMANS scheint der Erste gewesen zu sein, der eine Beschreibung über den Bau der männlichen Geschlechtsorgane bei *Tupaja* gegeben hat. Er teilt uns mit, daß die Hoden in einem präpenialen Hodensack liegen. Er hat auch die akzessorischen Drüsen untersucht, aber dabei Resultate bekommen, die von den meinigen völlig abweichen. Ich werde seine Resultate hier mit einigen Worten anführen. Es sollen bei *Tupaja* sowohl Glandulae vasis def., als Gl. vesiculares und Gl. urethrales fehlen. Dagegen finden sich Vorsteherdrüsen und COWPER'sche Drüsen, beide acinös, letztere hinter dem M. bulbocavernosus gelegen und mit quergestreifter Muskulatur in den Wänden ausgestattet. Es soll auch eine sehr große Vagina masculina vorhanden sein. Im Urogenitalkanal hat er 5 Öffnungen gefunden, eine mediale Öffnung für die Vagina masculina, 2 für die Vasa deferentia und 2 für die Prostata, die alle auf derselben Höhe liegen.

Später hat auch WEBER die Lage der Hoden untersucht und dabei festgestellt, daß sie zeitlebens in einem präpenialen Hodensack liegen, der nur vom M. transversus abd. gebildet ist. Früher habe ich sowohl die Richtigkeit dieser Angabe hinsichtlich der Lage der Hoden als die Sform der Rute und das Fehlen eines Os priapi und akzessorischer Schwellkörper konstatiert.

Diesmal habe ich über 2 erwachsene Individuen und ein nicht ganz ausgewachsenes Tier verfügt. Von dem einen der beiden erwachsenen Exemplare und vom Jungen habe ich Schnittserien gemacht. Dabei habe ich folgende Resultate bekommen.

Die Hoden behalten zeitlebens, nachdem Geschlechtsreife eingetreten ist, ihren Platz im Hodensack, der außerhalb der Symphysis pubis liegt.

Der Nebenhodenschwanz macht am Übergang in das Vas deferens

eine Menge von Windungen, die auf dem medialen Teil des Hodens eine Anschwellung bildet. Diese Bildung erinnert sehr an das sogenannte Samenreservoir bei Chiropteren und *Talpa*. Bei *Tupaja* weicht sie dadurch von *Talpa* ab, daß sie vom Peritonealblatt nicht umgeben wird. Die Innenwände scheinen mit einer einfachen Schicht von kubischen Epithelzellen gekleidet zu sein, ohne irgend eine Drüsenstruktur zu zeigen.

Der Urogenitalkanal ist recht deutlich in 2 verschiedene Teile gesondert. Das junge Exemplar ist am proximalen Teil des penialen Abschnitts mit einem seichten Blindsack versehen, darin

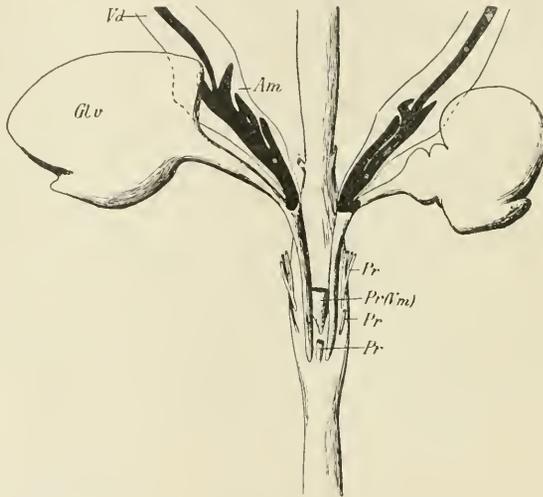


Fig. A<sup>1</sup>.

*Tupaja javanica*. Der proximale Abschnitt des Urogenitalkanals (Rekonstruktion). *V. d* Vas deferens. *Am* Ampulle (der Länge nach durchgeschnitten). *Gl. v* Glandula vesicularis. *Pr, Pr (V. m)* die abgeschnittenen Ausführungsgänge der Prostata.  
11 : 1.

an einige niedere Insectenfresser erinnernd. Das erwachsene Exemplar ist an der oben erwähnten Stelle etwas beschädigt. Deshalb war es mir nicht möglich zu entscheiden, ob es einen wirklichen Sack besitzt oder ob es sich nur um eine dorsale Erweiterung des Urogenitalkanals handelt.

Das Vas deferens nimmt in einiger Entfernung von der Mündung in den Urogenitalkanal an Größe zu und bildet eine deutliche Ampulle (Fig. A<sup>1</sup>). Ich bin darüber nicht ins klare gekommen, ob diese Bildung eine Drüse ist oder nicht. Die Wand des Vas deferens ist

mit Blindsäcken ausgestattet, in welche sich zahlreiche Falten der Schleimhaut hineinstülpen. Gleich unterhalb der Ampulle münden in das Vas deferens die

Glandulae vesiculares, die wohlentwickelt sind, die Form rundlicher Schläuche haben und enge Ausführungsgänge besitzen. Das sehr weite Lumen jeder Drüse ist mit einem Secret gefüllt. Die Mucosa bildet hier nur ziemlich unbedeutende Falten. Im schmälern Teil der Drüse dagegen sind sie zahlreicher und tiefer. Übrigens war es mir wegen der Beschaffenheit des Materials nicht möglich, genauere histologische Beobachtungen zu machen. Doch scheint mir der Bau der Vesiculae seminales beinahe völlig mit dem der oben erwähnten Ampullen übereinzustimmen.

Die Prostata (Fig. B<sup>1</sup>). Ein Drüsenpaar liegt gleich unterhalb der Glandulae vesiculares, den schmälern Teil derselben sowohl als die Ausführungsgänge beinahe umschließend. Die rechte

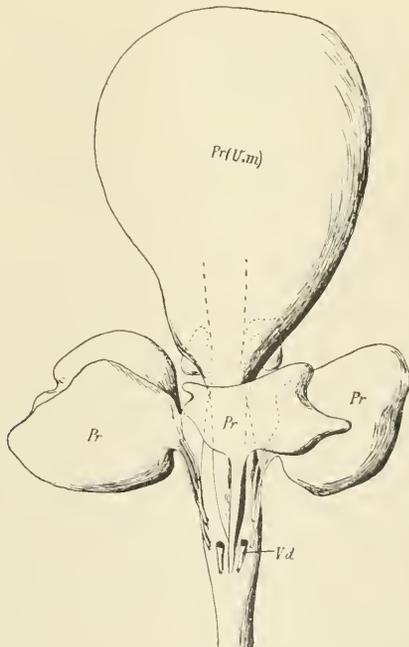


Fig. B<sup>1</sup>.

*Tupaja javanica*. Der proximale Abschnitt des Urogenitalkanals mit seinen Drüsenbildungen. (Die Vasa deferentia mit ihren Drüsen sind nicht gezeichnet.)  
(Rekonstruktion.) 11:1.

*Pr*, *Pr* (*V. m*) Prostata. *V. d* das abgeschnittene Vas deferens.

Drüse besitzt 3 Ausführungsgänge, von denen 2 zu einem Kanal zusammenlaufen. Die linke Drüse hat 4 Ausführungsgänge, wovon 3 zusammenlaufen und wie diejenigen der rechten Seite in den Urogenitalkanal oberhalb der Mündungen der einfachen Ausführungsgänge münden.

Außer diesen Drüsen findet sich auch eine mediale Drüse von ansehnlicher Größe, die zwischen ihnen und den Glandulae vesiculares liegt. Sie ist ein wenig unsymmetrisch und mündet mit einem einzigen medialen Ausführungsgang in den Urogenitalkanal. Ihre

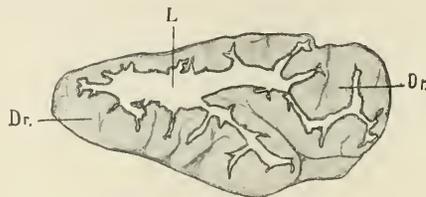


Fig. C<sup>1</sup>.

*Tupaja javanica*. Querschnitt durch die sogenannte Vagina masculina. 15:1.  
Dr Drüsengewebe. L Lumen.

Mündung liegt in der Mittellinie zwischen den Mündungen der Vasa deferentia. Der Bau dieser Drüse scheint mit den paarigen Prostata-drüsen übereinzustimmen, und daher will ich sie als eine Vorsteherdrüse bezeichnen.

In diesem Zusammenhang muß ich bei der OUDEMANS'schen Vagina masculina ein wenig verweilen. Meine Untersuchungen über dieses Organ stimmen gar nicht mit den seinen überein. Die Schnittserien zeigen nur eine besonders wohlentwickelte, tubulöse Drüse, die inmitten ein größeres Lumen besitzt (Fig. C<sup>1</sup>), das auch als Ausführungsgang dient und fast medial in einem Lappen mündet, der vor der Mündung der oben erwähnten Drüse herabhängt. Auch diese gewaltige Drüse dürfte am ehesten zu den Prostata-drüsen gerechnet werden, sowohl nach ihrem Bau als nach der Lage der Mündung in der Nähe der übrigen Prostata-mündungen. Als eine Vagina masculina oder eine Art von Glandulae vesiculares kann man sie durchaus nicht bezeichnen.

Glandulae urethrales sind als wohlentwickelte Drüsenpartien längs einer bedeutenden Strecke des Urogenitalkanals vorhanden. Sie können sogar ansehnliche Dimensionen erreichen. In ziemlich großer Entfernung von den Mündungen der Prostata und der Vasa

deferentia findet sich ein kleineres Drüsenpaar, das in die Muskulatur der Urethra eingebettet ist. Dann fehlen auf einer ziemlich langen Strecke alle Drüsen. Erst gegen das Crus penis hin treten wieder Drüsenpartien auf. Sie folgen hier mehrere aufeinander in

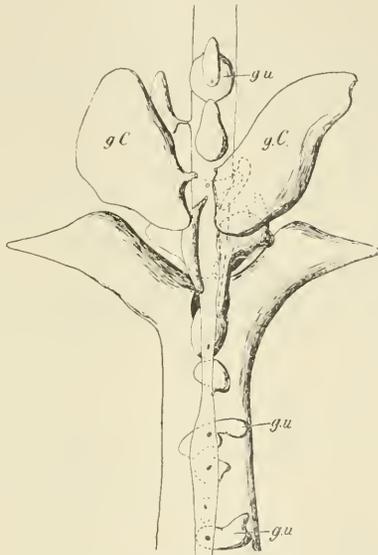


Fig. D<sup>1</sup>.

*Tupaja javanica*. Der Urogenitalkanal am Crus penis mit den COWPER'schen Drüsen (*g. C*) und den Urethraldrüsen (*g. u*) (Rekonstruktion). 11 : 1.

der Mittellinie. Die meisten liegen auf der Dorsalseite des Urogenitalkanals. In der Gegend des Crus penis finden sich aber einige mehr laterale Drüsen. Zwischen den beiden Schenkeln des Crus penis liegt eine Drüse von so gewaltigen Dimensionen, daß sie den COWPER'schen Drüsen gleichkommen kann (Fig. D<sup>1</sup>). Auf einigen Schnitten habe ich konstatieren können, daß die Drüsen tubulös sind.

Die COWPER'schen Drüsen sind wohlentwickelt. Sie liegen unmittelbar hinter dem Crus penis, wo sie auch mit je einem sehr kurzen Ausführungsgang in den Urogenitalkanal münden. Die Wände sind mit einer Schicht von quergestreifter Muskulatur ausgestattet.

Der Penis, der am Becken mit einem wohlentwickelten Crus befestigt ist, hat eine schwache Sform. Der proximale Teil ist aber nicht kopfwärts gerichtet. Er verjüngt sich allmählich, so daß die Pars libera nicht als eine Glans penis abgesetzt wird. Das Corpus

fibrosum ist proximal normal entwickelt. Distal nimmt es aber etwas an Breite zu, bis es sich endlich in dem letzten Drittel des Penis spaltet und als 2 gleichlaufende, voneinander völlig getrennte Teile auf die Spitze der Pars libera ausläuft. Fast seiner ganzen Länge nach ist das Corpus fibrosum mit kleinen Nebensepten ausgestattet, die besonders im proximalen Teil, wo das mediale Septum schwach ist, zahlreich sind. Ein Os penis fehlt ganz. Das Corpus spongiosum mit dem Urogenitalkanal verläuft in einer Rinne, die vom Corpus fibrosum gebildet wird. Proximal, rings um den erweiterten Teil des Urogenitalkanals, nimmt das Corpus spongiosum bedeutend an Mächtigkeit zu und zeigt wenigstens bei dem jungen Individuum eine Andeutung eines medialen Septums. In der Pars libera dagegen spielt das Corpus spongiosum eine sehr unbedeutende Rolle. Die Pars libera, die in eine Spitze ausläuft, trägt keine Stacheln. Der Urogenitalkanal mündet etwas hinter der Spitze aus. Die Präputialhöhle ist ziemlich tief und vom After durch ein breites Perineum getrennt.

## B. Allgemeiner Teil.

### Die Lage der Hoden.

Bekanntlich ist schon lange die Frage nach der Lage der Hoden bei den Insectivoren erörtert worden, besonders da man unter diesen Säugern einen periodischen Descensus testicularum vermutet hat. Dies gilt namentlich von den Formen, die einen Cremastersack in Verbindung mit einem Conus inguinalis besitzen. Es ist aber durch die Untersuchungen mehrerer Forscher festgestellt, daß in den meisten Fällen wahrscheinlich kein periodischer Descensus vorliegt. So hat ÄRNBÄCK dies bei den Soriciden, Verfasser bei den Talpiden und WEBER und Verfasser bei *Hylomys* nachgewiesen. In bezug auf *Gymnura* und *Erinaceus* weiß man bis jetzt nichts mit Sicherheit. Nur das steht fest, daß man Individuen dieser beiden Formen gefunden hat, bei denen die Hoden in Cremastersäcken liegen, und auch Individuen mit intraabdominalen Hoden in Verbindung mit einem Conus inguinalis. Ich habe in meiner frühern Untersuchung, teils mit Rücksicht auf die Verwandtschaft dieser beiden mit *Hylomys*, teils wegen der nicht seltenen Anomalien hinsichtlich der Lage der Hoden bei den Insectivoren, die Ansicht ausgesprochen, daß die Hoden hier entweder in einem Cremastersack eingeschlossen sein könnten, oder sie

blieben auf dem Jugendstadium stehen, d. h. in diesem Falle trete eine Art von Cryptorchismus äußerst häufig auf.

Um diese Frage endgültig zu beantworten, wäre zweifelsohne ein sehr großes, systematisch beobachtetes Material nötig. Erstens hätte man dann zu erforschen, ob während der Brunstzeit eine Ausstülpung des Cremastersackes stattfindet, und zweitens, wenn ein solcher periodischer Descensus vorhanden ist, ob er durch eine periodische Wanderung der Hoden oder durch die starke Turgescenz derselben veranlaßt ist. Wie schon erwähnt, fehlen vorläufig einwandfreie Beweise sowohl für die eine als für die andere Theorie.

Unten folgt ein Schema über die Lage der Hoden, das mit einigen kleinen Veränderungen dasselbe ist, welches ich früher gegeben habe.

- A. Die Hoden bleiben immer intraabdominal (Testiconda).
  - I. Die Hoden behalten ihre primäre Lage in unmittelbarer Nähe der Nieren  
*Chrysochloridae; Centetinae; Macroscelides, Petrodromus.*
  - II. Die Hoden sind schwanzwärts verschoben und liegen in der Inguinalgegend  
*Oryzorictinae (Rhynchocyon?).*
- B. Die Hoden stehen in Verbindung mit einem Cremastersack.
  - I. ohne ein Scrotum und
    - a) ohne einen Conus inguinalis  
*Potamogale,*
    - b) mit einem Conus inguinalis  
*Soricidae, Talpidae, Solenodontidae, Gymnurinae, Erinaceinae.*
  - II. mit einem Scrotum <sup>1)</sup>  
*Tupaja.*

#### Canalis urogenitalis.

Der Beckenabschnitt des Urogenitalkanals ist nach dem beschreibenden Teil dieser Arbeit bei *Talpa* und *Erinaceus* mit einer blindsackähnlichen Erweiterung versehen, die zuweilen als eine

1) Da ich nur über erwachsene Exemplare von *Tupaja* verfügt habe, läßt es sich nicht entscheiden, ob der Descensus testicularum hier in Verbindung mit einem Conus inguinalis steht oder nicht.

Vagina masculina. d. h. ein Rest der MÜLLER'schen Gänge, bezeichnet worden ist. RAUTHER hat aber, wie schon erwähnt, nachgewiesen, daß diese Bezeichnung sowohl für *Talpa* als für *Erinaceus* unzutreffend ist.

Auch bei *Macroscelides* und *Tupaja* finden sich Bildungen, die man als Vagina masculina gedeutet hat. Es handelt sich in beiden Fällen um eine große Drüse, die in ihrer Mitte ein geräumiges Lumen besitzt und medial in den Urogenitalkanal mündet. Ich habe sie im beschreibenden Abschnitt als Prostata behandelt aus Gründen, die ich unten darlegen werde.

Wenn diese große, kräftige Drüse eine Vagina masculina, d. h. ein Rudiment der MÜLLER'schen Gänge, wäre, so hätte hier ein gewaltiger Funktionswechsel stattgefunden, indem sich die Rudimente zweier Ausführungsgänge, die in der Regel nicht mit Drüsenbildungen auftreten, zu einer großen, einheitlichen Drüse umgebildet hätten. Ich bin der Ansicht, daß man diese unpaare Drüse bei *Tupaja* und *Macroscelides* als eine Prostata-drüse bezeichnen muß, bis uns die Embryologie einwandfreie Beweise dafür geliefert hat, daß diese Drüse den MÜLLER'schen Gängen entstammt.

Völlig homolog sind aber diese Bildungen bei *Macroscelides* und *Tupaja* nicht. Bei *Macroscelides* mündet die betreffende Drüse mitten zwischen den beiden Mündungen der Vasa deferentia aus, während sie bei *Tupaja* oberhalb dieser Mündungen in den Urogenitalkanal ausmündet. Außerdem ist bei *Tupaja* noch eine unpaare Drüse vorhanden, die wie die Prostata gebaut ist und mitten zwischen den Mündungen der Vasa deferentia mündet. Unter diesen Umständen muß wenigstens eine der unpaaren Drüsen bei *Tupaja* als eine Vorsteherdrüse bezeichnet werden, sonst wäre das Tier mit 2 Vaginae masculinae ausgestattet, einer oberhalb der andern, von verschiedenem Bau, obwohl sie desselben Ursprungs sein sollten, was sich kaum denken läßt. Es scheint mir deshalb ein wenig voreilig zu sein, wenn man, sobald man am proximalen Abschnitt des Urogenitalkanals eine unpaare Drüse findet, sie als eine Vagina masculina bezeichnet. Im folgenden Kapitel soll nachgewiesen werden, daß die Entstehung von Prostata-drüsen fast im ganzen Beckenabschnitt des Urogenitalkanals möglich ist und daß sie besonders in der Gegend der Mündungen der Vasa deferentia heimisch sind. Es scheint mir deshalb sehr wahrscheinlich, daß diese Drüsen sowohl paarig als unpaarig angelegt werden können.

Auch bei *Chrysochloris* findet sich mitten zwischen den Vasa

deferentia ein unpaarer Drüsenschlauch, den ich nicht als eine Vagina masculina bezeichnen will, da sein Bau ganz mit der großen Drüsenmasse an der Basis der Harnblase übereinstimmt, von welcher er nur ein Teil zu sein scheint.

Indessen ist jedenfalls ein embryologisches Material erforderlich, um die Natur dieser Drüse mit Sicherheit zu bestimmen. Bis aber sichere Beweise dafür vorgelegt worden sind, daß sie den MÜLLER'schen Gängen entstammt, scheint es mir wahrscheinlicher, daß sie nach der Definition (S. 3 Mom. IIc) als ein Teil der Prostata angesehen werden muß.

Im übrigen bietet der Beckenabschnitt des Urogenitalkanals wenig von Interesse dar. Bei einigen Formen geht er unmerklich in den penialen Abschnitt über, bei andern dagegen ist er stark verjüngt und mündet mit einer engen Öffnung in den penialen Abschnitt aus. Letzteres gilt besonders für die Formen, bei denen der peniale Abschnitt des Urogenitalkanals proximal mit einem Blindsack ausgestattet ist.

Ob dieser Blindsack eine primitive oder eine sekundäre Bildung ist, läßt sich nicht leicht entscheiden. Infolge ihrer gleichartigen Beschaffenheit in den Familien *Chrysochloridae*, *Centetidae*, *Solenodontidae*, *Soricidae*, *Macroscelididae* und *Tupajidae*, wo sie vorhanden ist, dürfte sie bei ihnen homolog und dann auch von hohem phylogenetischem Alter sein. Eine ähnliche Bildung soll auch bei andern Säugern vorkommen. Wenn die Ansicht von BOAS richtig ist, daß die placentalen Säugetiere während der Entwicklung ein Monotremenstadium durchlaufen, dann würde der betreffende Blindsack möglicherweise ein ungebildeter Rest des Teils des Urogenitalkanals sein können, der bei den Monotremen in direkter Verbindung mit dem Darm steht.

Die Mündung des Urogenitalkanals auf der Pars libera kann sowohl terminal als dorsal und ventral sogar bei Formen liegen, die einander nahe stehen. In dieser Hinsicht bieten somit die Insectivoren kein einheitliches Verhalten dar.

#### Akzessorische Drüsen.

Sowohl OUDEMANS als DISSELHORST haben umsonst versucht, einige von ihnen untersuchte Insectenfresser in betreff der akzessorischen Drüsen unter einem gemeinschaftlichen Typus zu vereinigen. Dies ist hinsichtlich des Baues der akzessorischen Drüsen auch gewiß nicht möglich. Die Verschiedenheiten im Bau dieser Drüsen unter den Insectivorengruppen sind allzu groß.

Ihre akzessorischen Drüsen sind aber von besonders großem Interesse, da sie bei verschiedenen Formen solche Grade der Ausbildung aufweisen, daß man allein in dieser Säugerordnung sowohl mit den niederern Beuteltieren als mit den höhern Primaten Übereinstimmung findet.

Um die Homologien, die möglicherweise hinsichtlich der akzessorischen Drüsen der verschiedenen Insectivorengruppen bestehen, klar zu machen, werde ich unten die verschiedenen Drüsengruppen in der betreffenden Säugetierordnung miteinander vergleichen.

Drüsen, die dem Vas deferens angehören, sollen unter den Insectivoren nach der Literatur in der Regel fehlen. Wie schon im beschreibenden Teil gezeigt wurde, sind sie aber mit Sicherheit bei 4 verschiedenen Typen vorhanden. Sie waren schon bei den Soriciden und bei Gymnurinen (Andeutung auch bei *Erinaceus*) bekannt, und jetzt habe ich sie auch bei *Tupaja* und *Chrysochloris* nachgewiesen. Nun aber fragt es sich, ob diese Drüsenbildungen am Vas deferens bei den 4 oben erwähnten Gruppen homolog sind. Einige Verfasser haben schon die Vermutung ausgesprochen, dies sei der Fall betreffs *Sorex*, *Gymnura* und *Hylomys*. Diese Annahme wird durch meine Serienschritte entschieden bestätigt. Die Soriciden aber scheinen mir besonders betreffs der ersten Anschwellung auf einem ursprünglicheren Stadium als *Hylomys* und *Gymnura* zurückgeblieben, und unter den Soriciden ist *Crociodura* ursprünglicher als *Sorex*, denn wie schon vorher gezeigt wurde, finden sich bei *Crociodura* am Vas deferens schwache Vertiefungen, dort, wo bei *Sorex* die 1. Anschwellung gelegen ist. Bei *Hylomys* würden dann die Drüsen-schläuche der 1. Anschwellung eine noch höhere Entwicklungsstufe als bei *Sorex* erreicht haben.

Hinsichtlich der Drüsenbildungen bei *Tupaja*, die ich dem Bau nach als Ampullen und Glandula vesicularis bezeichnet habe, scheint mir ein Vergleich mit *Sorex* nicht ganz unmöglich. Die Ampulle bei *Tupaja* würde der 1. Drüsenanschwellung bei *Sorex* und die Glandula vesicularis der 2. Anschwellung entsprechen. Wie wir vorher gesehen haben, ist der Bau der Ampulle und der 1. Anschwellung übereinstimmend. Beide bestehen aus ziemlich einfachen Drüsen-schläuchen, die in der Muskulatur des Vas deferens eingebettet sind. Die Homologisierung der Glandula vesicularis mit der 2. Anschwellung ist unsicherer. Durch ihren Bau unterscheiden diese beiden sich wesentlich voneinander, denn während die 2. Anschwellung bei *Sorex* aus zahlreichen Drüsen-schläuchen, die unmittelbar in das Vas defe-

rens münden, zusammengesetzt ist, kommt bei *Tupaja* eine wirkliche Glandula vesicularis vor, die mit einem wohlentwickelten Ausführungsgang in das Vas deferens ausmündet, dadurch ihren Ursprung aus einem einzigen Drüsenschlauch dokumentierend. Obwohl der Bau dieser Drüsen keinen Beweis dafür geliefert hat, daß sie homolog sind, scheint mir dennoch ihre Lage im Verhältnis zu den oben behandelten Drüsenbildungen anzudeuten, daß sie homolog sind, d. h. bei *Sorex* finden wir das primitive, mehr undifferenzierte Stadium, während bei *Tupaja* eine bedeutende Spezialisierung stattgefunden hat, indem nur ein einziger Drüsenschlauch auf Kosten der übrigen eine enorme Entwicklung erreicht hat.

Endlich will ich auch bemerken, daß mir *Tupaja* hinsichtlich des Vorkommens einer Glandula vesicularis viel mehr an die Primaten als an die übrigen Insectivoren zu erinnern scheint. Wie wir später sehen werden, erinnert *Tupaja* in mehreren andern Punkten an die Primaten, die Halbaffen mitgerechnet.

Auch bei *Chrysochloris* ist, wie schon erwähnt, das Vas deferens mit Drüsenbildungen versehen. Es scheint mir aber nicht möglich, diese Bildungen mit den Drüsenbildungen am Vas deferens zu homologisieren, die bei Soriciden, Gymnurinen und *Tupaja* vorhanden sind. Wie schon erwähnt, ist an meinem Material kein verschiedener Bau zwischen der Drüsenpartie, die in das Vas deferens mündet, und der, welche sich in den Urogenitalkanal öffnet, nachgewiesen. Unter diesen Umständen wird es bei *Chrysochloris* äußerst schwer, eine Grenze zwischen der Prostata und den Glandulae vasis deferentis zu ziehen, was die Homologisierung der Drüsenpartie erschwert. Möglicherweise sind bei *Chrysochloris* in der Nähe der Mündungen der Vasa deferentia einige primitive Drüsen kräftig entwickelt und bilden einen Drüsenkomplex mit einheitlicher Funktion. Die einheitliche Drüsenmasse in 2 verschiedene Abschnitte einzuteilen, wird dadurch nicht berechtigt, daß ein Teil dieser Masse dem Vas deferens, ein anderer Teil der Wand des Urogenitalkanals entstammt, der in der Nähe der Mündung des Vas deferens liegt.

Schon früher habe ich als meine Ansicht ausgesprochen, daß bei den Insectivoren die Prostata einen sehr verschiedenen Grad der Entwicklung und der Gestaltung aufweist. Die vorliegende Untersuchung hat dies vollständig bestätigt. Jeder Versuch, die verschiedenen Drüsentypen, die unter den Insectivoren vorkommen, zu homologisieren, ist umsonst gewesen.

Ich habe schon betreffs *Chrysochloris* die Schwierigkeiten hervor-

gehoben, die sich zeigen, wenn man den Drüsenkomplex an den Mündungen der Vasa deferentia sowohl mit den Glandulae vesiculares als mit den Prostatadrüsen bei andern Insectivoren zu homologisieren versucht.

Die Centetiden, die sich in mehrfacher Hinsicht als eine sehr primitive Gruppe dokumentieren, enthalten unter sich Formen, die sich hinsichtlich der akzessorischen Drüsen sogar nicht über die Stufe der Beuteltiere erheben. Nach LECHE sind unter den Centetiden zweifelsohne die Oryzorictinen die Gruppe, die am primitivsten ist. Dies gilt auch für die akzessorischen Drüsen. Es fehlt ihnen also eine wirkliche Prostata, und sie besitzen außer den COWPER'schen Drüsen nur Urethraldrüsen, die, nach der Art von gewissen Beuteltieren, in der Nähe der Mündungen der Vasa deferentia besonders kräftig entwickelt sind. Bei den Oryzorictinen sind diese Drüsen gelappt, was auch bei den Beuteltieren der Fall sein kann.

Bei den Centetinen ist die Entwicklung viel weiter gegangen, indem sich die dorsalen Lappen losgelöst haben und 2 deutlich abgegrenzte Drüsenpaare mit bestimmten Ausführungsgängen darstellen. Sie müssen also als Prostata bezeichnet werden. Die ventrale Drüsenpartie aber behält eine gewisse Ähnlichkeit mit den weiter nach unten gelegenen Urethraldrüsen, obwohl es nicht zu bestreiten ist, daß schon bei ihr eine gewisse Spezialisierung vorhanden ist.

Bei den Potamogalinen ist die Differenzierung noch weiter gediehen. Hier haben sich nicht nur die dorsalen Lappen zu 2 Drüsenpaaren mit je 2 einfachen Ausführungsgängen entwickelt, auch die ventrale Partie stellt ein größeres Drüsenpaar dar, das mit je einem Ausführungsgang mündet.

Außer diesen Prostatadrüsen besitzt *Potamogale* weiter nach unten am Urogenitalkanal noch ein Drüsenpaar, das bei den Oryzorictinen und den Centetinen kein Gegenstück hat und das vielleicht ein Ersatz der COWPER'schen Drüsen ist.

Obwohl ich von *Macroscelididen* nur *Macroscelides* untersucht habe, glaube ich dennoch, daß die *Macroscelididen* betreffs der Prostata wie im übrigen eine recht einheitliche Gruppe ist. Zwar sollen noch PETERS Glandulae vesiculares bei *Petrodromus* vorhanden sein. Es liegt hier jedoch zweifelsohne ein Irrtum vor, indem die angeblichen Glandulae vesiculares nur ein Teil der Prostata sind. Seine Abbildung scheint mir auch darauf hinzudeuten, daß die betreffende Drüse vom Vas deferens unabhängig in den Urogenitalkanal mündet.

Wie schon erwähnt, finden sich bei *Macroscelides* an der Basis

der Harnblase 2 Drüsenpartien, von denen die eine mit zahlreichen Ausführungsgängen unterhalb der Vasa deferentia mündet, während die Mündungen der andern Partie, die eigentlich in 2 Drüsenpaare zerfällt, oberhalb der Vasa deferentia liegen. Das Bild, das PETERS von *Rhynchocyon* gibt, zeigt uns, daß auch hier eine langgestreckte dorsale Drüsenpartie und eine deutlich zweilappige ventrale Partie vorhanden sind. Zweifelsohne sind diese Drüsen bei *Rhynchocyon* mit denjenigen bei *Macroscelides* homolog. Auch *Petrodromus* scheint mir in dieser Hinsicht mit den beiden oben erwähnten Formen übereinzustimmen. Ob PETERS' „Glandula vesicularis“ ein Derivat der dorsalen oder der lateral-ventralen Partie ist, läßt sich natürlich ohne weiteres Untersuchungsmaterial nicht entscheiden.

Man hat versucht, die akzessorischen Drüsen bei *Macroscelides* sowohl mit den Drüsen bei den Tupajiden als bei *Erinaceus* zu homologisieren. Weder der eine noch der andere Versuch scheint mir recht gelungen. Betreffs der Prostata kann ich zwischen *Macroscelides* und *Erinaceus* keine Ähnlichkeit finden. *Macroscelides* und *Tupaja* aber besitzen beide auf der Dorsalseite des Urogenitalkanals eine unpaare Drüse, die im Innern ein weites Lumen hat. Im übrigen ist der Unterschied zwischen diesen beiden so groß, daß man hier nicht von wirklichen Homologien reden kann.

Die Prostata könnten bei den Soriciden, Talpiden und Gymnurinen möglicherweise homolog sein. Bei allen 3 Gruppen münden sie mit nur wenigen Ausführungsgängen — in der Regel 1 oder 2 Paaren — in der Nähe der Mündungen der Vasa deferentia. Die Mündungen liegen aber bald auf der Dorsalseite, bald auf der Ventralseite des Urogenitalkanals, was eine strenge Homologisierung der Prostata unmöglich macht. Unter den Soriciden weist *Crossopus* dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit den Talpiden auf, daß die beiden Prostatadrüsen mit je 2 Ausführungsgängen münden.

Bei den Erinaceiden ist die Prostata von so eigentümlicher Beschaffenheit, daß es mir nicht möglich ist, Homologien mit den übrigen Insectivoren zu finden. Sie scheint eine von ihnen ganz verschiedene Entwicklung durchgemacht zu haben.

Auch *Tupaja* zeigt hinsichtlich des Baues der Prostata keine nähere Verwandtschaft mit den Insectivoren, *Macroscelides*, wie schon erwähnt, ausgenommen.

Mir scheint, die Beschaffenheit der Prostata bei den Insectivoren deutet darauf, daß die Insectivoren solchen Säugern ent-

stammen, bei denen die Prostata unentwickelt ist und sich nur Urethraldrüsen finden. Die *Oryzoricetinen* sind auf diesem Stadium stehen geblieben. Im Laufe der Entwicklung sind gewisse Partien der Urethraldrüsen zu abgegrenzten Drüsen mit besondern Ausführungsgängen geworden. Diese Drüsen entstammen verschiedenen Punkten des Urogenitalkanals und sind bei den verschiedenen Formen ganz unabhängig. In der Regel findet diese Differenzierung der Urethraldrüsen in der Nähe der Mündungen der *Vasa deferentia* statt. Unter dieser Annahme wird es natürlich nicht möglich, eine Homologisierung zwischen den verschiedenen *Insectivoren*-Gruppen durchzuführen. Auch der Umstand, daß die Ausführungsgänge der Prostata variieren, erschwert den Versuch, sie zu homologisieren.

Die meisten *Insectivoren* besitzen wohlentwickelte *COWPER*'sche Drüsen. Es gibt indessen Formen, denen sie ganz fehlen, und die *OUDEMANS*'sche Ansicht, sie fehlten allen im Wasser lebenden Säugetieren, dürfte sich auch zum Teil auf die *Insectivoren* anwenden lassen. Unter den 3 im Wasser lebenden *Insectivoren*, die ich untersucht habe, *Potamogale*, *Crossopus* und *Myogale*, fehlen den beiden erstern die *COWPER*'schen Drüsen, während sie bei *Myogale* bedeutend schwächer als bei den übrigen *Talpiden* sind und nur teilweise aus der Muskulatur des Urogenitalkanals hervorragen. Vielleicht sind bei *Potamogale* und *Crossopus* die *COWPER*'schen Drüsen durch ein Drüsenpaar ersetzt, das mehr kopfwärts am Urogenitalkanal liegt und bei ihren nächsten Verwandten kein direktes Gegenstück hat.

Auch bei *Erinaceus* fehlen die *COWPER*'schen Drüsen. Zweifels- ohne ist dies ein sekundärer Zustand, da sie bei *Hylomys* und *Gymnura*, die als die primitiven Formen der *Erinaceiden* angesehen werden, noch vorhanden und normal entwickelt sind. Vielleicht hat bei *Erinaceus* die Prostata III die Funktion der *COWPER*'schen Drüsen übernommen.

Nach *OUDEMANS* fehlen in der Regel den placentalen Säugern Urethraldrüsen, indem sich diese Drüsen zurückbilden, während an ihre Stelle die *COWPER*'schen Drüsen treten. Bei den *Insectivoren* kann man vielmehr sagen, daß in der Regel Urethraldrüsen vorhanden sind, die sogar zuweilen einen ansehnlichen Umfang besitzen können. Wie schon gezeigt wurde, gehören die Urethraldrüsen fast ausschließlich dem Beckenabschnitt des Urogenitalkanals an. Bei

*Tupaja* aber finden sie sich auch auf einem größern Teil des penialen Abschnitts. Nur bei *Chrysochloris* und *Macroscelides* habe ich keine Urethraldrüsen nachweisen können. Bei *Sorex* und *Talpa* treten sie als kleine einfache Drüsenschläuche auf. Bei andern Formen aber sind sie so groß geworden, daß einige Verfasser veranlaßt worden sind, einen Komplex solcher Drüsen als COWPER'sche Drüsen zu bezeichnen.

OUDEMANS vermutet, daß sowohl die Prostata als die COWPER'schen Drüsen hoch spezialisierte Urethraldrüsen seien. Diese Vermutung scheint mir durch die Verhältnisse bei den Insectivoren, besonders bei den Centetiden und den Erinaceiden und bei *Tupaja*, aufs schönste bestätigt zu werden.

Ob auch die Glandulae ductus deferentis den Urethraldrüsen entstammen oder nicht, ist nicht ganz klar. Die Verhältnisse bei *Chrysochloris* scheinen mir aber anzudeuten, daß sie denselben Ursprung wie die Prostata haben.

#### Der Penis.

Wie wir gesehen haben, ist der Penis bei den verschiedenen Insectivoren-Gruppen von sehr ungleichartigem Bau. Man hat auch an diesem Organ keine Charaktere nachweisen können, die allen Insectivoren gemeinschaftlich wären. Früher habe ich hervorgehoben, daß bei *Talpidae*, *Soricidae*, *Solenodontidae* und *Centetidae* der proximale Teil der Rute kopfwärts, ihr distaler Teil schwanzwärts gerichtet ist.

Im Folgenden wollen wir jetzt sehen, ob vielleicht dieser Charakter auch bei den übrigen Insectivoren vorhanden und also für diese Säugetierordnung typisch ist und welche Charaktere der Rute primitiv oder sekundär sind.

*Chrysochloris* läßt sich infolge der ganz schwanzwärts gerichteten Rute mit dem Typus, welchen wir als vermutlich gemeinsam betrachten könnten, nicht zusammenstellen. Man muß die Verwandten dieser Form unter solchen Säugern suchen, die auch einen nach hinten gerichteten Penis besitzen. Dies ist bei den Duplicidentaten der Fall. TULLBERG sagt aber, daß die männlichen Geschlechtsteile bei *Lepus* sehr umgebildet sind, was mir jeden Vergleich zwischen *Chrysochloris* und den Duplicidentaten auszuschließen scheint. Im übrigen dürften die Nagetiere zu geringe Verwandtschaft mit den Insectivoren zeigen, um sich für einen Vergleich mit ihnen zu eignen.

Es würde sicherlich keine bessere Resultate geben. *Chrysochloris* mit noch höhern Säugern zu vergleichen, da schon der Vergleich mit den übrigen Insectivoren lehrt, daß diese Form nähere Verwandte unter ihnen nicht hat. Unter diesen Umständen bleibt nur übrig, zu erforschen, ob sich unter den niedern Säugern irgendeine Form findet, deren Rute von demselben Bau wie bei *Chrysochloris* ist.

Aus der Literatur ergibt sich, daß dies bei den Beuteltieren nicht der Fall ist, denn der Penis ist hier mehr oder wenig deutlich knieförmig gebogen. Auch soll bei den Beuteltieren die Präputialhöhle nicht in eine Cloake, sondern unmittelbar auf die Körperoberfläche münden. *Notoryctes* aber macht, wie GADOW nachgewiesen hat, sowohl betreffs des Penis als der Cloake eine Ausnahme von den übrigen Beuteltieren, indem bei ihm die Rute kurz, nach hinten gerichtet und nicht knieförmig gebogen ist und die Präputialhöhle 5 mm von der Körperoberfläche in den Darm mündet. Nur ein genaueres Studium der männlichen Geschlechtsorgane bei *Notoryctes* vermag darzutun, ob hier eine wirkliche Homologie zwischen *Chrysochloris* und *Notoryctes* vorhanden ist oder es sich nur, wie in vielen andern Beziehungen unter diesen beiden, um eine Konvergenz handelt. Aus der makroskopischen Untersuchung ergibt sich, daß die Pars libera bei *Notoryctes* und *Chrysochloris* verschieden ist.

Bei *Chrysochloris* bildet, wie wir schon gesehen haben, der Urogenitalkanal eine offene Rinne auf der Dorsalseite der Pars libera. Ob diese Rinne mit der Spermarinne der Crocodile und Schildkröten homolog ist oder nicht, kann nur durch eine embryologische Untersuchung festgestellt werden.

Aus dem oben mitgeteilten dürfte zu ersehen sein, daß, obwohl bei *Chrysochloris* der Penis gewisse Charaktere mit den placentalen Säugern gemein hat, er auch solche Eigenschaften besitzt, die dieses Tier als einen Verwandten der niedern Säuger dokumentieren. Vorläufig lasse ich es dahingestellt sein, ob man seine Vorfahren unter den Beuteltieren oder unter noch niedern Formen zu suchen hat.

Wie ich schon vorher gezeigt habe, ist der Penis bei allen Centetiden von sehr einheitlichem Bau. Die Unterschiede, die ich gefunden habe, sind mehr quantitativer als qualitativer Art. Ohne allzu große Schwierigkeit kann man den Penis der Centetiden auf den knieförmig gebogenen Typus zurückführen, wenn man sich die sekundär erworbenen Charaktere reduziert denkt. Als ein solcher Charakter muß erstens das akzessorische Schwellgewebe bezeichnet

werden. Ich bin auch der Ansicht, daß die fadenförmige, zusammengefaltete Pars libera ein sekundärer Erwerb ist, d. h. der Penis würde ursprünglich mit dem Penisknochen geendigt haben. Nach dieser Reduktion bleibt uns ein einfacher, knieförmig gebogener Penis mit einer Präputialhöhle übrig, die sich in die Cloake öffnet, ein Stadium, das sehr an die Soriciden erinnert.

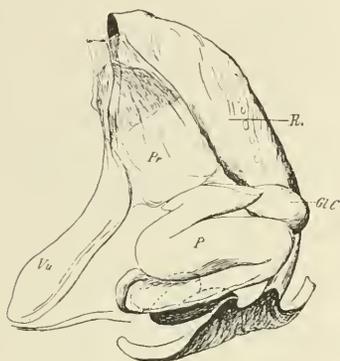
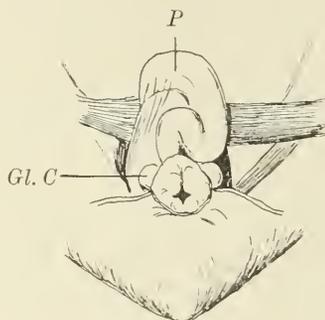
Fig. E<sup>1</sup>.Fig. F<sup>1</sup>.

Fig. E<sup>1</sup>. *Ericulus setosus*. Die männlichen Geschlechtsorgane in situ. P Penis. V. u Vesica urinaria. Pr Prostata. Gl. C Glandula Cowperi. R Rectum. 4:3.  
Fig. F<sup>1</sup>. *Ericulus setosus*. Fötus. P Penis. Gl. C Glandula Cowperi. 8:3.

Die Richtigkeit der Annahme, daß das akzessorische Schwellgewebe und die fadenförmige Pars libera sekundäre Bildungen sind, wurde durch meine Untersuchungen an Jungen und an einem Fötus von *Ericulus* bestätigt (Fig. E<sup>1</sup> u. F<sup>1</sup>). Je jünger das Tier ist, um so schwächer die Ausbildung des akzessorischen Schwellgewebes und der fadenförmigen Pars libera. Der proximale Teil des Penis, d. h. der Teil, der das Corpus fibrosum enthält und mit dem Os priapi endet, zeigt dieselbe knieförmige Umbiegung, die wir bei den erwachsenen Individuen kennen gelernt haben, nur mit dem Unterschied, daß bei den Jungen der Penis eine mehr mediale Lage hat. Die Ontogenie liefert also den Beweis dafür, daß der proximale, knieförmig gebogene Teil des Penis ursprünglicher als das akzessorische Schwellgewebe und die fadenförmige Pars libera ist.

In diesem Zusammenhang will ich auch hervorheben, daß meine früher ausgesprochene Vermutung, daß bei den Centetiden und Soriciden die Cloake ein sekundärer Erwerb sei, nicht durch die Ontogenie bestätigt worden ist. Denn obgleich der Penis auf dem

Jugendstadium von einfachem Bau als bei den erwachsenen Individuen ist, ist bei den Jungen die Cloake nicht seichter, sondern vielmehr tiefer als bei den erwachsenen Tieren.

Die *Soricidae*, *Talpidae*, *Solenodontidae* und *Macroscelididae*, die alle einen mehr oder weniger knieförmig gebogenen Penis besitzen,

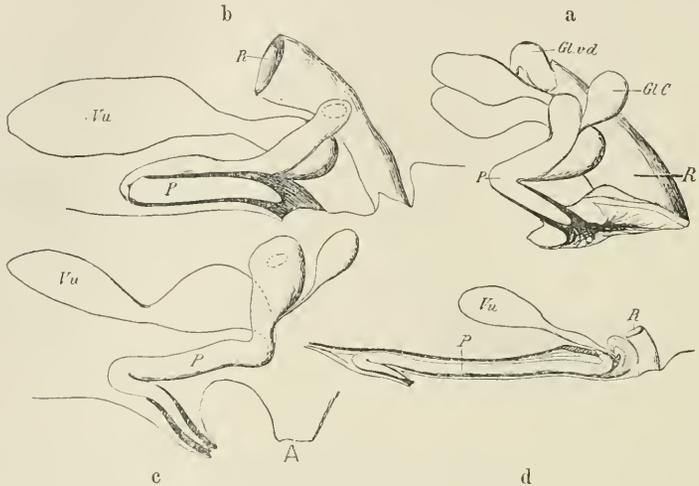


Fig. G<sup>1</sup>.

Penis in situ bei a *Crocidura indica*, b *Sorex vulgaris*, c *Talpa europaea*, d *Macroscelides rozeti*.

a 5:3, b 5:1, c 2:1, d 4:3.

P Penis. V. u Vesica urinaria. Gl. v. d Glandula vasis deferentis. Gl. C Glandula Cowperi. R Rectum. A After.

bilden eine Entwicklungskette, in welcher einige *Soricidae* mit einer wohlentwickelten Cloake und *Macroscelides* mit einer Vorhaut mitten auf der Bauchwand die äußersten Gegensätze sind (Fig. I u. G<sup>1</sup>). Im übrigen ist bei diesen 4 Gruppen die Rute von so verschiedenem Bau, daß hier nicht von einer nahen Verwandtschaft die Rede sein kann.

Weder für die *Soriciden* noch für die *Talpiden* kann man einen Typus aufstellen, der für alle Formen gemeinschaftlich wäre. Vielmehr scheint in diesen Gruppen die Rute mehrere Richtungen der Entwicklung eingeschlagen zu haben.

Hinsichtlich der *Soricidae* will ich aber hervorheben, daß der Mangel eines Os penis und irgendeiner Bewaffnung der Pars libera zweifelsohne als ursprüngliche Charaktere bezeichnet werden müssen.

Unter den *Talpidae* ist die Rute von wechselndem Bau. Ge-

wöhnlich findet man das Präputium vom After durch ein deutliches Perineum getrennt. *Talpa micrura* und *Mogera insularis* erinnern durch ein sehr kurzes Perineum an die Soriciden. Die Entwicklung des Corpus fibrosum ist sehr verschieden. Folgendes Schema gibt die verschiedenen Typen desselben an. Aus diesem Schema (Fig. H<sup>1</sup>)

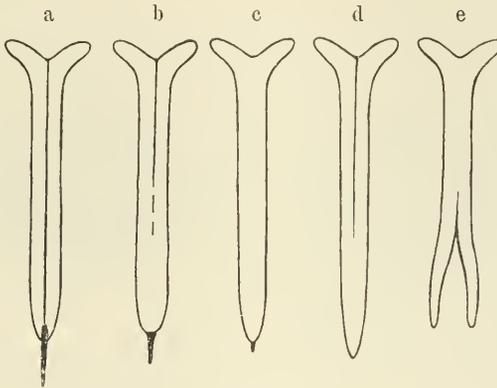


Fig. H<sup>1</sup>.

Schematische Darstellung der verschiedenen Entwicklungsstufen des Corpus fibrosum, des Septum und des Os penis bei den *Talpidae*.

a *Talpa europaea*, b *Scapanus breweri*, c *Myogale moschata*, d *Scalops aquaticus* u. *Condylura cristata*, e *Talpa micrura* u. *Mogera insularis*.

ergibt sich, daß in der Gattung *Talpa* 2 divergente Typen durch *Talpa europaea* und *Talpa micrura* repräsentiert sind. Bemerkenswert ist, daß in dieser Hinsicht *Talpa micrura* mit *Mogera insularis* ganz übereinstimmt, was vielleicht darauf hindeutet, daß die Gattung *Talpa* eigentlich in 2 Gattungen geteilt werden sollte. Den amerikanischen Formen fehlt im distalen Teil des Penis ein Septum. In dieser Hinsicht stimmen sie mit *Solenodon* überein. Bei *Myogale* fehlt es ganz.

In diesem Zusammenhang dürfte auch die Frage nach dem Ursprung der akzessorischen Schwellorgane zu behandeln sein. Wie wir gesehen haben, weisen diese Bildungen bei *Centetidae*, *Soricidae* und *Talpidae* einen verschiedenen Grad der Entwicklung auf. Bei allen Formen weichen diese akzessorischen Schwellorgane durch ihren Bau vom Corpus fibrosum und Corpus spongiosum ab. Sie scheinen (wenigstens bei *Sorex* und *Talpa*) durch eine Vascularisierung des subcutanen Bindegewebes entstanden zu sein. Falls diese Annahme richtig ist, wären diese akzessorischen Schwellorgane bei den 3 oben

erwähnten Gruppen homologe Bildungen. Im Folgenden werde ich die primitiven Penisformen als Ausgangspunkt nehmen, um zu versuchen, die Entstehung der übrigen aus ihnen abzuleiten.

Der primitive Typus ist zweifelsohne durch *Sorex* vertreten, wo das Schwellgewebe fast ausschließlich präputial ist (Fig. I<sup>1</sup>a u. J<sup>1</sup>a).

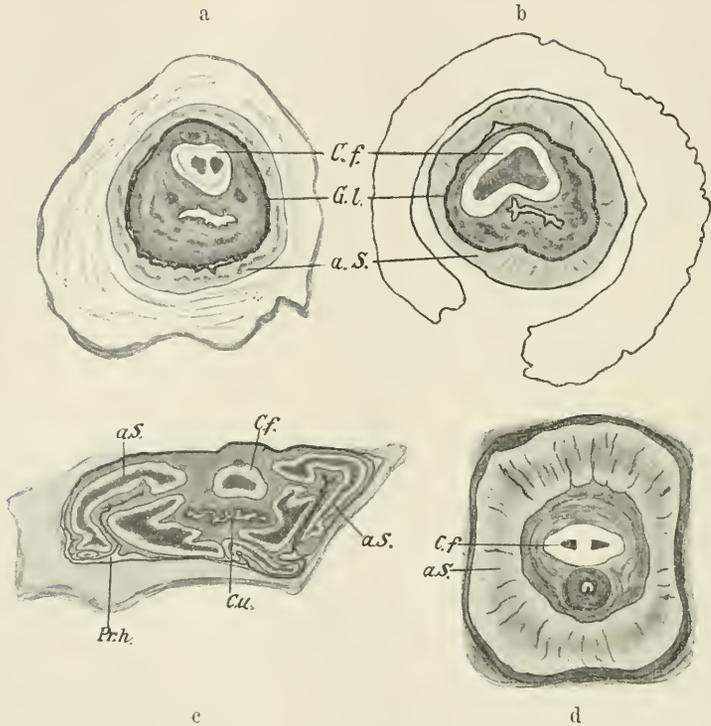


Fig. I<sup>1</sup>.

Querschnitt durch den Penis von a *Sorex*, b *Condylura*, c *Crossopus*, d *Microgale*.  
*C. f* Corpus fibrosum. *C. u* Canalis urogenitalis. *a. S* akzessorisches Schwellgewebe.  
*G. l* Glandarlamelle. *Pr. h* Präputialhöhle. 15:1.

Bei *Talpa* findet sich das akzessorische Schwellgewebe auch ein wenig auf den Penisschaft ausgebreitet. Der Unterschied zwischen *Sorex* und *Talpa* scheint mir aber sehr unbedeutend zu sein.

*Condylura* (Fig. I<sup>1</sup>b u. J<sup>1</sup>b) läßt sich ziemlich gut mit *Talpa europaea* vergleichen. Das akzessorische Schwellgewebe dürfte bei *Condylura* dadurch entstanden sein, daß die Präputialhöhle auf dem Jugendstadium von *Talpa* stehen geblieben wäre, während das akzessorische Schwellgewebe bedeutend an Größe zugenommen hätte. Unter diesen

Umständen hat die ursprüngliche Präputialhöhle als eine solche zu fungieren aufgehört, und an ihre Stelle ist eine sekundäre Präputialhöhle getreten, die wahrscheinlich eine Einstülpung der Wand der ursprünglichen Präputialhöhle ist. Eine embryologische Untersuchung könnte uns vielleicht volle Klarheit über die historische Entwicklung geben.

Bei den *Centetidae* ist die Ausbildung noch weiter fortgeschritten. Der akessorische Schwellzylinder ist distal mehr und mehr gewachsen und bildet endlich zusammen mit dem Corpus spongiosum einen Anhang der ursprünglichen Rute. Die ursprüngliche Präputialhöhle ist auch hier völlig reduziert worden (Fig. I'd u. J'd).

Eine wirkliche Zwischenform zwischen *Condylura* und *Centetes* habe ich nicht gefunden. Vielleicht aber konnte *Crossopus* in gewisser Beziehung als eine solche Form bezeichnet werden (Fig. I'c u. J'c).

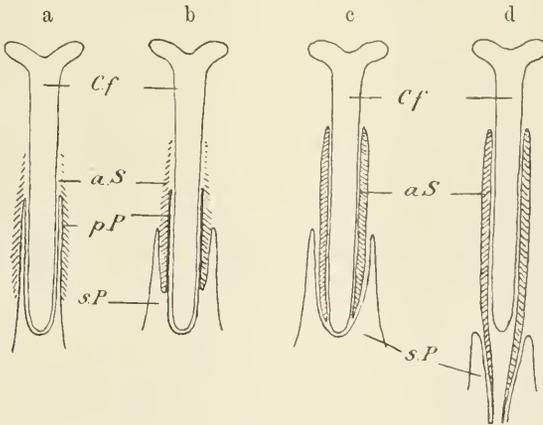


Fig. J<sup>1</sup>.

Schematische Darstellung der verschiedenen Entwicklungsstufen des akessorischen Schwellgewebes bei a *Sorex* u. *Talpa europaea*, b *Condylura cristata*, c *Crossopus fodiens*, d *Centetidae*.

*C.f* Corpus fibrosum. *a.S* akessorisches Schwellgewebe. *p.P* primäre Präputialhöhle oder Glandarlamelle. *s.P* sekundäre Präputialhöhle.

Bei ihm reichen nämlich die kräftig entwickelten akessorischen Schwellorgane nicht vor die Pars libera penis. Soweit es mir möglich war, die Entwicklung des Penis bei Centetiden zu verfolgen, zeigt sie uns, wie schon vorher bemerkt wurde, daß die Rute bei Centetiden von solchen Formen abstammt, bei denen der akessorische Schwellzylinder nicht über das Corpus fibrosum hinausragt.

Um zu ermitteln, ob die *Erinae* inen mit ihrem ganz kopfwärts

gerichteten Penis möglicherweise von solchen Formen abstammen, die wie die oben besprochenen Insectivoren einen knieförmig gebogenen Penis besaßen, habe ich Junge sowohl als Embryonen von *Erinaceus europaeus* von verschiedenem Alter untersucht.

#### Stadium I.

Das ausgewachsene Individuum, das schon vorher beschrieben wurde (Fig. K<sup>1</sup>).

#### Stadium II.

Bei einem 120 mm langen Jungen verhält sich die Rute fast ganz wie bei dem erwachsenen Tier. Die dorsale Partie der Pars libera ist ein wenig länger als die ventrale. Die Vorhaut ist wie bei den Erwachsenen vom After durch ein breites Perineum getrennt.

#### Stadium III.

Der Penis eines 75 mm langen Jungen ist ungefähr wie die Rute des erwachsenen Individuums gebaut. Die ventrale Partie der Pars libera ist hier aber bei weitem nicht so kräftig wie bei dem erwachsenen Individuum. Die dorsale Partie ist bei dem Jungen verhältnismäßig größer und länger. Ferner zeigt auch der proximale Teil der Pars libera, besonders die Dorsalseite desselben, eine starke Tendenz schwanzwärts gerichtet zu werden. Auch die Vorhaut hat diese Tendenz. Das Perineum ist nicht so breit wie bei den Erwachsenen (Fig. L<sup>1</sup>).

#### Stadium IV.

Ein Fötus von 30 mm Scheitel-Steißlänge besitzt einen S-förmig gebogenen Penis ganz wie die Talpiden. Dadurch wird auch die Vorhaut schwanzwärts gerichtet und das Perineum noch kürzer als bei dem Stadium III (Fig. M<sup>1</sup>).

#### Stadium V.

Bei einem Fötus von 21 mm Scheitel-Steißlänge ist die Rute deutlich umgebogen. Der kopfwärts gerichtete Teil aber ist hier bei weitem nicht so lang wie auf dem Stadium IV, und ein Perineum fehlt fast völlig (Fig. N<sup>1</sup>).

Die individuelle Entwicklung bei *Erinaceus* zeigt uns also, daß die Erinaceinen solchen Formen entstammen, die hinsichtlich des Baues der Rute mit den übrigen Insectivoren übereinstimmen, d. h.

der Penis war bei den Vorfahren von *Erinaceus* S förmig gebogen, so daß die Pars libera schwanzwärts gerichtet war. Die Differenzierung der Pars libera in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt ist ein sekundärer Erwerb. Der dorsale Abschnitt ist als der ältere



Fig. K¹.

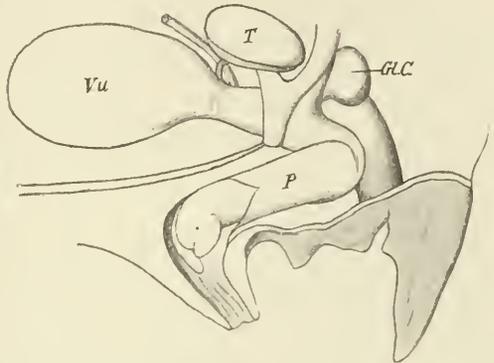


Fig. L¹.

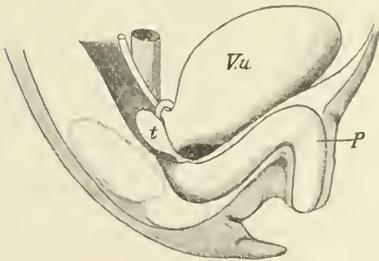


Fig. M¹.

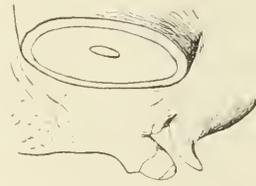


Fig. N¹.

Fig. K¹. Penis von *Erinaceus europaeus*. P Penis. B Becken. R Rectum. V. u Vesica urinaria. 2:3.

Fig. L¹. *Erinaceus europaeus*. Stadium III. P Penis. V. u Vesica urinaria. T Hode. Gl. C Glandula Cowperi. 10:3.

Fig. M¹. *Erinaceus europaeus*. Stadium IV. P Penis. V. u Vesica urinaria. T Hode. 10:3.

Fig. N¹. *Erinaceus europaeus*. Stadium V. Die Afterregion. 12:1.

und der ventrale, vom Corpus spongiosum gebildete Abschnitt als eine sekundäre Bildung von der Ventralseite der Pars libera aufzufassen.

Aus einem Vergleich zwischen *Hylomys* und *Gymnura* einerseits

und den Entwicklungsstadien von *Erinaceus* andererseits ergibt sich, daß *Gymnura* mit der einheitlichen Pars libera einem ziemlich jungen Stadium von *Erinaceus* entspricht. Die Entwicklung ist bei *Hylomys* noch weiter fortgeschritten und dürfte vielleicht einem etwas ältern *Erinaceus*-Stadium entsprechen. Bei *Hylomys* zeigt nämlich die Pars libera die Andeutung einer Zweispaltung, so daß hier der ventrale Teil ausschließlich vom Corpus spongiosum gebildet wird.

Obwohl ich nur ein Junges von *Gymnura rafflesii* untersucht habe, glaube ich dennoch die Ansicht aussprechen zu können, daß die Entwicklung des Penis bei *Gymnura* dieselbe wie bei *Erinaceus* ist. Bei dem Jungen von *Gymnura* ist die Rute kopfwärts gerichtet, wie bei dem erwachsenen Tier, die Pars libera aber ist vorn schwach nach hinten gebogen. Zweifelsohne ist bei noch jüngern Stadien diese Umbiegung noch kräftiger.

Es bleibt uns jetzt nur übrig zu untersuchen, ob der Penis bei *Tupaja* solchen Formen entstammt, die einen Sförmig, kopfwärts gebogenen Penis besitzen. Bei einem Fötus von 39 mm Scheitel-Steißlänge war die Rute ungefähr wie bei dem erwachsenen Individuum gerichtet und wies auch keine Andeutung einer Sförmigen Umbiegung auf (Fig. O<sup>1</sup> b). Es scheint also, als ob bei *Tupaja* der Penis kein solches



Fig. O<sup>1</sup>.

a *Tupaja javanica*. Der Cremastersack und der Penis in situ. Sg Symphysis pubis. b *Tupaja ferruginea*. (Fötus.) Die Afterregion. P Penis. 2:1.

Sförmig gebogenes Stadium durchmacht, sondern er dürfte immer, von der Körperwand frei, mehr oder weniger schräg schwanzwärts gerichtet gewesen.

Was bisher vom Penis gesagt wurde, gilt hauptsächlich von seiner Richtung und der verschiedenen Entwicklung des Corpus fibrosum. Auch das Corpus spongiosum besitzt Charaktere, die dadurch interessant werden, daß sie Beziehungen zu den Beuteltieren offenbaren. Der proximale Teil des Corpus spongiosum ist nämlich

sehr oft stark angeschwollen — *Centetidae*, *Soricidae*, *Macroscelididae*, *Gymnurinae*, *Tupajidae* und sicherlich auch *Solenodontidae* — und zuweilen mit einem Septum versehen. Auch kommt, wie z. B. bei *Macroscelides*, eine Andeutung einer Zweispaltung desselben vor.

Sämtliche Insectivoren außer *Chrysochloris* und *Tupaja* besitzen also einen Sförmig gebogenen Penis oder können aus Formen abgeleitet werden, die einen solchen Penis besaßen. Die Erinaceiden und die Centetiden weichen durch sekundäre Veränderungen am meisten von dem ursprünglichen Typus ab.

Ein solcher Sförmiger Penis dürfte aus einem Stadium hervorgegangen sein, wo er gerade und völlig schwanzwärts gerichtet ist. Mit zunehmender Länge wird ein solcher schwanzwärts gerichteter Penis genötigt sich umzubiegen, um auf derselben Stelle münden zu können. Diese Bucht wird dann größer und größer. Ist inzwischen die Präputialhöhle vom After nicht getrennt worden, so entstehen solche Verhältnisse, wie wir sie bei den Centetiden und gewisse Soriciden gefunden haben. Im allgemeinen strebt aber die Präputialhöhle sich vom After zu trennen und kopfwärts zu wandern. Obwohl dies bei mehreren Insectivoren der Fall ist, behält doch der Penis gewöhnlich seine knieförmige Umbiegung. Ich halte dies deshalb für einen Charakter von hohem phylogenetischem Alter.

Bei den von mir untersuchten Embryonen <sup>1)</sup> habe ich kein Stadium gefunden, das einen ganz geraden und schwanzwärts gerichteten Penis besitzt. Die Sform der Rute dürfte also bei den Insectivoren schon lange fixiert gewesen sein. *Chrysochloris*, der ein solches primitives Stadium darstellen soll, muß wenigstens in dieser Hinsicht als von den übrigen Insectivoren isoliert bezeichnet werden.

### Phylogenie.

Aus dem oben von dem Bau der männlichen Geschlechtsorgane bei den Insectivoren Mitgeteilten dürfte zu ersehen sein, daß sich kaum einige Charaktere finden, die für die ganze Ordnung gemeinschaftlich sind, sondern in dieser Beziehung ist sie vielmehr so heterogen, daß gewisse Familien wenigstens eine Sonderstellung unter den Insectivoren einnehmen.

Ich bin der Ansicht, daß die *Chrysochloridae* und die *Tupajidae* von den übrigen Insectivoren so bedeutend abweichen, daß erstere

1) Allerjüngste Embryonen habe ich nicht untersucht.

eine tiefere, letztere eine höhere Stellung als diese einnehmen müssen, falls ihre Anatomie im übrigen keine Hindernisse in den Weg legt.

Die eigentlichen Insectivoren werden folglich durch einen Sförmigen Penis charakterisiert, d. h. der proximale Teil des Penis ist kopfwärts, der distale Teil schwanzwärts gerichtet, wobei entweder letzterer mit seiner Präputialhöhle in die Cloake mündet oder die Präputialhöhle vom After durch ein Perineum getrennt wird. Auch fehlen ihnen echte Vesiculae seminales.

Über die phylogenetische Stellung von *Chrysochloris* sagt LECHÉ in Jahre 1907, daß „die Chrysochloridae sich mehr von den übrigen Insectivoren unterscheiden als diese unter sich“ und ferner: „einige der dieser Familie eigentümlichen Charaktere, so vor allem die Beschaffenheit des Jochbogens, das Verhalten des *M. rectus abdominis* und des *M. tibialis anticus*, sowie wohl auch die Länge der Brustregion, weisen den *Chrysochloridae* entschieden eine ursprünglichere, tiefere Stellung als den übrigen Insectivoren an, indem diese Eigenschaften Beziehungen zu Sauriern und Monotremen offenbaren“. Sein schließliches Urteil spricht dieser Verfasser in folgenden Worten aus: „Zweifelsolne stellen die *Chrysochloridae* unter allen lebenden Eutheria den niedrigsten Typus dar, welcher sich durch starke, einseitige Spezialisierung vom Untergange gerettet hat, ganz wie es der Fall mit den Monotremen ist.“

Meine Untersuchungen über die männlichen Geschlechtsorgane haben, wie schon erwähnt, ganz dasselbe Resultat gegeben wie LECHÉ's Untersuchungen über die übrigen Organsysteme. Zweifelsolne wäre es am richtigsten, die Chrysochloriden als eine besondere Unterabteilung der Insectivoren zu bezeichnen, die auf einer niedern Stufe der Entwicklung stehen geblieben sind, wenn man sie nicht aus dieser Ordnung ganz ausschließen will. Zwar bestehen zwischen den Chrysochloriden und den Centetiden gewisse Übereinstimmungen, sie sind aber, wie LECHÉ nachgewiesen hat, von primitiver Natur, während alle mehr spezialisierten Charaktere dieser beiden wesentlich verschieden sind, so daß ihr gemeinsamer Ursprung unwillkürlich in eine sehr entfernte Zeit verlegt werden muß.

Die Stellung der *Tupajidae* soll zusammen mit den Halbaffen näher behandelt werden. Hier will ich nur das hervorheben, daß *Tupaju* echte Glandulae vesiculares besitzt und daß die Rute vom Crus an schwach Sförmig gebogen ist, ohne daß der proximale Teil des Penis kopfwärts gerichtet ist (Fig. O'1a).

Wenn wir die Tupajiden und die Chrysochloriden ausschließen, bleibt uns noch übrig, die phylogenetische Stellung der übrigen Insectivorenfamilien, d. h. der *Centetidae*, der *Solenodontidae*, der *Macroscelididae*, der *Soricidae*, der *Talpidae*, und der *Erinaceidae*, klar zu machen, welche ich als echte Insectivoren bezeichnen möchte.

Unter ihnen haben die *Centetidae* die meisten primitiven Charaktere beibehalten. So besitzen sie eine ziemlich tiefe Cloake, die akzessorischen Drüsen sind bei den *Oryzorictinen* sogar auf dem Marsupialstadium geblieben, und bei *Centetinen* behalten die Hoden zeitlebens ihre embryonale Lage bei. Diese Charaktere finden sich nur selten unter den übrigen Insectivoren-Familien und niemals alle auf einmal. Mit gewissen *Soriciden* stimmen die *Centetiden* darin überein, daß beide eine Cloake besitzen. Diese ist aber bei den *Soriciden* viel seichter als bei den *Centetiden*. Auch bei *Macroscelides* bleiben die Hoden zeitlebens in der Nähe der Nieren. Der Nebenhoden aber hat hier solche Veränderungen erlitten, daß er an die Verhältnisse bei den *Talpiden* erinnert.

Wenn auch das Vorkommen einiger primitiver Charaktere keinen absoluten Beweis für die primitive Stellung der *Centetiden* den übrigen Insectivoren gegenüber liefert, so machen diese Charaktere jedenfalls eine solche Stellung sehr wahrscheinlich. Die sekundären Veränderungen, die bei den *Centetiden* stattgefunden haben, bestätigen die Annahme der Sonderstellung der *Centetiden*. Bei den *Centetiden* hat der Penis, wie wir schon kennen gelernt haben, in hohem Grade sekundäre Veränderungen erlitten und ist in der ganzen Familie von so identischem Bau, wie keine andere Insectivoren-Familie ihn aufweisen kann. Auch erscheint der bei den *Oryzorictinen* und *Potamogalinen* beginnende *Descensus testicularum* nicht ganz homolog mit dem *Descensus* der übrigen Insectivoren.

Von der Verwandtschaft zwischen den *Centetinae*, *Oryzorictinae* und *Potamogalinae* sagt LECHE, *Potamogale* stamme von einer *Microgale*-ähnlichen Form ab. Um die verschiedenen Charaktere der männlichen Geschlechtsorgane übersichtlich zu machen, habe ich folgendes Schema aufgestellt (s. folgende Seite).

Aus diesem Schema ergibt sich, daß bei *Oryzorictes* fast alle Charaktere primitiv sind und daß bei *Potamogale* die Charaktere außer No. 6 in höherem oder geringerem Grade sekundäre Veränderungen erlitten haben. Bei *Centetes* dagegen sind die Charaktere No. 1 und No. 3 primitiver Natur, während alle übrigen sekundär

		<i>Oryzorientes</i>	<i>Potamogale</i>	<i>Centetes</i>
1.	Hoden	inguinal, ohne Cremastersack	inguinal, mit Cremastersack	embryonale Lage
2.	Prostata	nicht deutlich entwickelt	wohlentwickelt	zum Teil entwickelt
3.	COWPER'sche Drüsen	vorhanden	fehlen	vorhanden
4.	Präputial- drüsen	undifferenziert	wohlentwickelt	fehlen
5.	Analdrüsen münden	undifferenziert in die Cloake	am Rande der Cloake	außerhalb der Cloake
6.	Crus Penis	wohlentwickelt	wohlentwickelt	schwach entwickelt

verändert worden sind. Dies gilt auch von No. 6, was aus der Embryologie hervorgeht.

*Potamogale* kann also von einer *Oryzorientes*-ähnlichen Form, aber nicht von einer *Centetes*-ähnlichen abstammen. Auch kann *Centetes* nicht von einer *Potamogale*-ähnlichen Form abstammen. Was No. 1 betrifft, kann *Centetes* nicht einer *Oryzorientes*-Form entstammen, wohl aber einer Stammform, die dieser nahe steht.

Bei *Solenodon*, der nach LECHE in mehreren Beziehungen, namentlich durch primitive Charaktere, mit den Centetiden übereinstimmt, ist der männliche Geschlechtsapparat von einem ganz andern Typus als bei den Centetiden, was DOBSON veranlaßt hat, folgendes zu äußern: „The penis resembles in no respect that of any species of *Centetidae*“. Der Bau des Penis und die Lage der Hoden scheinen, soweit sich dies aus DOBSON'S Abbildungen erkennen läßt, mit den Verhältnissen der *Soricoidea* übereinzustimmen. Unter diesen Umständen dürfte es schwierig sein, die richtige Stellung von *Solenodon* zu entscheiden. Wahrscheinlich hat er sich schon auf einem so frühen Stadium von seinen Verwandten gesondert, daß es jetzt große Schwierigkeiten darbieten muß, festzustellen, ob sein Ursprung in der Nähe von den Centetiden oder den Soricoiden liegt. Entweder ist *Solenodon* ein Centetide, der die Fähigkeit gehabt hat, sich in gewisser Hinsicht in derselben Richtung wie die Soricoiden zu entwickeln, oder er ist eine Form, die sich so früh von den Vorvätern der Soricoiden gesondert hat, daß noch mehrere primitive Charaktere bei ihm vorhanden sind, die sowohl den Urformen der Centetiden als

der übrigen Insectivoren zukommen. Ich bin der Ansicht, daß letzteres das Wahrscheinlichste ist.

Die *Soricidae* sind nach LECHE unter den Insectivoren die, welche den Centetiden am nächsten stehen. Auch hinsichtlich des männlichen Geschlechtsapparats zeigen sie Charaktere, die mit den Centetiden übereinstimmen. Zu gleicher Zeit haben sie aber sekundäre Veränderungen erfahren, die sie den höhern Formen nähern. An die Soriciden schließen sich unmittelbar die Talpiden sowohl durch den allgemeinen Bau der männlichen Geschlechtsorgane als durch das Vorkommen von Zwischenformen. So steht *Crossopus* den Talpiden dadurch nahe, daß die Prostata auf jeder Seite mit 2 Ausführungsgängen mündet, während *Talpa micrura* und *Mogera insularis* in hohem Grade an die Soriciden durch ihr kaum merkliches Perineum erinnern.

Unter den 3 von mir untersuchten Soriciden weicht *Crossopus* mehr von den übrigen ab als diese unter sich, was aus folgendem Schema erhellt.

		<i>Sorex</i>	<i>Crocidura</i>	<i>Crossopus</i>
1.	Urogenitalkanal	= <i>Centetes</i> , symmetrisch	= <i>Centetes</i> , symmetrisch	stark asymmetrisch ungebildet
2.	Gl. vasis defer.	2 Stück	1, Anlage einer zweiten	1, sehr langge- streckt
3.	Prostata	münden mit einem Paar von Ausfüh- rungsgängen	münden mit einem Paar von Ausfüh- rungsgängen	münden mit zwei Paaren von Ausfüh- rungsgängen. Ein zweites Drüsenpaar weiter nach hinten am Urogenitalkanal
4.	Urethraldrüsen	kleine, seichte, ein- fache Drüsen- schläuche	kleine, seichte, ein- fache Drüsen- schläuche	ziemlich tiefe, ver- ästelte Drüsen- schläuche
5.	COWPER'sche Drüsen	vorhanden	vorhanden	fehlen
6.	Akzessorische Schwellorgane	schwach entwickelt	schwach entwickelt	besonders kräftig entwickelt

Die gegenseitige Stellung der Talpiden ist schon im Zusammen-  
hang mit dem Penis behandelt worden.

Über die Stellung der *Macroscelididae* sind die Meinungen ver-  
schieden. Einige Verfasser sind der Ansicht, daß sie den Tupajiden,

andere, daß sie den Erinaceiden nahe stehen. Da ich schon vorher die Tupajiden als nicht zu den eigentlichen Insectivoren gehörig behandelt habe, bleibt nur übrig zu ermitteln, ob die Beschaffenheit der männlichen Geschlechtsorgane auf eine nähere Verwandtschaft zwischen den Macroscelididen und Erinaceiden hindeutet. Zu diesem Zweck füge ich folgendes Schema bei.

		<i>Macroscelides</i>	<i>Gymnurinae</i>	<i>Erinaceinae</i>
1.	Lage der Hoden	embryonal	in Cremastersack	in Cremastersack
2.	Urogenitalkanal	= Centetiden und Soriciden	von Centetiden und Soriciden verschieden	von Centetiden und Soriciden verschieden
3.	Penis	knieförmig gebogen, lang und schmal	kopfwärts gerichtet, ohne Umbiegung (embryonale Umbiegung), dick	kopfwärts gerichtet ohne Umbiegung (embryonale Umbiegung), dick
4.	Pars libera penis	sich verjüngend, ohne Bewaffnung	stumpf, mit einzelnen Stacheln bewaffnet	stumpf, zweigespalten mit 2 Reihen von Stacheln
5.	Gl. vasis defer.	fehlen	2 Stück	Andeutung
6.	Prostata	so verschieden, daß	eine sichere Homologisierung nicht möglich ist.	
7.	Urethraldrüsen	fehlen	wohlentwickelt	wohlentwickelt

Aus diesem Schema geht hervor, daß *Macroscelides* hinsichtlich des Baues der männlichen Geschlechtsorgane in keinem einzigen Punkt mit den Erinaceiden übereinstimmt. In den 4 ersten Punkten stimmt *Macroscelides* mit mehr primitiven Formen überein, während die Erinaceiden im Punkte 7 primitiver erscheinen. Eine nähere Verwandtschaft zwischen den Macroscelididen und den Erinaceiden ist also bezüglich der männlichen Geschlechtsorgane nicht vorhanden, wenn auch gewisse andere Charaktere für eine solche Annahme sprechen, sondern ihre gemeinschaftliche Wurzel muß auf einem sehr primitiven Stadium liegen.

Da A. CARLSSON fast ausschließlich die männlichen Geschlechtsorgane bei Macroscelididen mit den Tupajiden und den Erinaceiden verglichen hat, bleibt nur übrig festzustellen, ob vielleicht die Macroscelididen mit irgendeiner andern Insectivorengruppe verwandt sind, z. B. mit den Soriciden oder den Talpiden. Siehe folgendes Schema!

		<i>Macroscelides</i>	<i>Soricidae</i>	<i>Talpidae</i>
1.	Lage der Hoden	embryonal	in Cremastersack	in Cremastersack
2.	Urogenitalkanal	penialer Abschnitt mit Blindsack	penialer Abschnitt mit Blindsack	penialer Abschnitt ohne Blindsack
3.	Penis	knieförmig gebogen, lang und schmal	knieförmig gebogen, lang und schmal	knieförmig gebogen, bei einigen lang und schmal
4.	Pars libera penis	sich verjüngend, ohne Bewaffnung	sich verjüngend, ohne Bewaffnung	bei einigen sich verjüngend, lang und schmal
5.	Gl. vasis defer.	fehlen	vorhanden	fehlen
6.	Prostata	eine dorsale, eine ventrale Partie	entsprechen möglicherweise der dorsalen Partie bei <i>Macroscelides</i>	
7.	Urethraldrüsen	fehlen	schwach entwickelt	schwach entwickelt
8.	Perineum	groß	fehlt oder kaum merkbar bei einigen	ziemlich wohlentwickelt wenigstens bei gewissen Formen

Aus diesem und dem vorigen Schema geht hervor, daß *Macroscelides* in bezug auf die männlichen Geschlechtsorgane eine nähere Verwandtschaft mit den *Soriciden* und den *Talpiden* als mit den *Erinaceiden* zu zeigen scheint. Um die Verwandtschaft festzustellen, ist natürlich eine allseitige Untersuchung nötig.

Noch bleibt uns übrig die Stellung der *Erinaceidae* unter den übrigen *Insectivoren* klar zu stellen. Ich habe aber bei den männlichen Geschlechtsorganen keine solchen Charaktere finden können, die als Leitfaden dienen können. Die *Gymnurinen*, die auch hinsichtlich des Baues der männlichen Geschlechtsorgane im großen Ganzen primitiver als die *Erinaceinen* sind, zeigen betreffs der akzessorischen Drüsen gewisse Ähnlichkeiten mit den *Soriciden*, die aber zu untergeordneter Natur sind, um eine nähere Verwandtschaft zwischen den *Soriciden* und den *Gymnurinen* zu beweisen.

#### 4. Lemuridae.<sup>1)</sup>

Unsere Kenntnisse über den Bau der männlichen Geschlechtsorgane bei den Halbaffen sind in mancher Hinsicht unvollständig. In der ältern Literatur finden sich über diese Frage nur einzelne

1) Als Lemuridae werden im Folgenden alle Halbaffen außer *Tarsius*  
6\*

Angaben. Später hat OUDEMANS die akzessorischen Drüsen bei mehreren Arten untersucht. Diese Untersuchung wird von DISSELHORST in Ermangelung von eigenem Material angeführt. Im Jahre 1908 hat GERHARDT die Angaben der Literatur über den Bau des Penis zusammengefaßt und sie durch eigene Beobachtungen ergänzt.

Sowohl OUDEMANS als DISSELHORST sind der Ansicht, daß die Halbaffen, außer *Chiromys*, in bezug auf die männlichen Geschlechtsorgane eine besonders einheitliche Gruppe bilden. GERHARDT dagegen sagt, sie hätten kaum andere gemeinsame Charaktere als ein Os penis und eine Ringfurche auf der Pars libera.

Die vorliegende Untersuchung bezweckt, zu entscheiden, ob sich unter den Halbaffen ein oder mehrere Typen hinsichtlich der männlichen Geschlechtsorgane anstellen lassen, und den ursprünglichsten dieser Typen aufzudecken. Infolge der Beschaffenheit des Materials habe ich meine Untersuchung hauptsächlich auf die Lage der Hoden und den Bau des Penis gerichtet. Mit den akzessorischen Drüsen habe ich mich nur wenig beschäftigt; von *Chiromys* habe ich leider kein Material gehabt. Auf die Frage nach den akzessorischen Drüsen hoffe ich aber in einer künftigen Arbeit zurückzukommen. Ich habe über folgendes Material verfügt:

<i>Lemur mongoz</i> var. <i>nigifrons</i>	1 ad., 3 juv., 1 Fötus
"    "    var. <i>collaris</i>	2 ad.
" <i>macaco</i>	1 ad. (Ausgeschnittenes Präparat)
<i>Lepilemur edwardsii</i>	1 ad.                   "          "
<i>Chirogale milii</i>	2 ad.
<i>Microcebus smithii</i>	2 ad. 3 Jungen
<i>Propithecus rerreauxi</i> var. <i>coquereli</i>	1 ad., 2 Föten
<i>Arahis laniger</i>	1 juv.
<i>Otoliemus (Eulienus) elegantubus</i>	1 ad.
<i>Nycticebus tardigradus</i>	1 beinahe ad.
<i>Perodicticus potto</i> .	1 ad.

Außer diesen Arten haben mir folgende Arten aus der Literatur zur Vergleichung gedient:

bezeichnet. Ich habe mich an die folgende Einteilung dieser Gruppe angeschlossen.

1. Fam. Madagassische Halbaffen:

    Unterfam. Lemurinae (*Lemur*, *Lepilemur*, *Chirogale*, *Microcebus*).

    "    Indrisinae (*Propithecus*, *Indris*, *Arahis*).

    "    Chiromyinae (*Chiromys*).

2. Fam. Außermadagassische Halbaffen:

    Unterfam. Otolicinae (*Galago*, *Otoliemus*).

    "    Nycticebinae (*Nycticebus*, *Perodicticus*).

*Lemur varius* nach GERHARDT

„ *catta* nach GERHARDT

*Indris brevicaudatus* nach MILNE EDWARDS

*Chiromys madagascariensis* nach ZUCKERKANDL

*Galago montei* nach GERHARDT

„ *demidoffi* nach GERHARDT.

### Die Lage der Hoden.

Bei allen Halbaffen verlassen die Hoden schon während eines frühen Entwicklungsstadiums ihre ursprüngliche Lage und gehen in

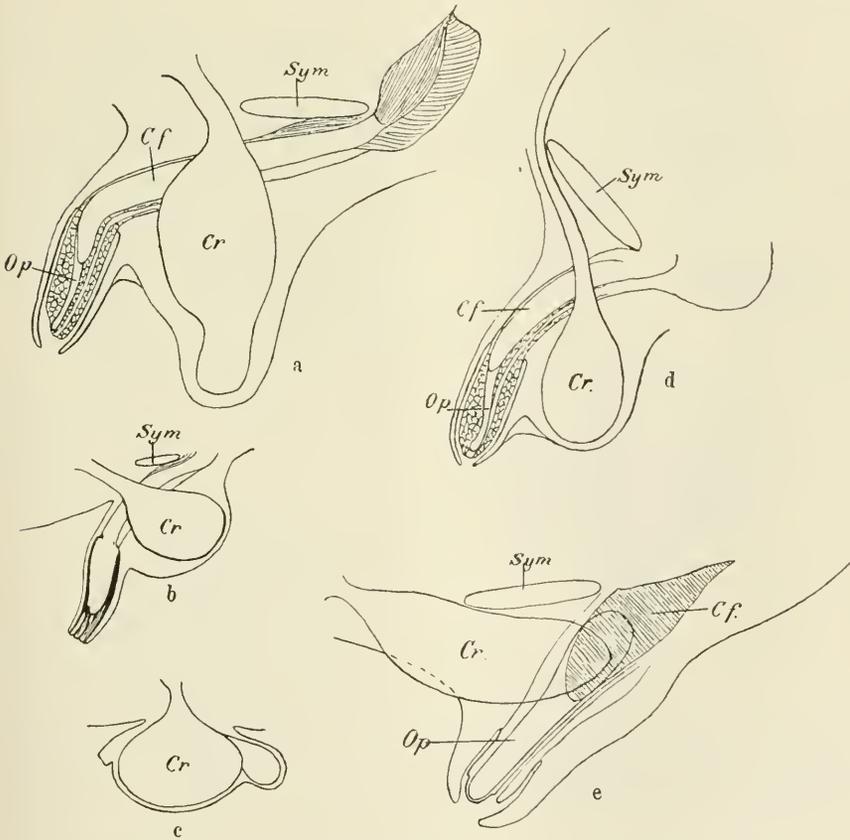


Fig. P<sup>1</sup>.

a *Lemur mongoz* var. *nigrifrons*. b *Chirogale milii*. c *Microcebus smitii* d *Propithecus verreauxi* var. *coquereli*. e *Nycticebus tardigradus*. a—d 1:1, e 2:1.

O. p Os penis. Cr Cremastersack. C. f Corpus fibrosum. Sym Symphyse.

einen mehr oder weniger deutlich abgesetzten Hodensack oder Scrotum herab. Nur das von mir untersuchte Exemplar von *Nycticebus* macht von der Regel eine Ausnahme. Hier liegen die Hoden etwas vor der Peniswurzel, und man kann kaum von einem Hodensack reden. Es kann hier möglicherweise eine individuelle Variation vorliegen, denn die nahestehende Form *Perodicticus* besitzt unmittelbar hinter der Peniswurzel einen Hodensack, der zwar nicht wohlentwickelt, aber doch groß und deutlich abgesetzt ist. Bei *Otolienus* (Fig. Q<sup>1</sup>a) ist der Hodensack noch deutlicher als bei *Perodicticus*.

Der Hodensack liegt bei den Madagaskarhalbaffen entweder wie bei *Lemur* unmittelbar hinter der Peniswurzel, ventral von der



Fig. Q<sup>1</sup>.

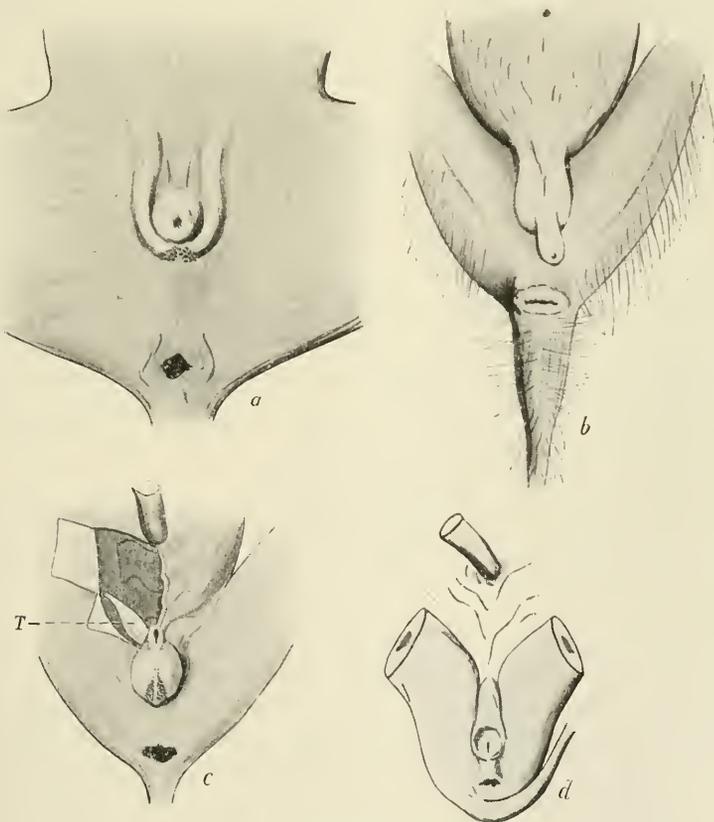
a Penis und Scrotum von *Otolienus elegantulus*. a' Die Penisspitze mit der Mündung des Urogenitalkanals C.u. b Die Inguinalregion von *Microcebus smithii*.

a 9:5, a' 18:5, b 9:10.

Symphyse, oder er hängt, wie bei *Propithecus*, beinahe frei herab. Seine Größe verhält sich zur Körpergröße sehr verschieden. So hat z. B. *Propithecus* einen verhältnismäßig sehr kleinen Hodensack, während derselbe bei einer Art wie *Microcebus* unverhältnismäßig groß ist (Fig. Q<sup>1</sup>b). Immer hängt er natürlich von der Größe der Hoden ab. Ich will hier die Aufmerksamkeit darauf lenken, daß die abnorme Größe der Hoden bei *Microcebus* nicht eine zufällige ist. Ich habe dieselben Dimensionen der Hoden bei 2 erwachsenen Männchen gefunden und mich davon überzeugt, daß schon bei den Jungen der Hodensack besonders kräftig entwickelt ist. Es wäre aber nicht undenkbar, daß während der Trockenzeit, wenn das Tier schläft, die Größe der Hoden abnehme.

Der Hodensack wird bei den Halbaffen schon auf einem sehr frühen Stadium der Entwicklung angelegt. Schon bei dem Fötus und später beim Jungen kommt eine Area scroti vor, die warzig und

durch ihren Mangel an Haaren gekennzeichnet ist. Zuweilen besitzt sie auch Drüsen. Am besten scheint mir die Area scroti bei Nycticebiden, besonders bei *Perodicticus* und *Otolicnus* (Fig. Q<sup>1</sup>a), entwickelt zu sein. Bei Lemuriden ist sie viel schwächer, besonders bei dem erwachsenen Individuum, z. B. *Lemur varius* (WEBER), entwickelt. Sie läßt sich auch bei den von mir untersuchten Formen schwer nachweisen. Bei *Lemur mongoz var. nigifrons* dürfte sie durch eine fast nackte Stelle auf der Caudalseite des Hodensacks repräsentiert sein. Bei den Jungen dagegen ist sie deutlicher (s. die Abbildungen von *Avahis laniger* Fig. R<sup>1</sup>a und einem Fötus von *Lemur mongoz* Fig. R<sup>1</sup>c).

Fig. R<sup>1</sup>.

Die Scrotalanlage bei a *Avahis laniger*, b *Propithecus verreauxi var. coquereli*, c *Lemur mongoz var. nigifrons*, d *Tupaja ferruginea*. a, b Jungen, c, d Fötus, T Hode. a, c, d 9:5, b 9:10.

Wenn auch die Anlage eines Hodensacks schon auf einem frühen Entwicklungsstadium vorhanden ist, so erfolgt doch die Entwicklung des Scrotums nicht bei allen Formen auf dieselbe Weise. *Avahis*, *Propithecus* und *Lemur* sind die Vertreter von 3 verschiedenen Richtungen der Entwicklung.

Bei *Avahis* wandern die Hoden in je einer Hautfalte gegen die Area scroti hin. Erst nachdem sie reif sind, nehmen sie ihren Platz hinter der Peniswurzel ein.

Ich habe Gelegenheit gehabt, die Wanderung der Hoden bei 2 lebenden Jungen von *Propithecus verreauxi* var. *coquereli* zu beobachten. Das kleinere Junge war sehr zart, nach den Aussagen der Eingebornen kaum 14 Tage alt. Dieses Junge, das auf Fig. R<sup>1</sup>b abgebildet ist, besaß von dem Michgebiß die Schneidezähne, im Unterkiefer den 1. Pm und im Oberkiefer die Eckzähne. Die übrigen Zähne des Milchgebisses waren kaum erkennbar. Weiter kann ich auch für die Beurteilung des Alters dieses Jungen erwähnen, daß bei ihm die Parietalia noch völlig voneinander getrennt sind, so daß die beiden Fontanellen miteinander kommunizieren. Der Schädel hat von der vordern Kante des Zwischenkiefers bis an das Hinterhaupt eine Länge von 59 mm. Die Haut war schwach behaart. Bei diesem Jungen fand ich die Hoden dicht aneinander, unmittelbar vor der Peniswurzel, liegend. Sie waren von solcher Größe, daß dadurch ein präpeniales Scrotum entstanden war, an die Verhältnisse bei *Tupaja* völlig erinnernd. Erst mit zunehmendem Alter wandern die Hoden weiter nach hinten, so daß das Scrotum schließlich postpenial wird. Irgend eine Area scroti konnte ich nicht entdecken.

*Lemur mongoz* var. *nigifrons* besitzt schon als Fötus eine sehr deutliche Anlage eines postpenialen Hodensackes (Fig. R<sup>1</sup>c), ehe die Hoden ihren Bestimmungsort hinter der Peniswurzel erreicht haben.

Bei den Halbaffen scheinen sich alle 3 breiten Bauchmuskeln an der Bildung des Cremastersackes zu beteiligen. Dabei ist aber zu bemerken, daß der M. obl. internus und der M. obl. externus gewöhnlich in den Cremastersack nur als Aponeurosen eingehen, die sogar zuweilen äußerlich verdünnt sind. Bei *Avahis laniger* und *Galago demidoffi* soll nach WEBER der M. obl. internus auch mit einzelnen Ringfasern in den Cremastersack eingehen. Er sagt weiter von *Nycticebus*, der Cremastersack wäre nur vom M. transversus abd. gebildet. Meine Untersuchungen ergeben aber, daß sich hier wie bei *Lemur mongoz* sowohl der M. obl. internus als der M. obl. externus,

wenn auch nur als dünne Aponeurosen, an der Bildung des Cremastersackes beteiligen. Infolge der Beschaffenheit des Materials war es mir nicht möglich zu entscheiden, ob bei *Propithecus* die beiden MM. obliqui in den Cremastersack eingehen oder nicht. Jedenfalls geht aus der Untersuchung des Cremastersackes bei den Halbaffen hervor, daß der M. transversus die Hauptmasse des Muskelgewebes des Cremastersackes bildet und daß die MM. obliqui gewöhnlich nur als Aponeurosen in dasselbe eingehen.

### Akzessorische Drüsen.

Soviel ich sehen kann, sind bei sämtlichen Halbaffen aus Madagaskar die Glandulae vesiculares von etwas anderm Bau als bei den andern Halbaffen. OUDEMANS hat dies für die Gattung *Lemur* hervorgehoben, und ich finde, daß dasselbe für alle von mir untersuchten Formen aus Madagaskar gilt. Trotz vieler Ähnlichkeiten im Baue der akzessorischen Drüsen scheinen also unter den Halbaffen wenigstens 2 Typen vorhanden zu sein, der eine durch die madagassischen, der andere durch die außermadagassischen Halbaffen repräsentiert.

Um zu entscheiden, ob *Chiromys* hinsichtlich der akzessorischen Drüsen völlig von dem verhältnismäßig homologen Bau dieser Drüsen bei den übrigen Halbaffen abweicht, ist eine Schnittserie nötig, denn die Glandulae vesiculares könnten möglicherweise rudimentär sein, was sich nicht durch eine einfache Section nachweisen läßt.

### Der Bau des Penis.

(Beschreibung.)

Die Madagassischen Halbaffen.

Unterfam. *Lemurinae*.

#### *Lemur*.

MILNE EDWARDS publiziert einige Abbildungen der männlichen Geschlechtsorgane der Gattung *Lemur*. Den Bildern fehlt aber jede Erklärung, und man weiß daher nicht, welche Arten er untersucht hat, was den Wert der Bilder bedeutend verringert. GERHARDT hat *Lemur varius*, *L. catta* und *L. macaco* untersucht. Ich führe hier seine Resultate an.

Von *Lemur varius* sagt GERHARDT, daß ihm ein Septum corporis fibrosi fehlt, daß das Os priapi eine Fortsetzung der fibrösen Scheide

der Schwellkörper zu bilden scheint und daß hier wie bei *L. macaco* und *Microlemur murinus*, „soweit es sich nach herausgeschnittenen Präparaten beurteilen läßt, ein solcher Zustand (Penis pendulus) angebahnt ist“.

Bei *Lemur catta* dagegen hat er einen echten Penis pendulus mit einer Präputialhöhle von geringer Tiefe gefunden. (Dies auch nach Präparaten des Breslauer Zool. Inst.). Von *Lemur macaco* sagt er nur, das Os priapi sei bei ihm kürzer als bei den oben erwähnten Arten, und die Umschlagstelle der Vorhaut liegt bei ihm wie bei *L. varius* hinter der Basis des Os priapi.

Ich selbst habe ein Exemplar von *Lemur mongoz var. nigifrons* und 2 Exemplare von *L. mongoz var. collaris* untersucht. Die Rute ist bei diesen Formen von fast demselben Bau. Der Schaft ist kopfwärts gerichtet und erstreckt sich an der Symphyse entlang ziemlich weit kopfwärts (Fig. P<sup>1</sup>a). Am Übergange in die Pars libera biegt die Rute plötzlich ab, so daß die Pars libera fast nach unten gerichtet wird. Das Corpus fibrosum besitzt ein gut entwickeltes Septum, in der Pars libera durch ein Os priapi fortgesetzt, welches als ein einfacher Knochenstab sich bis an die Spitze der Rute hin erstreckt. Der Urogenitalkanal mündet auf der Spitze der Pars libera, ventral vom Os priapi. Die Ringfurche ist bei diesen Formen wie bei *Lemur macaco* ziemlich schwach. Doch ist sie bei *L. macaco* etwas tiefer als bei den Spielarten von *L. mongoz*. Die Haut der Pars libera ist mit einer großen Anzahl von dreispitzigen rückwärtsgerichteten Stacheln bekleidet. Diese Stacheln sind bei *L. macaco* weiter gegen die Spitze verbreitet als bei den *L. mongoz*-Formen. Außer diesen Stacheln oder Schuppen finden sich auf beiden Seiten bei *L. mongoz var. nigifrons* noch 3 große einfache, rückwärts gerichtete Stacheln (Fig. S<sup>1</sup>a). Bei dem einen der beiden Exemplare von *L. mongoz var. collaris* sind die dreispitzigen Stacheln kräftiger als bei *L. mongoz var. nigifrons*. Auch besitzt er 4 größere, einfache Stacheln auf jeder Seite, die beinahe einen Kreis rings um die Rute bilden. Das 2. Exemplar ist mit 2 deutlichen Kreisen von solchen großen Stacheln versehen, der vordere Kreis mit 10, der hintere mit 8 Stacheln. Ob auch *L. macaco* derartige einfache Stacheln besitzt, konnte ich an dem montierten Präparat nicht entscheiden. Jedenfalls scheint es mir klar, daß die Bewaffnung der Pars libera bei der Gattung *Lemur* ziemlich veränderlich ist.

Die Präputalhöhle ist ganz seicht, und die Umschlagstelle der Vorhaut liegt etwa an der Basis des Os priapi. Niemals habe ich

eine Präputialhöhle gefunden, die so tief ist wie die von GERHARDT abgebildete.

Bei der Gattung *Lemur* kann man kaum sagen, es sei ein Penis pendulus vorhanden, obwohl man hier den Anfang eines solchen vor

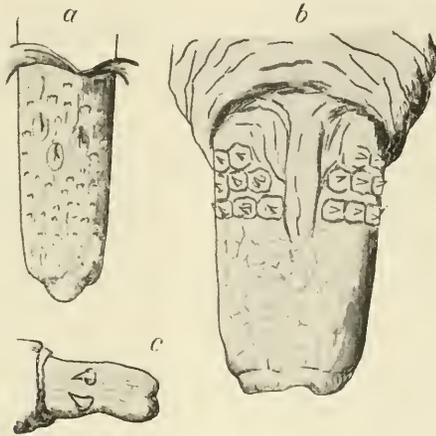


Fig. 8<sup>1</sup>.

Die Pars libera Penis von a *Lemur mongoz* var. *nigrifrons*, b *Indris brevicaudatus*, c *Avahis laniger* (b u. c nach MILNEEDWARDS).  
a, b 2:1, c 1:1.

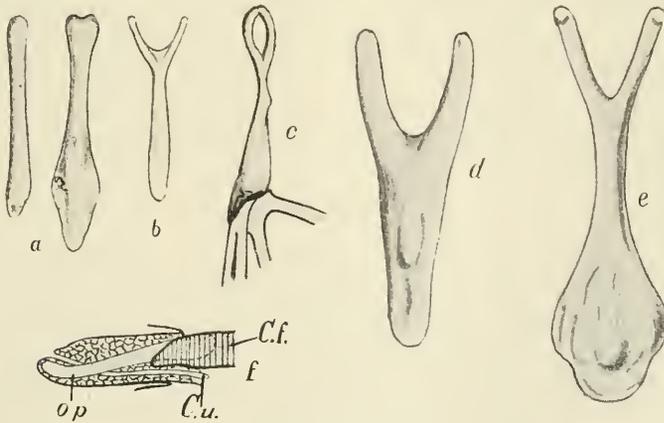


Fig. 9<sup>1</sup>.

a—e Os priapi. a von *Lemur*, b von *Lepilemur*, c von *Microcebus*, d von *Indris*, e von *Avahis*, f die Pars libera Penis von *Chirogale*. 2:1.

O. p. Os priapi. C. u. Canalis urogenitalis. C. f. Corpus fibrosum.

sich hat, da sich die Spitze der Rute von der Bauchwand losgelöst hat und frei herabhängt.

Endlich will ich darauf aufmerksam machen, daß die Abbildungen von MILNEEDWARDS einen verschiedenen Grad der Entwicklung des Os priapi zeigen, indem dieser Knochen bei einigen Arten ganz einfach, bei andern abgeplattet ist und sogar Anzeichen einer Spaltung trägt. Eine solche sehr eigentümliche progressive Entwicklung werden wir späterhin bei andern Madagaskar-Halbaffen wiederfinden (Fig. T<sup>1</sup>a).

### *Lepilemur edwardsi.*

Das Material war eine herauspräparierte Rute. Ihre Länge vom Schambeine bis an die Spitze ist 37 mm, wovon 16 mm auf die Pars libera kommen, d. h. auf den terminalen Teil der Rute, der an der Umschlagstelle der Vorhaut anfängt. Das Corpus fibrosum besitzt, wie man aus einem Querschnitt durch den Schaft ersieht, ein ganz deutliches, obwohl nicht kräftiges Septum, welches in der Pars libera in einem 13 mm langen Penisknochen übergeht, der die Spitze der Pars libera erreicht (Fig. T<sup>1</sup>b). Der distale Teil ist in 2 kurze, aber weit gespreizte Schenkel gespalten. In dem Winkel, der von diesen Schenkeln gebildet wird, biegt der Canalis urogenitalis nach oben um. Die Mündung liegt am Dorsum penis auf der Spitze der Pars libera. Das Corpus spongiosum ist stark entwickelt und bildet wie bei *Lemur* die Hauptmasse der Pars libera, die dadurch deutlich vom Schaft abgesetzt wird. Die Oberfläche der Pars libera ist der Länge nach gestreift und mit zahlreichen kleinen teils einfachen teils zweispitzigen rückwärts gerichteten Stacheln bekleidet. Eine eigentliche Kranzfurche rings um die Spitze ist hier nicht vorhanden. Die Umschlagstelle liegt unmittelbar hinter dem Penisknochen.

### *Chirogale milii.*

Die Rute hat eine Länge von 25 mm, wovon 8 auf die Pars libera kommen. Sie liegt auf der Ventralseite der Symphyse kopfwärts gerichtet, löst sich aber am Ende von der Bauchwand los und wird schwach bogenförmig. Hier finden wir also einen Penis pendulus viel besser als bei *Lemur* angebahnt (Fig. P<sup>1</sup>b). Das Corpus fibrosum ist ganz einheitlich, da ihm ein Septum fehlt. Nur auf der Dorsalseite schiebt sich ein geringer Rest des Septums als eine Leiste in das cavernöse Gewebe hinein. In der Verlängerung dieser Leiste erstreckt sich ein 10 mm langes Os priapi bis an die Spitze der Pars

libera. Bei *Chirogale* spaltet sich der Penisknochen wie bei *Lepilemur* in 2 Schenkel, deren Spitzen, anstatt frei zu enden, sich gegeneinander biegen, um sich in der Mittellinie der Pars libera zu begegnen, dadurch ein Foramen im Os priapi bildend. Durch dieses Foramen tritt der Urogenitalkanal von der Ventralseite an das Dorsum penis herauf, wo er etwas hinter der Spitze der Pars libera mündet (T<sup>1</sup>f). Die Pars libera ist durch ihren größern Umfang vom Schaft deutlich abgesetzt. Ihre Oberfläche ist der Länge nach gefurcht oder gestreift und mit Papillen bekleidet, die sehr kleine, einfache Stacheln tragen. Eine deutliche Ringfurche ist nicht vorhanden. Die Präputialhöhle ist ziemlich seicht, und die Umschlagstelle der Vorhaut liegt etwas vor der Basis des Os priapi.

### *Microcebus smithii.*

Der Bau der Rute ist in allem Wesentlichen demjenigen bei *Chirogale* gleich. In gewissen Beziehungen ist aber die Spezialisierung hier noch weiter gegangen. Das Corpus fibrosum ist nicht besonders groß. Dagegen findet sich ein gewaltiges Os priapi, welches fast durch die ganze Rute von der Symphyse bis an die Penis Spitze hin verläuft. Auch hier kommt ein Foramen dadurch zustande, daß sich die beiden Schenkel des Os priapi vorn vereinigen (Fig. T<sup>1</sup>c). Durch dieses Foramen tritt der Urogenitalkanal hervor, dessen Mündung noch mehr dorsal als bei *Chirogale* liegt. Die Präputialhöhle ist ziemlich tief. Die Pars libera wird dadurch recht groß. Sie ist der Länge nach gefaltet und mit einer großen Anzahl von mehrspitzigen, rückwärts gerichteten Stacheln oder Schuppen bekleidet, welche erheblich kräftiger als bei *Lepilemur* und *Chirogale* sind. Obwohl das Präputium mit der Bauchwand nicht zusammenhängt, hat die Rute dennoch nicht den Charakter eines Penis pendulus. Dies beruht auf dem abnorm entwickelten Scrotum, das die Rute gegen die Bauchwand preßt (Fig. P<sup>1</sup>c).

### Unterfam. *Indrisinae.*

In seiner Arbeit über die Indrisinen hat MILNEEDWARDS auch die männlichen Geschlechtsorgane behandelt und einige Figuren gegeben. Meistens spricht er nur von der äußern Form und dem Vorkommen eines im vordern Teil gespaltenen Os priapi. Ich selbst habe Gelegenheit gehabt, ein Exemplar von *Propithecus verreauxi* var. *coquereli* und ein Junges von *Achais laniger* zu untersuchen.

*Propithecus verreauxi* var. *coquereli*.

Die Rute setzt sich mit einem gut entwickelten Crus am Schambein an und hängt, ohne der Symphyse zu folgen, bogenförmig frei herab. Hier finden wir also den Penis pendulus besser als bei den obenerwähnten Lemuriden ausgebildet (Fig. P<sup>1</sup>d). Das Corpus fibrosum besitzt ein kräftiges Septum, das vorn in ein zweigespaltenes Os priapi übergeht. Nach den Untersuchungen von MILNE EDWARDS und Verfasser ist die Länge des Penisknochens unter den verschiedenen Arten recht verschieden. Bei *Propithecus verreauxi* var. *coquereli* ist das Os priapi 11 mm lang, wovon 4,5 auf die Schenkel kommen. Auch hier wie bei den vorgenannten Lemuriden bildet das Corpus spongiosum die Hauptmasse der Pars libera, in deren Spitze mitten zwischen den beiden Schenkeln des Os priapi der Urogenitalkanal mündet. Die Oberfläche der Pars libera ist der Länge nach gefurcht und mit kleinen, stacheltragenden Papillen versehen, die ihr ein chagrinartiges, rauhes Aussehen verleihen. Die Spitze ist stumpf und entbehrt einer Ringfurche. Die Präputialhöhle ist ziemlich seicht, und die Umschlagstelle der Vorhaut liegt etwa an der Basis des Os priapi.

Bei *Indris* scheint nach MILNE EDWARDS die Rute von ungefähr demselben Bau wie bei *Propithecus* zu sein. Die Pars libera ist hier nicht mit kleinen Stacheln bedeckt. Nur der proximale Teil besitzt 3 Reihen von größern, kräftigen Stacheln (Fig. S<sup>1</sup>b). Der proximale Teil des Penisknochens ist nicht wie bei *Propithecus* ein einfacher, zylindrischer Stab, sondern von den Seiten zusammengedrückt (Fig. T<sup>1</sup>d).

*Avahis laniger*.

Das Äußere der Pars libera und die Form des Os priapi ist hier noch mehr abweichend. Alle Stacheln bis auf 2 an jeder Seite sind verschwunden (Fig. S<sup>1</sup>c). Diese beiden aber sind um so riesiger geworden. Die Schenkel des Os priapi sind weit auseinander gespreizt, und dieser Knochen ist an der Basis stark angeschwollen (Fig. T<sup>1</sup>e). Die seichte Präputialhöhle, den Mangel einer Ringfurche und einen wahren Penis pendulus hat *Avahis* mit *Propithecus* gemein.

Unterfam. *Chiromyinae*.*Chiromys madagascariensis*.

OWEN war der Erste, der den männlichen Geschlechtsapparat dieser Art behandelt hat. ZUCKERKANDL aber hat eine genauere Beschreibung seines Baues gegeben. Die Rute ist mit der Pars libera 94 mm lang, wovon 51 mm auf einen proximalen Teil kommen, welcher der Symphyse folgt und sogar über den vordern Pubisrand hervorragt. Dann biegt die Rute herab. Das Corpus fibrosum besitzt ein auffällig kräftiges Septum und endet an der Basis der Pars libera wie plötzlich abgeschnitten. Hier geht das Septum in einen 26 mm langen, nagelförmigen Penisknochen über, der, mit seinem platten Basalende auf das Corpus fibrosum gestützt, sich durch die ganze Pars libera hin erstreckt. Die Pars libera ist zylindrisch und vorn stumpf. Ihre Oberfläche ist mit dreispitzigen Stacheln bekleidet, die auf der Spitze einfacher sind. Die Mündung des Canalis urogenitalis liegt ventral vom Os priapi. Die Umschlagstelle der Vorhaut ist an der Basis des Os priapi.

## Die außermadagassischen Halbaffen.

*Galago montei*.

GERHARDT hat diese Form untersucht und dadurch festgestellt, daß die Pars libera penis ziemlich lang und mit rückwärts gerichteten Stacheln bewaffnet ist, daß die Spitze von einer Ringfurche umgeben ist, in welche der Urogenitalkanal ventral mündet, daß das Septum im Corpus fibrosum schwach und das Os priapi gut entwickelt ist.

*Otolienus (Euolicus) elegantulus*.

Ogbleich diese Species der vorigen sehr nahe steht, gebe ich dennoch hier eine ausführlichere Beschreibung des Baues der Rute, da meine eignen Untersuchungen etwas von der obigen Beschreibung von *Galago montei* abweichen. Die Rute besteht aus 2 voneinander scharf abgegrenzten Teilen. An der Bildung der proximalen Partie, die bis an die Umschlagstelle der Vorhaut reicht, beteiligt sich das kräftige Corpus fibrosum, das auch bei dieser Species eines Septums entbehrt. Der distale Teil oder die Pars libera ist viel schmaler und von einem 22 mm langen Os priapi gestützt, dessen

Basis man schon in der proximalen Partie der Rute findet, wo es sich auch etwas verdickt. Sonst ist es ein einfacher Knochenstab ohne Andeutung einer Spaltung, der die Pars libera bis an die Spitze durchdringt, wo er nur mit einer dünnen Haut gekleidet ist. Im Gegensatz zu *Galago monteiroi* ist die Ringfurche unbedeutend, und die von einem Wall umgebene Mündung des Canalis urogenitalis liegt nicht innerhalb dieser Furche wie bei *Galago*, sondern ventral außerhalb derselben auf der Penisspitze (Fig. Q<sup>1</sup>a'). Die Oberfläche der Pars libera ist wie bei *Galago monteiroi* mit scharfen, rückwärts gerichteten Stacheln bewaffnet. Sie fehlen aber hier in der Nähe der Umschlagstelle der Vorhaut.

### *Nycticebus tardigradus.*

Die Rute ist von mehreren Verfassern untersucht worden, und GERHARDT hat in jüngster Zeit bei einem Vergleich mit dem Bau des Penis bei *Galago monteiroi* gefunden, daß diese beide miteinander in mehrfacher Hinsicht übereinstimmen.

Meine Untersuchungen lehren, daß die Rute sehr kurz ist, als ein stumpfer Kegel von der Bauchwand abgesetzt und nach vorn und unten gerichtet (Fig. P<sup>1</sup>e). Die Rute ist indessen so kurz, daß man hier nicht von einem Penis pendulus reden kann, wie es einigermaßen bei *Otolienus* der Fall ist. Bei *Nycticebus* und wahrscheinlich auch bei *Otolienus* ist die Rute mit einer besonders kräftigen Muskulatur ausgestattet, die zweifelsohne eine große Rolle bei der Erection spielt.

Die Spitze der sehr kurzen Pars libera penis besitzt eine sehr tiefe Ringfurche, in welcher, auf der Ventralseite der Rute, der Canalis urogenitalis seine Mündung hat. Die Oberfläche der Pars libera ist hinter dieser Furche mit 2—3 unregelmäßigen Reihen mit kleinen, rückwärts gerichteten Stacheln bewaffnet.

Bei *Perodicticus potto*, den ich Gelegenheit gehabt habe zu untersuchen, ist die Rute von demselben Bau wie bei *Nycticebus*.

### Der Bau des Penis.

(Vergleichung.)

Aus meinen Untersuchungen über den Bau der Rute bei den Halbaffen ist hervorgegangen, daß sich unter ihnen 2 verschiedene Typen finden, die man aber leicht aus einer gemeinschaftlichen Urform ableiten kann. Der eine Typus ist durch die in Madagaskar lebenden Halbaffen vertreten, der andere durch die Formen, welche auf dem afrikanischen Kontinent und in Asien heimisch sind.

Bei den madagassischen Lemuriden hat der Penis eine Tendenz, hängend zu werden, eine Tendenz, die zwar bei *Lemur* und *Chiromys* sehr schwach, aber bei den Indrisiden, besonders bei *Propithecus* um so deutlicher ist. Das Corpus fibrosum ist immer wohlentwickelt und erreicht im allgemeinen die Umschlagstelle der Vorhaut, wo es durch ein Os priapi fortgesetzt wird, das sich gewöhnlich in 2 Schenkel spaltet und sich bis an die Spitze der Pars libera erstreckt. Nur bei *Chiromys* und *Lemur* ist dieser Penisknochen in der Regel einfach. Es kann aber bei *Lemur* eine schwache Andeutung einer Zweispaltung der Spitze vorhanden sein. Das Septum im Corpus fibrosum ist entweder, wie bei *Chiromys*, sehr kräftig, oder, wie bei *Lepilemur*, schwach oder fehlt endlich, wie bei *Lemur varius*. Es weist also einen sehr verschiedenen Grad der Entwicklung auf: vom Fehlen bis zu enormer Größe und Kraft.

Die Präputialhöhle ist gewöhnlich recht seicht, was aus den Abbildungen hervorgeht (Fig. P<sup>1</sup>). Nirgends habe ich eine solche Präputialhöhle wie die von GERHARDT abgebildete gefunden. Von der geringen Tiefe der Präputialhöhle hängt die ziemlich kurze Pars libera ab, die nach GERHARDT's Definition der Eichel den Namen einer solchen verdient, indem das zentral gelegene Os priapi immer von einem wohlentwickelten Corpus spongiosum umgeben wird, das proximal bis an die Umschlagstelle der Vorhaut reicht. Die Pars libera hat eine mehr oder weniger zylindrische Form und eine stumpfe Spitze. Sie ist zuweilen, wie bei *Chirogale* und *Microcebus*, etwas von oben abgeplattet. Eine Ringfurche kommt zuweilen, aber nicht bei allen vor. Der Urogenitalkanal mündet entweder auf der Spitze der Pars libera oder auf der Dorsalseite derselben. Im allgemeinen ist die Haut der Pars libera der Länge nach etwas gefaltet und mit großen einfachen oder kleinern mehrspitzigen rückwärts gerichteten Stacheln bewaffnet. Die Stacheln können zuweilen von sehr geringer Größe sein und wenigstens zum Teil durch rundliche Hautpapillen ersetzt werden.

Aus dem oben vom Bau des Penis der madagassischen Halbaffen Gesagten geht hervor, daß der Penis sowohl bei den Lemurinen als bei den Indrisinen eine Entwicklung zeigt von dem einfachen, undifferenzierten Stadium zu dem mehr spezialisierten und daß *Chiromys* hinsichtlich des Baues der Rute sich an die Formen unter den Lemurinen anschließt, die betreffs des Penis am wenigsten differenziert sind. So haben *Lemur* und *Chiromys* ein einfaches Os priapi, das beinahe ausschließlich der Pars libera angehört, und der Urogenitalkanal mündet beinahe terminal. Die Pars

libera ist bei diesen beiden Formen mit mehrspitzigen Stacheln bewaffnet, die bei *Lemur* durch eine größere oder geringere Zahl von kräftigen, einfachen Stacheln ersetzt werden können.

Bei *Lepilemur* hat das Os priapi, das bei *Lemur* schon zuweilen eine schwache Andeutung einer Zweispaltung zeigt, eine höhere Entwicklungsstufe erreicht, indem es sich in 2 gespreizte Schenkel spaltet. Bei *Chirogale* bilden die Schenkel ein Foramen, und bei *Microcebus* hat das Os priapi an Mächtigkeit so zugenommen, daß es fast die ganze Rute durchläuft. Der Zweigablung des Penisknochens folgt eine Verschiebung nach der Dorsalseite hin, der Mündung des Urogenitalkanal, so daß diese Mündung schließlich auf der Dorsalseite liegt. Daß das Os priapi auf diese Weise einen Ring um den Urogenitalkanal bildet, scheint wenigstens nach den Angaben in der Literatur ein ganz vereinzelter Befund zu sein. Zwar soll nach GILBERT der Penisknochen bei *Mustela foina* ein kleines Foramen besitzen, der Urogenitalkanal aber verläuft nicht durch dieses Foramen.

Die Bewaffnung der Pars libera ist sowohl bei *Lepilemur* als bei *Chirogale* und *Microcebus* schwächer als bei *Lemur*. *Lepilemur* erinnert jedoch an *Lemur* dadurch, daß er außer den einfachen Stacheln auch einige doppelte besitzt.

Unter den Indrisinen ist der Penisknochen vom einfachsten Bau bei *Propithecus*, bei *Avalis* am meisten spezialisiert, wo er an Größe sehr bedeutend zugenommen hat und an der Basis eine große Anschwellung besitzt. Es kommt hier nicht zur Bildung eines Foramens. Die Pars libera ist bei *Propithecus* mit zahlreichen, kleinen stachelähnlichen Papillen bekleidet. Diese Papillen fehlen auf der Spitze der Pars libera bei *Indris*, während sie auf dem proximalen Teil der Pars libera eine bedeutende Größe erreicht haben. Bei *Avalis* sind an jeder Seite nur 2 Stacheln übriggeblieben, die aber dafür äußerst kräftig sind.

Bei den außermadagassischen Halbaffen hat sich, wie schon oben erwähnt, der Penis in einer von den madagassischen Halbaffen verschiedenen Richtung entwickelt. Wir werden aber sehen, daß man erstere auf einen Urtypus zurückführen kann, der auch der Urtypus letzterer sein könnte.

Ein Unterschied zwischen *Otoliemus* einerseits und *Nycticebus* und *Perodicticus* andererseits liegt darin, daß die Pars libera bei *Otoliemus* bedeutend länger ist. Sie sind aber darin miteinander übereinstimmend, daß die Haut der Pars libera mit einfachen Stacheln be-

waffnet ist. Es fehlt ihnen fast ganz das spongiöse Gewebe, und es fehlt ihnen also auch nach GERHARDT eine Eichel.

Der Penisknochen hat sowohl bei *Otolienus* als bei *Nycticebus* ansehnliche Dimensionen erreicht, ohne jedoch die Andeutung einer Spaltung der Spitze zu zeigen. Das Corpus fibrosum ist stark reduziert worden und gehört nur dem proximalen Teil der Rute an. Als den Penis stützendes Organ ist es vom gewaltigen Os priapi weit überflügelt worden und dient hier hauptsächlich nur dem Zweck, die Rute bei der Copulation zu verlängern. Mit der starken Reduktion des Corpus fibrosum bei *Nycticebus* dürfte also hier die Kürze der Pars libera zusammenhängen.

Die für die letzterwähnten Formen charakteristischen Kennzeichen des Penis dürften also folgende sein:

1. das Vorkommen eines sehr kräftigen Penisknochens;
2. die Reduktion des Corpus fibrosum;
3. das fast gänzliche Fehlen eines Corpus spongiosum;
4. die Bewaffnung mit einfachen Stacheln der Pars libera und
5. das Vorkommen einer mehr oder weniger deutlichen Ringfurche.

Wollte man sich eine Urform dieses eigentümlichen Baues der Rute vorstellen, so dürfte man zuerst an eine Form denken, die einen kleinern Penisknochen hatte und dementsprechend auch ein kräftigeres Corpus fibrosum besaß. Wenn ein besser entwickeltes Corpus spongiosum noch hinzukäme, da hätten wir ja ungefähr den Typus, den wir bei der Gattung *Lemur* kennen gelernt haben, d. h. unter den jetzt lebenden Halbaffen würde *Lemur* die ursprünglichen Charaktere des Baues der Rute behalten haben.

Durch die Spezialisierung des Penisknochens könnten aus der Urform 2 verschiedene Reihen hervorgegangen sein, die eine durch die madagassischen Halbaffen repräsentiert, unter welchen die Entwicklung mit *Chirogale* und *Microcebus* kulminiert, die andere durch die außermadagassischen Halbaffen vertreten, wo der Gipfel bei einer Form wie *Nycticebus* erreicht wird.

Auf meinen Bildern habe ich die Rute in ihrer natürlichen Ruhelage abgebildet. Aus diesen Bildern dürfte zu ersehen sein, daß der Penis, von der Körperstellung ziemlich unabhängig, sich derart einzustellen strebt, daß die Pars libera oder die Eichel immer schräg nach unten gerichtet wird.

Daß bei den Indrisinen der Penis mehr hängend als bei den andern Halbaffen ist, ist also wahrscheinlich nur die Folge der bedeutend mehr aufrechten Körperstellung der Indrisinen.

Vergleichung zwischen *Lemuridae* und *Tupaja*.

Nachdem wir jetzt erfahren haben, daß hinsichtlich der männlichen Geschlechtsorgane der Halbaffen sich unter ihnen 2 verschiedene Richtungen der Entwicklung nachweisen lassen, die durch die madagassischen Halbaffen einerseits und die außermadagassischen andererseits vertreten sind, und daß unter den jetztlebenden Halbaffen *Lemur* der Stammform am nächsten steht, so ist es von großem Interesse zu ermitteln, ob sich bei den niedern Säugern vielleicht irgendeine Form findet, die man sich als die Stammform der Halbaffen denken könnte.

Aus mehreren Gründen ist man der Ansicht gewesen, daß man die Vorfäter der Halbaffen unter den Insectivoren zu suchen habe. Ich werde deshalb einen Vergleich zwischen den Halbaffen und *Tupaja* anstellen, einer Form, die unter den Insectivoren zweifelsohne für einen solchen Vergleich am besten geeignet ist.

Sowohl bei den Halbaffen als bei *Tupaja* wandern die Hoden herab und sind in ein wohlentwickeltes Scrotum eingeschlossen. Bei den Halbaffen geschieht dies schon auf einem frühen Entwicklungsstadium. Auch für *Tupaja* gilt dasselbe. Ich habe bei einem Fötus von *Tupaja ferruginea*, der eine Scheitelsteißlänge von 39 mm hatte, eine deutliche Scrotalanlage gefunden (Fig. O<sup>1</sup>b u. R<sup>1</sup>d). Irgend eine Area scroti habe ich nicht nachweisen können, aber die ganze Scrotalanlage zeichnete sich vor der umgebenden Haut durch ihren größern Reichtum an Warzen aus. Ein Unterschied liegt aber darin, daß bei den Halbaffen der Hodensack hinter dem Penis, bei *Tupaja* dagegen vor demselben liegt. Ich bin indessen der Ansicht, daß man diesem Unterschied nicht allzu große Bedeutung beilegen darf, denn eine nähere Untersuchung der Lage der Hoden bei *Tupaja* überzeugt uns davon, daß der Descensus testicularum bei *Tupaja* ebenso groß wie bei den Halbaffen ist, ja, daß er sogar den Descensus bei einigen Halbaffen übertrifft (Fig. O<sup>1</sup>a, P<sup>1</sup>e). Um die Größe des Descensus zu beurteilen, darf man nicht die Lage der Hoden im Verhältnis zum Penis bestimmen, denn die Rute kann ja verschiedene Richtungen einnehmen, sondern man muß sie mit dem Becken vergleichen. Dann wird es ganz klar, daß die Lage des Scrotums vor dem Penis bei *Tupaja* nicht durch einen geringen Descensus bedingt ist, sondern davon abhängt, daß die Rute schon von der Wurzel an von der Symphyse frei ist und ihrer ganzen Länge nach schwanzwärts strebt.

Im Bau des Cremastersackes liegt möglicherweise ein Unterschied zwischen *Tupaja* und den Halbaffen. Bei letztern beteiligen sich ja an der Bildung dieses Sackes alle 3 breiten Bauchmuskeln, obgleich unter diesen am gewöhnlichsten nur der *M. transversus* muskulös ist. Bei *Tupaja* ist der Cremastersack nur vom *M. transversus* gebildet. Dieser Unterschied hat vielleicht seinen Grund darin, daß der *M. obl. internus* und der *M. obl. externus* derart reduziert sind, daß man sie nur mehr sehr schwierig nachweisen kann.

Die Nebenhoden stimmen bei *Tupaja* wenigstens mit den Verhältnissen bei einigen Halbaffen überein. Der Nebenhodenschwanz ist nämlich bei *Tupaja* wie bei *Lemur* und *Chirogale* mehrfach gewunden.

Hinsichtlich der akzessorischen Drüsen scheint zwischen den Halbaffen und *Tupaja* keine größere Übereinstimmung vorhanden zu sein. Mit den Affen stimmt aber *Tupaja* darin überein, daß die *Glandula vesicularis* deutlich in das *Vas deferens* mündet.

Es läßt sich auch betreffs des Baues der Rute keine nähere Verwandtschaft zwischen den Halbaffen und den Affen einerseits und *Tupaja* andererseits nachweisen.

Wenn auch die männlichen Geschlechtsorgane bei *Tupaja* in einigen Beziehungen keine auffallende Ähnlichkeit mit den Halbaffen oder den Affen zeigen, so besitzen sie jedenfalls mehrere Charaktere, die, indem sie *Tupaja* von den Insectivoren scheiden, sie den Primaten nähern.

Obgleich es eigentlich nicht in das Gebiet dieser Untersuchung fällt, will ich die Aufmerksamkeit darauf lenken, daß *Tupaja* den Primaten in mehreren Punkten nahe steht, wie GREGORY jüngst nachgewiesen hat.

Selbst habe ich in einem noch nicht veröffentlichten Aufsatz die Bauch- und Hautmuskulatur bei *Tupaja* behandelt und dabei große Übereinstimmung zwischen *Tupaja* und gewissen Halbaffen konstatiert. Betreffs der Hautmuskulatur dürften die *Nycticebinen* ein weniger differenziertes Stadium vertreten, aus dem leicht sowohl *Tupaja* als die *Lemurinen* abgeleitet werden könnten. Hinsichtlich der Bauchmuskulatur herrscht zwischen *Tupaja* und den madagassischen Halbaffen eine vollständige Übereinstimmung im Bau der Rectusscheide. Folgende Tabelle gibt einige Punkte an, wodurch sich *Tupaja* von den Insectivoren unterscheidet und mit den Primaten übereinstimmt.

1. Die Hoden liegen in einem Scrotum = Primaten u. a.
2. Der Epididymisschwanz = *Lemur* u. *Microcebus*
3. Glandulae vesiculares = Affen u. Mensch.
4. Die Rectusscheide = Lemurinen u. Indrisinen.
5. Die Hautmuskulatur = Lemuriden.

Zweifelsohne würde ein genauer Vergleich zwischen *Tupaja* und den Halbaffen noch viele Charaktere aufweisen können, die die nähere Verwandtschaft dieser beiden bestätigen und damit auch *Tupaja* von den Insectivoren entfernen würden. Man dürfte sich aber *Tupaja* weder als eine Stammform der Affen noch als eine der Halbaffen denken, sondern als eine vielleicht selbständige Tiergruppe neben den beiden oben erwähnten Gruppen. Nur das möchte ich hier hervorheben, daß *Tupaja* in so vielfacher Hinsicht den Primaten nahe steht, daß sie besser mit letztern als mit den Insectivoren zusammengestellt wird. Ob sie aber als eine niedere Form unter den Primaten oder als eine ganz selbständige Gruppe bezeichnet werden soll, das lasse ich bis auf weiteres dahingestellt sein.

Eingesandt im Juni 1910.

---

Nachdem die vorliegende Arbeit in Druck gegeben wurde, erschien ein Aufsatz von L. POHL über das Os penis bei den Halbaffen. Wie er selbst sagt, hat er ein zu geringes Material gehabt, um phylogenetische Schlüsse zu wagen. Dieser Aufsatz hat auf meine Untersuchung keinen Einfluß, und ich erwähne ihn hier nur beiläufig.

---

## Literaturverzeichnis.

- 1847—1849. ADAMS, J., in: Cyclopaedia of anatomy and physiology, Vol. 4, part 1, p. 160, London 1847—1849.
1907. ÄRNBACK-CHRISTIE-LINDE, A., Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu andern Säugetieren, in: Morphol. Jahrb., Vol. 36, 1907.
1891. BOAS, J. E. V., Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere, *ibid.*, Vol. 17, 1891, p. 271.
1851. BRANDT, J. F., Einige Worte über die absondernden Zellen oder Bläschen der Moschusdrüsen der *Myogale moscovitica*, und die Moschusdrüsen der *Myogale pyrenaica*, in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Cl. phys. math., Vol. 9, p. 203, 1851 (auch in: FRORIEP's Tagesber. No. 381, 1851, Zool., Bd. 2).
1851. —, Bericht über eine umständliche, den äussern Bau so wie das Knochensystem und die Eingeweide berücksichtigende Beschreibung des Wychuchol (*Myogale moscovitica*), *ibid.*, Vol. 9, p. 182, 1851.
1836. —, Über den Bau der sogenannten Moschusdrüsen (Afterdrüsen) des Wychuchol (*Sorex moschatus* PALL., *Desmana GÜLDENST.*, *Myogale moschata* CUV.), in: Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur., Vol. 18, Pars 1, p. 243, Breslau und Bonn 1836.
1760. BUFFON et DAUBENTON, Histoire naturelle, Vol. 8, Paris 1760.
1909. CARLSSON, A., Die Macroscelididae und ihre Beziehungen zu den übrigen Insectivoren, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Syst., p. 349, 1909.
1840. CARUS, C. G. und A. W. OTTO, Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie, Heft 5, Leipzig 1840.
1805. CUVIER, G., Leçons d'anatomie comparée, Vol. 5, Paris 1805.  
DAUBENTON s. BUFFON.
1897. DISSELHORST, R., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbelthiere, mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, Wiesbaden 1897.
1904. —, Ausführrapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane, in: OPPEL, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Teil IV, Jena 1904.

1882. DOBSON, G. E., A monograph of the Insectivora, Vol. 1, 2, London 1882.
1907. FLEISCHMANN, A., XVI. Die Stilecharaktere am Urodäum und Phallus, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 36, 1907.
1900. FRANKL, O., Beiträge zur Lehre vom Descensus testicularum, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl.*, Vol. 109, 1900.
1892. GADOW, H., On the systematic position of *Notoryctes typhlops*, in: *Proc. zool. Soc. London* 1892, p. 361.
1879. GARROD, A. H., Notes on the visceral anatomy of the *Tupaia* of Birma (*Tupaia belangeri*), in: *Proc. zool. Soc. London*, 1879, p. 301.
1904. GERHARDT, U., Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 39, 1904.
1908. —, Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Copulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten, in: *Ergebn. Fortschr. Zool.*, Vol. 1, Heft 2, p. 307, 1908.
1901. GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Vol. 2, Leipzig 1901.
1855. GIEBEL, C. G., Die Säugethiere, Leipzig 1855.
1892. GILBERT, TH., Das Os priapi der Säugethiere, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 18, 1892, p. 805.
1758. GMELIN, J. G., in: *Novi Commentarii academiae scientiarum imperialis Petropolitanae*, Vol. 4 ad annum 1752 et 1753, Petropoli 1758, p. 383.
1770. GMELIN, S. G., Reise durch Russland, Theil I, St. Petersburg 1770.
1910. GREGORY, W. K., The orders of mammals, in: *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, Vol. 27, 1910.
- 1889—1890. GRIFFITHS, J., Observations on the function of the prostate gland in man and the lower animals, Part II, in: *Journ. Anat. Physiol.*, Vol. 24, 1889—1890.
1905. GROSS, S., Beiträge zur Anatomie der accessorischen Geschlechtsdrüsen der Insectivoren und Nager, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 66, 1905.
1777. GÜLDENSTÄDT, D., Beschreibung des Desmans, in: *Beschäftigungen der Berlinschen Gesellschaft naturforschender Freunde*, Vol. 3, p. 107, Berlin 1777.
1786. HUNTER, J., Observations on certain parts in the animal oecconomy, 1786.
1871. HUXLEY, TH. H., A manual of the anatomy of vertebrated animals, London 1871.
1841. JONES, TH. R., A general outline of the animal kingdom, London 1841.
1907. KAUDERN, W., Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechts-

- organe bei Insectivoren, in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat., 1907, p. 521.
1890. KLAATSCH, H., Über den Descensus testicularum, in: Morphol. Jahrb., Vol. 16, 1890.
1892. LECHE, W., Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora etc., in: Svensk. Vet. Akad. Handl., Vol. 20, 1892.
1902. —, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiergruppe. Zweiter Teil: Phylogenie. Erstes Heft: Die Familie der Erinaceidae, Stuttgart 1902.
1907. —, Zweites Heft: Die Familien der Centetidae, Solenodontidae und Chrysochloridae, Stuttgart 1907.
1774. LEPECHIN, J., Tagebuch der Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reiches in den Jahren 1768 und 1769, Theil 1, Altenburg 1774.
1847. LEUCKART, R., Zur Morphologie und Anatomie der Geschlechtsorgane, in: Götting. Studien, Abth. 1, Math. naturw. Abh., 1847, p. 155.
- 1849—1852. —, in: TODD's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, Vol. 4, London 1849—1852, p. 147.
1850. LEYDIG, F., Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugethiere, in: Z. wiss. Zool., Vol. 2, 1850.
1874. LILJEBORG, W., Sveriges och Norges Rygggradsdjur, Däggdjuren, del 1, Upsala 1874.
1766. v. LINNÉ, C., Systema naturae, Vol. 1, Holmiae 1766, Ed. 12.
1811. MECKEL, J. F., Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höhern Thiere und dem permanenten der niedern stattfindenden Parallele, in: J. F. MECKEL, Beyträge zur vergleichenden Anatomie, Vol. 2, Heft 1, p. 1—60, Leipzig 1811.
1809. —, Ueber die männlichen Geschlechtstheile des Maulwurfs, *ibid.*, Vol. 1, Heft 2, p. 132, Leipzig 1809.
- 1875, 1890. MILNEEDWARDS, ALPH. et ALF. GRANDIDIER, Histoire physique. naturelle et politique de Madagascar, Vol. 6, Tome 1; Vol. 9, Tome 4; Vol. 10, Tome 5, Paris 1875, 1875, 1890.
1830. MUELLER, J., De glandularum secernentium structura penitiorumque prima formatione in homine atque animalibus, Lipsiae 1830.
1875. NUHN, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Heidelberg 1875.
1892. OUDEMANS, J. TH., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugethiere, Haarlem 1892.
1863. OWEN, R., Monograph on the Aye-Aye (*Chiromys madagascariensis* CUVIER), London 1863.
1868. —, Anatomy of Vertebrates, Vol. 3, London 1868.

- 106 W. KAUDERN, Männliche Geschlechtsorgane von Insectivoren u. Lemuriden.
1781. PALLAS, P. S., *Sorices aliquot illustrati*, in: *Acta Acad. Sc. Petropolit.* 1781, Pars 2, p. 314.
1901. PALLIN, G., *Beiträge zur Anatomie und Embryologie der Prostata und der Samenblasen*, in: *Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.*, Jg. 1901.
1852. PETERS, W. C. H., *Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique*, Zoologie, Vol. 1, Säugethiere, Berlin 1852.
- 1820—1825. RATHKE, H., *Beobachtungen und Betrachtungen über die Entwicklung der Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren*, in: *Neueste Schr. naturf. Ges. Danzig*, Vol. 1, 1825.
1862. —, *Vorträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere*, Leipzig 1862.
1910. POHL, L., *Beiträge zur Kenntnis des Os penis der Prosimier*, in: *Anat. Anz.*, Bd. 37, Jena 1910.
1903. RAUTHER, M., *Bemerkungen über den Genitalapparat und die Analdrüsen der Chiropteren*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 23, 1903.
1903. —, *Über den Genitalapparat einiger Nager und Insectivoren, insbesondere die akzessorischen Genitaldrüsen derselben*, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 38, p. 440, 1903.
1887. SCHLOSSER, M., *Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs*, in: *Beitr. Paläontol. Oesterreich-Ungarn*, Vol. 6, Heft 1 u. 2, p. 1 bis 224, Wien 1887.
1841. SEUBERT, M., *Symbolum ad Erinacei europaei anatomen*, Inaug.-Diss., Bonn 1841.
1849. SMITH, A., *Illustrations of the zoology of South Africa*, London 1849.
1891. TRUTAT, M. E., *Essai sur l'histoire naturelle du Desman des Pyrénées*, Toulouse 1891.
1899. TULLBERG, T., *Über das System der Nagetiere*, Upsala 1899.
1841. WAGNER, M., *Reisen in der Regentschaft Algier*, Vol. 3, p. 539, Leipzig 1841.
1898. WEBER, M., *Studien über Säugethiere. Zweiter Teil, I. Ueber den Descensus testicularum der Säugethiere*, Jena 1898.
1904. —, *Die Säugetiere*, Jena 1904.
1818. WETTER, JO. JOACH., *Erinacei europaei anatome*, Gottingae 1818.
1909. WIEDERSHEIM, R., *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, 1909.
- 1877—1878. WINGE, H., *Om Muldvarpens og Spidsmusenes Cranier og Spidsmusenes systematiske Stilling*, in: *Vidensk. Meddel. naturh. Foren. Kjöbenhavn for 1877—1878*.
1900. ZUCKERKANDL, E., *Zur Anatomie von Chiromys madagascariensis*, in: *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl.*, Vol. 68, 1900.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Beiträge zur Kenntnis von *Donacia* und *Macrolea* unter besonderer Berücksichtigung der Atmung.

Von

**Johannes Deibel.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Greifswald.)

Mit Tafel 1–2 und 3 Abbildungen im Text.

---

## Inhalt.

Einleitung.

Historischer Überblick.

### I. Teil.

Lebensweise beider Gattungen.

Eiablage.

Larven (Aufenthaltort, Nahrung, Entwicklungsdauer, Häutungen).

Puppen (Aufenthaltort, Puppenruhe).

Imagines (Futterpflanzen, Zeit und Dauer des Vorkommens, Be-  
gattung, Systematisches).

Fang der Tiere.

### II. Teil.

Atmung der Larven.

Bau der gewöhnlichen Stigmen.

Bau des letzten Stigmas (einschließlich Häkchen).

Morphologie des letzten Stigmas und des Häkchens.

Phylogenese des letzten Stigmas.

Experimente.

Theorie der Atmung.

## III. Teil.

Atmung der Puppen.

## IV. Teil.

Atmung der Imagines.

Stigmen und Stigmenverschlüsse beider Gattungen (Lage und Zahl der Stigmen, Bau der Stigmen).

Experimente (Atmung von *Macroplea*).

Bau der Antennen von *Macroplea* und *Donacia*.

Physiologische Bedeutung der Antennen von *Macroplea*.

Zusammenfassung.

Die an das Wasserleben gebundenen Larven der beiden Gattungen *Donacia* und *Macroplea* (*Haemonia*) besitzen für ihre Atmung keinerlei den übrigen wasserbewohnenden Insecten zukommende Einrichtungen. Sie vermögen nicht an die Wasseroberfläche zu gelangen, haben weder Kiemen noch Darmatmung. Ihre derbe Cuticula scheint für eine Hautatmung ungeeignet zu sein. Die fast walzenförmige, plumpe Körpergestalt zeigt ebenfalls keine Anpassung an das Wasserleben. Die bleiche Farbe, wie überhaupt der ganze Habitus dieser Larven weist vielmehr auf ein Leben im Verborgenen hin. Läßt sich schon aus diesen äußern Merkmalen schließen, daß die Tiere noch nicht allzulange vom Land- zum Wasserleben übergegangen sind, so wird dieser Schluß dadurch noch wahrscheinlicher, daß die Imagines von *Donacia* noch ein Landleben führen. Bei *Macroplea* ist die Anpassung an das Wasser weiter gediehen, da die Imago zeitlebens in ihm verweilt.

Es ist daher von hohem Interesse, die Biologie dieser Tiere, besonders ihre Respiration, klarzulegen und festzustellen, welche Veränderungen die Larven dieser Käfer und die Imagines von *Macroplea* erfahren haben, um im Wasser existieren zu können. Dabei ist es natürlich nötig, bei der Untersuchung von *Macroplea* zugleich die analogen Erscheinungen bei *Donacia* mit zu berücksichtigen, da diese als die ursprünglichere Form anzusehen ist. Über die Biologie und Anatomie der Imago von *Macroplea* ist so gut wie nichts bekannt. Dasselbe gilt in anatomischer Hinsicht von *Donacia*, während über ihre Lebensweise einige Angaben vorhanden sind. Eine größere Berücksichtigung fanden bei den Forschern und Beobachtern die Larven und Puppen beider Gattungen, ohne indes erschöpfend behandelt worden zu sein. Mir schien daher eine Bearbeitung von *Donacia* und *Macroplea* erwünscht, zumal von der letztgenannten Gattung die

*Species mutica* F. in der dänischen Wieck des Greifswalder Boddens zu gewissen Zeiten häufig ist. In Greifswalds engerer und weiterer Umgebung, die für Entomologen wegen ihrer außerordentlich reichhaltigen Süßwasserfauna von hohem Wert ist, fand ich auch *Donacia* in reicher Zahl vor und zwar *D. crassipes* F., *D. aquatica* KUNZE, *D. cinerea* HERBST, *D. versicolorea* BRAHM, *D. limbata* PANZ., *D. dentata* HOPPE, *D. simplex* F., *D. clavipes* F., *D. semicuprea* PANZ., *D. vulgaris* ZSCHACH, *D. nigra* F. Die Arten bestimmte ich nach REDTENBACHER: „Fauna Austriaca“ und nach ED. REITTER in: BRAUER, „Die Süßwasserfauna Deutschlands“. Ich schloß mich in der Benennung, soweit dies möglich war, REITTER an unter gelegentlicher Angabe der Synonyme von REDTENBACHER.

### Historischer Überblick.

Die erste bemerkenswerte Literaturangabe über *Donacia* reicht zurück bis zum Jahre 1810, wo AUG. AHRENS in „Beiträgen zu einer Monographie der Rohrkäfer“ auf die an Wasserpflanzen sitzenden Käfer aufmerksam macht und eine systematische Beschreibung einer großen Zahl von Arten liefert. Ihm waren auch schon die Larven und Puppen bekannt (p. 10): „Als ich im März 1806 den Pechauer See bei Magdeburg besuchte, um Wasserinsekten zu fangen, trafen wir an den Wurzeln des herausgezogenen Rohres (*Arundo phragmites*) mehrere schwarze Tönnchen, von der Gestalt der Wespenpuppen. In einigen derselben befanden sich Larven, in anderen der Käfer noch im Puppenstande und in anderen als vollkommenes Insekt.“ 1818 beschrieb KUNZE die Larve von *Don. equiseti* F. (nach REITTER, p. 213, *Macroplea appendiculata* P.), wobei er auch (p. 51) die „an der Basis des Afterringes auf der Oberseite befindlichen, nach unten gekehrten Klauen oder Haaken“ miterwähnt. Außerdem gab er eine genaue Beschreibung der Imagines von *Donacia equiseti* F. und *Don. zostera* GYLL. (nach REITTER, p. 213, *Macroplea appendiculata* P. und *Macroplea mutica* F.) und machte auf die unterscheidenden Merkmale beider Arten aufmerksam.

Die folgenden Arbeiten von WATERHOUSE (1841), KÖLLIKER (1842), MULSANT (1846), PERRIS (1847), LACORDAIRE (1851), HEEGER (1854), SIEBOLD (1859) tragen alle systematischen und teilweise auch biologischen Charakter.

Unter diesen Verfassern möchte ich zunächst hervorheben MULSANT und PERRIS, die beide durch sorgfältige Beobachtungen schätzenswerte Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise von *Donacia* lieferten.

Auch ihnen fielen die am 8. Abdominalsegment der Larve befindlichen Anhänge auf, ohne daß sie allerdings ihre Bedeutung erfaßten. PERRIS macht als erster auf die an der Basis eines jeden der beiden Anhänge gelegene kreisrunde helle Fläche aufmerksam. In diesen beiden Flächen („disques“), die nach seinen Angaben 2 Tracheenstämme in Form einer Membran verschließen, sieht er Pseudostigmen, durch die der Gasaustausch auf osmotischem Wege zustande kommen soll.

Vier Jahre später veröffentlichte TH. LACORDAIRE „Bemerkungen über die Larve von *Haemonia Gyllenhalii* LAC.“ (*Macroplea nutica* F.), wobei er auf die große Ähnlichkeit von *Donacia* und *Macroplea* hinwies. Er sah ebenfalls die Anhänge („Häkchen“), stellte jedoch hier das Vorhandensein der „Pseudostigmen“ in Abrede. Ebenso sollten die Larven dieses Käfers keine Augen besitzen. Ich möchte hier gleich erwähnen, daß, wie später nachgewiesen wurde, derartige Unterschiede zwischen den Larven beider Gattungen nicht existieren. *Macroplea* verhält sich vielmehr in dieser Hinsicht ganz wie *Donacia*.

HEEGER berichtet einiges über die Lebensweise von *Donacia menyanthidis* und *Haemonia equiseti* FAB. (*D. clavipes* F. bzw. *Macroplea appendiculata* PANZ. nach REITTER). Seine Angaben über Eiblage, Entwicklungsdauer von Larve und Puppe sind sämtlich sehr zweifelhaft. An anderer Stelle komme ich auf diese Punkte zurück.

Seit 1859, als v. SIEBOLD die Abdominalanhänge der Larven mit deren Atmung in Zusammenhang brachte, richteten die Forscher fast ausschließlich auf diese ihr Augenmerk. SIEBOLD fand an der Basis der Anhänge ein wirkliches Stigma. (PERRIS hatte den in der Mitte der hellen Flächen vorhandenen Spalt übersehen.) Er nahm nun an, daß das hintere Körperende in ein von der Larve in die Pflanze gefressenes Loch gesteckt würde und (l. c., p. 211) „indem die Krallen (Anhänge) in die Wurzel eindringen, werden zugleich die beiden Stigmata der Larven fest in die ausgenagte Grube der Wurzel eingedrückt, wodurch die Mündung des Luftgefäßsystems der Larven mit den von Luft gefüllten Intercellular-Räumen der benagten Wurzel in unmittelbare Verbindung gebracht werden.“ Auch von der Puppe wies SIEBOLD die Abhängigkeit von der Sauerstoff spendenden Pflanze nach.

In einer Abhandlung über die Atmung der Larven von *Donacia crassipes* vertrat SCHMIDT-SCHWEDT (1887, 1889) auf Grund einer eingehendern Untersuchung der Abdominalanhänge die Meinung, daß die beiden Stigmen, am Hinterleib bei der Einatmung der Luft keine

Rolle spielen. Vielmehr existiert zwischen den von mehreren Kanälen durchzogenen Anhängen und den Tracheen eine direkte Verbindung. Die zwischen Anhang und Trachee eingeschobene Chitinmasse ist luftdurchlässig.

DEWITZ dagegen schloß sich (1888) nach Untersuchungen an *Macrolea appendiculata* der Ansicht SIEBOLD's an, während die 1906 in dänischer Sprache erschienene Arbeit von BOVING wieder die SCHMIDT'sche Anschauung vertritt.

### Lebensweise beider Gattungen.

Eiablage. Die walzenförmigen, an beiden Enden abgerundeten, gelblichen Eier der Gattung *Donacia* werden in der Hauptsache im ersten Monat des häufigsten Auftretens der jeweiligen Art abgelegt. Die meisten findet man daher im Juni, Juli. Bei einigen Arten erstreckt sich die Eiablage auf sehr lange Zeit (vielleicht eine Ablage in 2 Perioden). Hierher sind zu rechnen *Don. versicolorea* und *Don. crassipes*, von denen wir den ganzen Sommer hindurch die Eier finden können. Als typischer Vertreter mit sicher nur einmaliger Ablage sei *Don. cinerea* genannt. Diese kurzlebige Art begann schon Anfang Juli wieder abzusterben. Die ersten Eier beobachtete ich Mitte Juli. Die Eiablage dieses Käfers findet daher innerhalb höchstens dreier Wochen statt.

Nach den Beobachtungen an 7 verschiedenen Arten werden die Eier immer nur an den Blättern der Futterpflanzen abgesetzt, und man ist in Rücksicht auf die geringen Unterschiede dieser Tiere in ihrem übrigen biologischen Verhalten zu der Annahme berechtigt, daß dieser Ort der Ablage auch für die andern Arten gilt. Es ist daher höchst unwahrscheinlich, wenn HEEGER von der an Potamogeton natans lebenden *Haemonia equiseti* FAB. (*Macrolea appendiculata* PANZ.) angibt, daß (l. c., p. 940) „die Weibchen die Eier an jene Wurzelteile legen, wo buschig die Haarwurzeln entwachsen“. Außerdem ist hierbei aus rein mechanischen Gründen ganz unerklärlich, wie der Käfer zu den gewöhnlich am tiefsten im Schlamme verborgenen Haarwurzeln gelangen soll.

Die einzelnen Arten wählen ausschließlich oder bevorzugen ganz bestimmte Pflanzen, ihre Futterpflanzen (vgl. später). Diejenigen Käfer, deren Nährpflanzen keine Schwimmblätter besitzen, wie Typha, Sparganium, Sagitta, Glyceria, legen die Eier unregelmäßig, in kleinern oder größern Abständen an den im Wasser stehenden Teile des Stengels und zwar an eines der äußersten, in dieser Region

noch nicht verzweigten Blätter. Sie gehen also zu diesem Zweck unter Wasser. Ich fand jedoch auch, daß Käfer derselben Art in den Stengel an verschiedenen Stellen viele kleine Löcher bissen, in die sie die Legeröhre steckten und dann in jede von ihnen erreichbare Pflanzenzelle 1—2 Eier legten, so daß ein und dieselbe Species 2 verschiedene Arten der Eiablage hat. Diese letztere Art der Eiablage wird dann erfolgen, wenn das Tier der Möglichkeit beraubt ist, die Eier zwischen den Blättern abzusetzen, da diese besonders am basalen Teile des Stengels oft sehr fest anliegen.

Analog wird sich *Macrolea mutica* verhalten. Leider gelang es mir trotz häufigen Suchens nicht, Eier von *Macrolea* zu finden. Doch es dünkt mir im höchsten Maße unwahrscheinlich, daß sie diese einfach zu Boden fallen läßt. Eine Stütze meiner Annahme ist, daß ich junge, eben ausgeschlüpfte Larven an den Stengeln von *Potamogeton pectinatus* fand, denn nach meinen Beobachtungen steigen die Larven nie an der Pflanze empor, sie lassen sich vielmehr zu Boden fallen, sobald sie aus dem Ei gekrochen sind.

Ein anderes Verhalten zeigen *Don. crassipes* und *Don. versicolore*, die ihre Eier in regelmäßigen Reihen ablegen, ohne dabei in das Wasser zu gehen. Bekanntlich frißt jene in das Schwimmblatt von *Nymphaea* ein Loch, um welches an der Unterseite des Blattes die Eier konzentrisch angeordnet sind. Bei *Don. versicolore* liegen sie zwischen zwei Blättern. Am 25./8. 1909 hatte ich Gelegenheit, ein Tier der letztgenannten Art bei der Ablage zu beobachten. Es lief unruhig im Aquarium auf den dicht nebeneinander liegenden Blättern des Laichkrautes (*Potamogeton natans*) umher, wurde schließlich ruhiger und machte am Rande eines Blattes halt. Nun ergriff der Käfer mit den Beinen ein Nachbarblatt, zog dieses zu sich herüber und hielt es mit dem 1. und 2. Beinpaar fest. Zwischen beide Blätter schob er nun die Legeröhre und erledigte sein Geschäft. 7 Stunden verharrte das Tier in dieser Stellung. In längern und kürzern Intervallen hatte es dann seine Eier (19 Stück) abgelegt. Das mit den Eiern entleerte weißliche Secret klebt beim Erstarren die Blätter fest aneinander. Um die Spannung aufzuheben, frißt das Tier in den meisten Fällen das herangezogene Blatt, das einen Schutz gegen den Fraß und das Austrocknen der Eier bietet, so weit ab, daß es sie nur noch genügend bedeckt. Zu ihrer Ausbildung brauchen die Eier 16—20 Tage. Jedenfalls wird aber diese Zeit je nach dem Wetter sehr schwanken.

Larven. Gegen Ende der Eientwicklung ist die junge Larve

schon zu erkennen. Ihre Abdominalanhänge lassen sich unter dem Mikroskop leicht wahrnehmen. Die Tracheen sind mit Luft gefüllt. Der Körper ist mit äußerst langen Borsten besetzt, die vor allem am hintern Körperende bis zu  $\frac{1}{5}$  der Länge des Tieres betragen können. Mit den verschiedenen Häutungen werden die Borsten immer kleiner, bis sie schließlich mit unbewaffnetem Auge nur noch schwer sichtbar sind. Trotzdem ist es unverständlich, wie HEEGER die Larven unbehaart nennen konnte. Ob die langen Borsten junger Individuen einem besondern Zweck dienen, ist sehr fraglich. Vielleicht haben wir es hier mit den Nachkommen ehemals sehr lang behaarter Formen zu tun.

Wie schon erwähnt, lassen sich die aus dem Ei geschlüpften Larven zu Boden fallen. Ich habe dies direkt an *Don. versicolora* beobachtet und glaube, ein derartiges Verhalten auch von den übrigen Larven der beiden Gattungen annehmen zu dürfen. Ein Herabkriechen an der Pflanze findet nicht statt. Die Tiere gehen vom Boden aus in die Tiefe, um zu den feinen Haarwurzeln zu gelangen. Bei der ihnen eignen Trägheit dürfte dieses Ziel erst nach Tagen oder Wochen erreicht werden, zumal sie sich immer nur die jüngsten, gewöhnlich am tiefsten im Schlamm steckenden Würzelchen erwählen, wie aus meinen Beobachtungen an gezüchteten jungen Individuen hervorging. Mit dem Wachstum wandern die Tiere mehr nach dem Stengel der Pflanze zu den dickern Wurzeln resp. Rhizomen, an denen sie sich auch stets verpuppen. Der eigentliche Aufenthaltsort ist demnach der unterirdische Teil der Futterpflanze. Hier sind sie auch von den Sammlern stets angetroffen worden. Unbekannt jedoch dürfte sein, daß sich die Larven auch an der Basis des Stengels zwischen den Blattscheiden aufhalten. Von *Don. limbata* PANZ. und *Don. aquatica* KUNZE, die beide in hiesiger Gegend zahlreich sind, fand ich regelmäßig mehrere Larven von mittlerer und definitiver Größe an dieser Stelle der Pflanze. Die Körperform dieser Tiere ist nicht mehr zylindrisch. Sie sind vielmehr dorsoventral zusammengedrückt, weil die Blätter an dem untern Stengel eng aneinander liegen.

Nahrung der Larve. Während sich an den Wurzeln der Futterpflanzen die Fraßstellen in Form kleiner zylindrischer Löcher stets nachweisen lassen, vermißt man ähnliche Stellen, wenn sich die Tiere zwischen den Blattscheiden aufhalten. An diesem Teil der Pflanze befindet sich ein zäher, farbloser Schleim, der offenbar zur Nahrung dient. Diese Vermutung veranlaßte mich zu einer

Prüfung des Darminhaltes der Larve. Obwohl ich eine große Anzahl Tiere untersuchte, konnte ich niemals irgendwelche festen Bestandteile wahrnehmen. Man muß daher annehmen, daß auch die an den Wurzeln und Rhizomen lebenden Larven nicht die festen Teile der Pflanze in ihrem Körper aufnehmen, sondern nur den Saft zur Nahrung verwenden, der der Pflanze aus der Wunde entströmt. Daraus ist erklärlich, daß die Fraßstellen in weit geringerer Zahl vorhanden sind, als man bei der Annahme einer Nahrungsaufnahme von festen Pflanzenteilen erwarten sollte. Wurzelstöcke, an denen ich öfter 50—80 Larven sammeln konnte, waren nicht übermäßig zernagt. Jedenfalls bereiten die Verletzungen durch die Tiere der Pflanze nur unmerklichen Schaden.

Entwicklungsdauer. Nach HEEGER brauchen die Larven von *Don. menyanthidis* (*Don. clavipes*) 5—6 Wochen zu ihrer Ausbildung. PERRIS dagegen gibt von *Don. sagittariae* (dürfte nach REITTER *Don. dentata* sein) eine Entwicklung von 4—5 Monaten an. Trotz der Verschiedenheit der Arten ist ein so großer Unterschied in der Entwicklungsdauer der betreffenden Larven kaum anzunehmen. Von *Don. cinerea* bin ich imstande, eine ziemlich genaue Angabe über diesen Punkt zu machen. Da dieser Käfer seine Eier in der Hauptsache in der zweiten Hälfte des Juni ablegt (s. unter „Eiablage“) und die Larven Anfang Oktober zur Verpuppung schreiten, so brauchen sie für ihre vollkommene Ausbildung 3 Monate, eine Zeit, die man mit großer Wahrscheinlichkeit auf die übrigen Arten und auch auf *Macrolea* übertragen kann.

Häutungen. Um die einzelnen Larvalstadien zu erhalten, machte ich den Versuch, junge Tiere zu züchten. Leider mißlang mir dies, da in der Gefangenschaft kaum eine merkliche Entwicklung wahrzunehmen ist. Es ist bis jetzt noch nicht gelungen, die Zahl der Häutungen anzugeben. HEEGER schreibt (p. 940): „Wie viele Häutungen und in welchen Zwischenräumen sie solche machen, konnte ich nicht erforschen, da ich, aller Mühe ungeachtet, die zu Hause in Gläsern gezogenen nicht zur vollkommenen Entwicklung brachte.“ Auch ELDTT gibt an, daß ihm die Fortsetzung der Entwicklung mißlang. Ich selbst habe junge, eben aus dem Ei geschlüpfte Larven von *Donacia* über 5 Monate (Anfang Juli bis Mitte Dezember) gehalten, ohne daß sie zur definitiven Größe herangewachsen wären. In dieser Zeit erreichen die im Freien lebenden Larven nicht nur ihre vollständige Größe, sondern sie haben sich schon verpuppt und leben als vollkommen ausgebildetes Insect im

Puppengehäuse, um hier den Winter zu verbringen. Wohl erhielt ich einige Larvenhäute. In den meisten Fällen aber wird bei der Häutung die Exuvie in viele kleine Stücke zerrissen, so daß ein Auffinden dieser winzigen Teile im Glas sehr erschwert wird.

Unter diesen Umständen ist natürlich eine schrittweise Verfolgung der Entwicklung unmöglich. Ich versuchte daher unter Berücksichtigung der postembryonalen Entwicklung der Larve die Zahl der Häutungen festzustellen und beachtete den noch ausführlich zu beschreibenden Anhang, der bei Larven von verschiedener Größe einige Unterschiede in seinem Bau aufweist. Die sich dabei besonders stark verändernden Teile des Anhanges, die erst an späterer Stelle erläutert werden können, sind die „Zwischenwände“, der „Trichter“ und das bis zum Verschuß des letzten Stigmas reichende Tracheenrohr. Von *Don. vulgaris* ZSCH. hatte ich zahlreiche Tiere in den verschiedensten Altersstadien gesammelt, und es gelang mir mit Hilfe der eben erwähnten Teile und durch Messung der Länge der Anhänge sechs Häutungen nachzuweisen. Daß ich keine übersah, beweisen die Maße der Anhänge von den einzelnen Larvalstadien. Mit jeder Häutung wuchs die Länge der Anhänge um ungefähr 12 Einheiten. Die jedesmalige Zunahme schwankte nur innerhalb dreier Einheiten. Die untenstehende Tabelle gibt eine Übersicht der beschriebenen Verhältnisse. Die angegebene Länge der Anhänge variierte bei den einzelnen Stadien nur um zwei Einheiten. Die gegebenen Zahlen sind die nach Messungen an 3—4 Individuen gefundenen Durchschnittszahlen.

Zwischenwand	Trichter und anschließendes Tracheenrohr	Länge des Anhanges	Zunahme	Differenz	Larvalstadien
schiebt sich stufenweise nach der Spitze der Häkchen zu	nehmen schrittweise an Größe ab definitive Form definitive Form	19	12		I.
		31	11	1	II.
		42	10	1	III.
		52	10	0	IV.
		62	10	3	V.
		75	13		VI.

Puppe. Die tönnchenförmigen Puppengehäuse finden sich an den Wurzeln der Wasserpflanzen. Ein Tier beim Einspinnen zu beobachten, gelang mir nicht, obwohl ich alte Larven unter möglichst günstige Bedingungen brachte. Ganz von Schlamm umgeben, wie dies ihrem natürlichen Aufenthalt entsprach, hielt ich die Tiere

nicht, da ich sie so nicht hätte beobachten können. Nach Monaten hatten sie sich noch immer nicht weiter entwickelt. Es scheint, als ob sie in der Gefangenschaft, wenn sie also nicht von Schlamm umgeben sind, die Verpuppung scheuten. Tiere, die sich eben eingesponnen hatten, deren Gehäuse noch ganz dünn und durchsichtig war, sprengten in der Gefangenschaft die Hülle, um wieder ein Larvenleben zu führen. Es ist bis jetzt noch niemandem gelungen, ein Tier während des Verpuppens zu beobachten. PERRIS sagt (p. 45): „Comment la larve s'y prend-elle pour façonner sa coque? Je l'ignore, car celles que j'ai gardées dans des bocaux sans y mettre de la vase, afin de pouvoir les observer, ont péri avant de se préparer à leur métamorphose.“

Die eigentliche Umbildung zur Imago ist sehr kurz. Schon 4 Wochen nach der Verpuppung waren lebensfähige Imagines von *Don. cinerea* zu erhalten. Der Aufenthalt im Gespinnst nimmt jedoch die weitaus längste Zeit im Leben des Tieres in Anspruch, weil es hier den Winter verbringt. Der fertig ausgebildete Käfer kriecht erst frühestens Mitte Mai des nächsten Jahres aus, nach dem er also, um bei dem Beispiel von *Don. cinerea* zu bleiben, reichlich 7 Monate im Kokon verbrachte.

Von vielen Arten findet man Larven und Puppen mit noch unentwickeltem und mit ausgebildetem Käfer im bunten Gemisch nebeneinander. Dieser Fall wird dann eintreten, wenn sich die Eiablage auf einen größeren Zeitraum erstreckt. Die Larven, die den zuletzt abgelegten Eiern entschlüpfen, können sich nicht rechtzeitig verpuppen. Sie müssen daher überwintern, um sich dann erst im nächsten Frühjahr zu verpuppen und, sobald sie sich zur Imago entwickelt haben, das Gehäuse zu verlassen. Die Metamorphose dürfte sich immer in dem Zeitraum von nur einem Jahr abspielen. Ich glaube dies wenigstens von *Don. cinerea* behaupten zu können und halte es auch bei den andern Arten für sehr wahrscheinlich.

Beim Verlassen des Puppengespinntes fressen die Käfer an dem einen Ende einen Deckel ab. *Donacia*, die wegen ihrer Beborstung im Wasser von einer dicken Lufthülle umgeben ist, steigt empor, *Macrolea*, schwerer als Wasser, bleibt am Boden.

Imago. Futterpflanzen. In neuester Zeit wurden die den Gattungen *Donacia* und *Macrolea* als Wohnsitz und Nahrung dienenden Wasserpflanzen von ED. REITTER zusammengestellt. Für die einzelnen Arten ergaben sich in den weitaus meisten Fällen mehrere Futterpflanzen. Ihre Zahl vermehrt sich weiter, wenn man

die Literatur eingehender berücksichtigt. Nach REITTER lebt *Don. crassipes* (vgl. Tabelle No. 1) auf *Nymphaea alba* und Nuphar-Arten. LINNÉ dagegen soll *Don. crassipes* an *Phellandria* gefunden haben. MIALL sagt p. 93: „*Don. crassipes* is often found abundantly upon *Nymphaea* or *Sparganium*“. Als Nährpflanzen für *Don. simplex* (Tabelle No. 9) sind von REITTER *Glyceria* und *Carex*-Arten angegeben worden. AHRENS teilt mit, *Don. simplex* am Rohr (*Arundo phragmites*) gesammelt zu haben, während SIEBOLD dieselbe Art an *Sparganium* gefunden zu haben angibt. Nach meinen zahlreichen Funden, die ich während fast zweier Sommer in der Umgegend von Greifswald machte, bin ich zu der Überzeugung gelangt, daß jede Art ihre typische Nährpflanze besitzt. Ich habe Imagines in der Puppenhülle immer nur an einer bestimmten Pflanze gefunden. Auch außerhalb des Wassers waren die Käfer ausschließlich an nur einer Pflanze anzutreffen. Nach meiner Meinung sind die Vertreter von *Donacia* fast ausschließlich monophag.

Die großen Abweichungen in den Angaben über die Futterpflanzen erklären sich vielleicht aus der vielfachen Verkennung der gefundenen Arten. REITTER führt diese Tatsache z. B. von *Don. vulgaris* direkt an. Ein anderer Grund, der eine häufige Verwechslung in der Pflanze erklärt, ist in folgender Beobachtung zu suchen: In einem Tümpel im Guester Moor (Pothagen bei Greifswald) wächst zugleich *Typha latifolia* und *Sparganium ramosum*, und zwar stehen die Pflanzen oft so dicht nebeneinander, daß ihr Wurzelwerk sich innig miteinander verschlingt. Hier fand ich nun an den Wurzeln von *Typha Don. aquatica*, an *Sparganium Don. limbata*, was sich in diesem Falle leicht nachweisen ließ, da die Puppengehäuse schon den fertig ausgebildeten Käfer enthielten. Ein Irrtum ist hierbei wegen des Durcheinanders der Wurzeln leicht möglich. Ähnliche Funde machte ich auch anderwärts.

In der folgenden Tabelle führe ich die Pflanzen an, auf denen *Donacia* nach den Berichten der Sammler leben soll. Zum Teil sind die Angaben sehr ungenau. Ich verweise nur auf No. 10: *Don. vulgaris* lebt „an sehr verschiedenen Wasserpflanzen“. Ist der Name der Futterpflanze angeführt, so fehlt in vielen Fällen ihr Speciesname. Ich habe daher versucht, die Nährpflanzen der einzelnen Arten genau festzustellen, um die Angaben zu prüfen und einige Vervollständigung herbeizuführen.

Die Zeit ihres Vorkommens schwankt von Mai bis September. Im Juni sind die Vertreter von *Donacia* und *Macroplea* am

Art	Futterpflanzen nach eigenen Funden	Futterpflanzen nach REITTER u. A.	Zeit des häufigsten Auftretens	Dauer ihres Auftretens
1. <i>Don. crassipes</i> F. ( <i>striata</i> )	Nymphaea alba, Nymphaea lutea, Typha angustifolia	Nymphaea alba und Nuphar-Arten	Juni, Juli	Mitte Juni bis Anfang September
2. <i>Don. cinerea</i> HARRT. ( <i>hydrocharis</i> F., <i>farsetta</i> PANZ.)	Typha angustifolia	Sparganium, Typha latifolia, Phragmites communis	Juni	Mitte Mai bis Ende Juli
3. <i>Don. caricipes</i> F. ( <i>menyanthoides</i> F.)	Phragmites communis	Phalaris arundinacea, Potamogeton natans	Juni	Mitte Mai bis Mitte Juli
4. <i>Don. aquatica</i> KUNZE, ( <i>dentipes</i> F., <i>coccineo-fasciata</i> HARRER, <i>nitida</i> OLIV.)	Typha latifolia	Carex, Glyceria, Sparganium	Mai, Juni	Ende April bis Mitte August
5. <i>Don. versicolora</i> BRAHM ( <i>cincta</i> GERM., <i>bidens</i> OLIV.)	Potamogeton natans	Potamogeton natans	Juni, Juli	Mitte Juni bis Anfang September
6. <i>Don. limbata</i> PANZ. ( <i>lennae</i> F., <i>lateralis</i> BONELLI, <i>nitida</i> PANZ.)	Sparganium ramosum	Sparganium, Carex-Arten	Juni, Juli	Mitte Mai bis Mitte August
7. <i>Don. dentata</i> HORRE ( <i>angustata</i> KUNZE, <i>pellucidaria</i> SAHLB.)	Sagittaria sagittaeifolia	Sparganium ramosum, Sagittaria sagittaeifolia	Im Juli gesammelt	
8. <i>Don. semicuprea</i> PANZ. ( <i>moerens</i> KUNZE, <i>simplex</i> F.)	Glyceria spectabilis	Glyceria spectabilis	Juni	Mitte Mai bis Ende Juli
9. <i>Don. simplex</i> F. ( <i>linearis</i> HORRE)	Glyceria fluitans	Glyceria, Carex-Arten, Arundo phragmites, Sparganium	Im August gesammelt	
10. <i>Don. vulgaris</i> ZSCHACH ( <i>typhae</i> HR.)	Sparganium simplex	An sehr verschiedenen Wasserpflanzen	Juli	Mitte Juni bis Mitte August
11. <i>Don. nigra</i> F. ( <i>palustris</i> PANZ.)	Acorus calamus	"Habitat in plantis aquaticis" (GERMAR 1811 p. 32)	Ende Juni getunden Larven Mitte Juli getunden	
12. <i>Macropia nutica</i> F. ( <i>Haemonia curvatisi</i> LAC., <i>Haemonia baltica</i> SANDR.)	Zanichella palustris, Potamogeton pectinatus	Ruppia maritima	Juli	Anfang Mai bis Ende Juli

häufigsten zu finden. In vorstehender Übersicht sind, soweit ich nachkommen konnte, die genauen Zeiten für jede einzelne Art angeführt.

Der Name *Don. hydrocharis* und *Don. menyanthidis* deutete auf die von den beiden Arten bewohnten Pflanzen. *Hydrocharis morsus ranae* und *Menyanthes trifoliata* untersuchte ich jedoch stets mit negativem Erfolg. Von *Don. nigra*, die sich nur nach REDTENBACHER bestimmen ließ, da sie in „Die Süßwasserfauna Deutschlands“ nicht mit aufgenommen war, ist es mir leider nicht möglich gewesen die Nährpflanze anzugeben, da ich zu spät auf diese Art aufmerksam wurde. Ich fand sie gelegentlich unter Exemplaren von *Don. semicuprea*. Schließlich sei noch eine an Kalmus lebende Art erwähnt. Dieser Fund ist insofern interessant, als bis jetzt an dieser Pflanze *Donacia* noch nicht beobachtet wurde. Der scharfe Geruch der Rhizome hält also die Larven nicht fern. Imagines konnte ich wegen der vorgerückten Jahreszeit nicht mehr finden. Eine Artbestimmung war daher ausgeschlossen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auf einen Fund hinweisen, den ich bei den Untersuchungen der Wasserpflanzen auf *Donacia* machte. In den Kammern des Rhizoms von dem als äußerst giftig geltenden Wasserschieferling, *Cicuta*, saßen die Larven des ebenfalls zu den Chrysomeliden gehörigen Käfers *Helodes phellandrii*.

Als Nährpflanze für *Macrolea* ist in der Tabelle *Zanichellia* und *Potamogeton* angegeben. Im Süßwasser waren jedoch die Käfer an diesen Pflanzen nie zu finden. Man könnte annehmen, daß sie eben nur im Salzwasser zu leben vermöchten. Der Versuch aber lehrte, daß die Tiere monatelang in gewöhnlichem Leitungswasser aushielten. Es müssen daher andere Momente in Frage kommen, die eine Bevorzugung der See erklären. Vielleicht sind sie in der Art des Untergrundes und in der Bewegung des Wassers zu suchen. An *Zostera* und *Myriophyllum* waren die Käfer nie anzutreffen.

Begattung. Den ganzen Sommer hindurch kann man die Tiere in Copula antreffen. Das Männchen sitzt auf dem Weibchen und umklammert es mit seinen Beinen. Bei *Macrolea* geht auch dieser Akt im Wasser vor sich. Die sonst so trägen Tiere liefen erregt im Glase umher und suchten sich gegenseitig. Das Männchen umfaßte das Weibchen mit den beiden ersten Beinpaaren, das 3. Beinpaar war frei ausgestreckt. Während der Copulation, die ungefähr eine halbe Stunde dauerte, bewegten die Tiere die Fühler lebhaft auf und nieder. Nach einer Ruhepause,

während welcher die Tiere vereinigt blieben, erfolgte die Begattung von neuem.

**Systematisches.** Über die systematische Stellung von *Donacia* und *Macrolea* über die Zugehörigkeit zu den Chrysomeliden haben wohl nie Zweifel bestanden. Schwierigkeiten dagegen bereitete den Systematikern die speziellere Klassifizierung. GERMAR reihte *Macrolea* noch der Gattung *Donacia* an, obwohl er schon das Unrichtige dieser Vereinigung empfand, wenn er p. 45 sagt: „Fast möchte ich über das Bürgerrecht dieses Käfers in dieser Gattung Bedenken tragen, und ihn lieber mit den *Sagras* FABR. verbinden, wenn er nicht zu einer eigenen Gattung sich qualifizierte.“ Die Arten beider Gattungen sind von den Forschern nach ihrem Äußern genau beschrieben worden, so daß an dieser Stelle auf die Systematik einzugehen unnötig erscheint. Weniger Wert legte man auf die unterscheidenden Merkmale der beiden Geschlechter derselben Art. Ohne mich auf diesen Punkt näher einzulassen, will ich nur erwähnen, daß man Männchen und Weibchen stets ohne weiteres an ihrer verschiedenen Größe erkennen kann, da das Männchen durchweg kleiner ist.

Einiges über den Fang der Tiere. Die im Schlamm verborgenen Larven und Puppen beider Gattungen sind schwer zugänglich. Dasselbe gilt von der an der pommerschen Küste in einer Tiefe von 1—2 m lebenden Imago von *Macrolea mutica*. Doch auch die Imagines von *Donacia* sind nicht immer leicht zu fangen, da sich einige Arten von ihnen durch ihren schnellen Flug und besondere Lebhaftigkeit auszeichnen. Ich will daher in kurzen Worten auf den Fang der Tiere eingehen. Larven und Puppen von *Donacia* sammelte ich, indem ich mit einem laugen Bambusstab, dem ein Haken aufgeschraubt war, die am Ufer stehenden Wasserpflanzen samt den Wurzeln herausriß. Über das Wurzelwerk zog ich dann ein Netz von mittlerer Maschenweite und wusch gut aus. Der an den Wurzeln hängende Schlamm löst sich ab und ging durch das Netz. Larven, die von der Pflanze abgefallen waren, blieben zurück. Die gereinigte Pflanze ließ sich dann leicht untersuchen.

Bequemer war der Fang der Imagines. Einige Arten, besonders *Don. cinerea* und *Don. semicuprea*, sind so träge, daß sie beim Einsammeln ganz selten den Versuch machen, fortzufliegen. Meistens wollen sie sich dadurch retten, daß sie sich einfach von der Pflanze fallen lassen. Vorsichtiger sind *Don. limbata* und *Don. aquatica*. Am schwierigsten gestaltet sich der Fang von *Don. crassipes* und *Don.*

*versicolore*, da diese Tiere bei nahender Gefahr schnell davonfliegen oder auf die Unterseite der Blätter flüchten, wo sie dann für den Sammler nicht zu sehen sind. Bei einiger Übung kann man jedoch auch diese Käfer in größerer Zahl erhalten. Auf den Stab schraubte ich ein Netz und streifte damit schnell die auf den Schwimtblättern sitzenden Tiere ab. Das schnelle Flugvermögen nimmt bei kalter Witterung ab. Im Spätsommer werden daher diese Arten träger. Hierbei möchte ich auf eine Eigentümlichkeit der Imagines von *Donacia* aufmerksam machen. An Stellen, die mir als *Donacia*-Fundplätze bekannt waren, hätte ich an manchen Tagen die Tiere, die am Stengel der Pflanze sitzend leicht zu sehen waren, zu hunderten fangen können. Manchmal dagegen gelang es mir erst nach eifrigstem Suchen einige wenige Exemplare zu erlangen. Dieses eigenartige Auftreten, einmal in großer, das anderemal in sehr geringer Zahl, hängt mit den Witterungsverhältnissen zusammen. Bei Sturm und Regen suchen sie Zuflucht zwischen den Halmen des Schilfes oder Rohrkolbens und andern geschützten Stellen. Sonnenschein und Windstille lockt sie hervor.

Sonderbarerweise sind sie gegen Feuchtigkeit sehr empfindlich. Es empfiehlt sich daher, die Käfer stets in ganz trockenen Sammelgläsern aufzubewahren, da sie sonst in kurzer Zeit zugrunde gehen.

Beim Fang von *Macroplea* benutzte ich einen Rechen, dessen Zähne ich tief in den von den Nährpflanzen bestandenen Boden einschlug. Mit kurzem Ruck zog ich dann den Rechen nach oben. Die so zutage beförderte Portion Sand wurde dann im Netz ausgewaschen, die Pflanze mit den an ihr sitzenden Käfern blieb zurück. In größerer Zahl und bequemer fischte ich die Imagines, indem ich ins Wasser stieg und die Pflanzen möglichst kurz über dem Boden mit den Händen abriß. Die Käfer blieben ruhig sitzen und ließen sich dann ablesen. Das Abnehmen bereitete einige Schwierigkeiten, da die Tiere mit ihren langen Beinen die Pflanze fest umklammern. *Macroplea mutica* verhält sich in dieser Beziehung ganz wie *Macroplea appendiculata*, von der GERMAR (p. 34 u. 35) schreibt: „Sie hatten sich stets fest an die Stengel, die nicht über das Wasser herausragten und die sie vermöge ihrer langen Füße ganz umfassen, angeklammert, daß wir sie nicht abnehmen konnten, ohne ihnen Füße abzureissen.“ Pflanzen, die von Algen überwuchert sind, meidet der Käfer vollständig. Man findet ihn immer nur an reinen, gesunden Stengeln. Bei hohem Wellengang gehen die Käfer nach dem untern Teil der Pflanze und sitzen nur noch einige Handbreit vom Boden

entfernt. Ist die See ruhig, so steigen sie hoch. Man kann sie dann häufig von oben durch das Wasser hindurch an der Pflanze beobachten.

### Atmung der Larven.

Bau der gewöhnlichen Stigmen. Die Untersuchungen an der Larve führte ich aus an *Don. aquatica* K. Bei der Gleichartigkeit der einzelnen Arten in biologischer und anatomischer Hinsicht ist man berechtigt, die nachstehenden Ausführungen auch für die übrigen Arten und für *Macroplea* gelten zu lassen. Auf etwaige Unterschiede im Bau der zu behandelnden Organe mache ich im Folgenden aufmerksam. Bei der Beachtung, die man den Atmungsorganen schenkte, hatte man sich nur auf die Häkchen beschränkt, die gewöhnlichen Stigmen dagegen vernachlässigt. SIEBOLD, SCHMIDT, DEWITZ, die speziell über die Atmung gearbeitet haben, erwähnen sie überhaupt nicht. BOVING berücksichtigte nur die Stigmen alter Larven.

Junge Tiere haben kollabierte Stigmengänge. Die Stigmen, die sich äußerlich als kleine, sehr schwer sichtbare, braune Punkte zeigen, kommen also für die Atmung nicht in Betracht. Von einem Reusen- und Verschlussapparat ist hier noch nichts wahrzunehmen. Erst im letzten Larvalstadium haben die Stigmen, abgesehen vom zweiten thoracalen, das kollabiert bleibt, ihre definitive Form erreicht, sie sind offen und haben alle Eigenschaften eines funktionsfähigen Stigmas (Taf. 1, Fig. 1). Der Reusen- und Verschlussapparat tritt in diesem Stadium deutlich hervor. Ob die Stigmen jedoch in dieser Gestalt für die Respiration eine Rolle spielen, bezweifle ich, da sie bei dem Aufenthalt der Larven im Schlamm nicht funktionieren können. Trotzdem muß ich auf den Bau der ausgebildeten Stigmen so weit eingehen, als zum Verständnis des Folgenden nötig ist.

Die gewöhnlichen Stigmen zeigen untereinander durchweg die gleiche Beschaffenheit. Sie besitzen einen „Vorhof“, der die Form eines Bechers aufweist (Taf. 1, Fig. 1 u. 2 *Vh*). Er ist bei *Donacia* besonders an der Basis stark chitiniert und zeigt nach außen eine größere Öffnung als nach innen. Am distalen Ende schlägt sich der Rand des Bechers um und bildet den „Stigmenring“ (*Sr*), dessen äußerer Teil in die weiche Cuticula des Körpers übergeht.

Auf den Vorhof folgt, indem sich das Lumen erweitert, ein Rohr ohne tracheale Struktur. Die Faltungen desselben in Fig. 1 halte ich für ein beim Schneiden entstandenes Kunstprodukt. Am Grunde

des Rohres erhebt sich der Reusenapparat (*R*). Er besitzt eine Anzahl kräftiger, nicht verzweigter Borsten, die nach der Stigmenöffnung zu gerichtet radial von der Wand nach der Mitte zu laufen und sich mit ihren Spitzen berühren.

An den Reusenapparat schließt sich (Fig. 2) ein kurzes Stück einer häutigen Röhre an, die auf der einen Hälfte bald eine Einfaltung erleidet. Der eingebuchtete Teil ist stärker chitinisiert und bildet schließlich den Verschlößbügel (*Vg*) des Tracheenverschlußapparats.

Nach Untersuchungen von LANDOIS und THELEN, später von KRANCHER, setzt sich ein solcher allgemein aus 4 Teilen zusammen (vgl. Fig. 3):

1. dem Verschlößbügel (*Vg*),
2. dem Verschlößhebel oder -kegel (*GVk* und *KVk*),
3. dem Verschlößband (*Vd*),
4. dem Verschlößmuskel (*Mc*).

Diese 4 Teile lassen sich an allen bis jetzt bekannten Stigmenverschlässen nachweisen, wenn sie auch bei den einzelnen Insectenformen ganz bedeutend variieren.

Die obengenannten Forscher haben eine große Zahl von Tracheenverschlässen beschrieben, jedoch nicht immer genau genug. Wie einige Untersuchungen in neuester Zeit lehren, sind die Angaben KRANCHER's noch ergänzungsbedürftig. So hat sich ALT nochmals mit den Stigmen von *Dytiscus marginalis* L. beschäftigt und einige Verbesserungen gegeben. SOLOWIOW untersuchte abermals unter anderm eingehend den schon von LANDOIS und KRANCHER beschriebenen Bau des Verschlößapparats von *Cossus cossus* und entdeckte noch einen zum Verschlöß des Stigmas dienenden Muskel, durch den ein Verschließen der Trachee verständlicher wird.

Trotzdem liegt aber noch kein Grund vor, die von LANDOIS eingeführten Bezeichnungen der einen Verschlöß bildenden 4 Teile durch andere zu ersetzen. Es liegt im Interesse einer einheitlichen Nomenklatur und leichter Orientierung, die alten Namen beizubehalten. Obwohl SOLOWIOW von LANDOIS ausgeht, spricht er (p. 710) von einer „auswärtigen chitinigen Hautverdickung“ und (p. 708) von der „Haut, welche das chitinige Gerippe des Verschlößapparates mit dem äußern Ring zusammen bildet“. Statt dessen hätte es sich empfohlen, einfach Verschlößbügel bzw. Verschlößband zu sagen.

Am meisten ähnelt der Bau des Verschlusses bei den Larven von *Donacia* und *Macrolea* dem von SOLOWIOW bei *Cossus cossus* be-

schriebenen, und im Folgenden werde ich seine Bezeichnungsweise der Verschlul3muskel verwenden.

Der Verschlul3b3gel ist ein fester, elastischer Stab, der sich nach beiden Seiten hin in Chitinwulste fortsetzt, die mit den beiden an Gr3e3e ein wenig verschiedenen Verschlul3kegeln (Fig. 3 *Gvk* u. *Kvk*) identisch sind. Morphologisch sind sie, wie aus Fig. 1 hervorgeht, als eine Ausbuchtung des h3utigen Rohres anzusehen. 3ber die Beschaffenheit des Verschlul3bandes gibt ein Schnitt durch den Verschlul3 Auskunft (Fig. 3 *Vd*). Hiernach bildet es den dem B3gel gegen3berliegenden Teil des Verschlusses. Im Gegensatz zum festen B3gel ist es weichh3utig. Der B3gel (*Vg*) und das Band (*Vd*) ragen beide ein wenig in das Lumen des Rohres hinein und bilden die „Lippen des Stigmas“. Die Verschlul3kegel sind durch einen kr3ftigen Muskel (Musculus constrictor) verbunden. Am kleinern Kegel inseriert au3erdem noch ein sehr langer Muskel (Fig. 1, 2 *Mtr*), der transversal verl3uft und an der Hypodermis der K3rperhaut endet. Es ist der Musculus transversus.

Aus Fig. 3 ist die physiologische Wirkung des beschriebenen Verschlul3apparats leicht ersichtlich: Durch Kontraktion des Musculus constrictor n3hern sich die beiden Kegel, das Verschlul3band legt sich dem B3gel an und verschlul3t das Lumen. Der Musculus transversus dient als Abductor und bewirkt durch Zusammenziehen ein 3ffnen des Stigmas. Auf den Verschlul3apparat folgt die eigentliche Trachee mit ihrer charakteristischen spiraligen Struktur.

Diese Darstellung gilt, abgesehen vom letzten Stigmenpaar, von allen 3brigen offenen Stigmen. Wesentliche Unterschiede zwischen *Donacia* (Fig. 1) und *Macropnea* (Fig. 2) bestehen nicht. Der Vorhof ist bei *Macropnea* auff3llig schwach chitinisiert. Der 3u3ere umgeschlagene Teil legt sich eng der eigentlichen Wandung an. Daher erheben sich bei *Macropnea* die Stigmen etwas h3her 3ber die K3rperoberfl3che als bei *Donacia*, was ein sicheres und einfaches Unterscheidungsmerkmal f3r die sonst schwer auseinanderzuhaltenden Larven beider Gattungen ist.

Bau des letzten Stigmas (einschl3e3lich H3kchen). Die von den Forschern als Afterdornen, Krallen, Sicheln oder Stacheln bezeichneten Abdominalanh3nge sind, wie schon aus den mannigfachen Ausdr3cken hervorgeht, von jeher als eine Eigent3mlichkeit der Larven von *Donacia* und *Macropnea* angesehen worden. Die Untersuchungen an diesen Tieren beschr3nken sich vielfach fast ausschl3e3lich auf diese Gebilde. Da3 trotzdem noch keine v3llige

Klarheit herrscht, liegt einmal an dem komplizierten Bau der Anhänge, die außerdem der Untersuchung wegen ihrer festen Chitinisierung bedeutende Schwierigkeiten in den Weg legen, und dann an der geringen Größe des Objekts. Auch an dieser Stelle muß ich darauf hinweisen, daß in der Literatur immer nur von den Anhängen alter Larven die Rede ist. Groß sind die Unterschiede zwischen alten und jungen Individuen allerdings nicht, und ich will daher zunächst eine Beschreibung des Anhanges einer erwachsenen Larve geben.

An der dorsalen Seite des 8. Abdominalsegments sind zwei dicht nebeneinanderliegende helle Flächen sichtbar, die „Stigmenhöfe“. In ihnen gibt sich je ein Stigmenspalt als dunkel verlaufender Streifen kund. Dieses Stigma möchte ich „Häkchenstigma“ nennen. Der Stigmenhof ist rings umsäumt von braunem, hartem Chitin, der „Stigmenplatte“ (Fig. 17 *Sp*), die analwärts in jene hornigen Gebilde, die Häkchen, übergeht. Diese selbst sind mehr oder weniger gebogen und liegen für gewöhnlich dem Körper an. Die dorsale Mittellinie der Häkchen erscheint als ein feiner Spalt mit eigenartiger Zeichnung, der bis in die Nähe des Häkchenstigmas verläuft. Viel mehr ist bei oberflächlicher Betrachtung nicht zu sehen. Zum eingehendern Studium sind Schnitte nötig.

Schon SCHMIDT-SCHWEDT erkannte, daß es sich bei den Abdominalanhängen nicht um einfache Röhren handelte, sondern daß der Anhang von 5 Hohlgängen durchzogen sei, 4 paarigen und 1 „unpaaren“. Diese Anschauung ist nur soweit zutreffend, als sie für eine bestimmte Partie des Gebildes gilt. Außerdem ist der als 5. „unpaarer Kanal“ bezeichnete Teil des Häkchens nicht hohl, so daß von einem Kanal nicht gut die Rede sein kann. Er endet auch nicht blind, besitzt also keine Öffnung nach außen, wie sie SCHMIDT annimmt. Auch BÖVING hat den Bau des Häkchens noch nicht vollständig erfaßt.

Um sich ein Übersichtsbild von einem Häkchen zu verschaffen, stelle man sich zunächst eine konisch zulaufende, ein wenig gekrümmte Rinne mit doppelter Wandung, also mit einer innern und einer äußern Schicht, vor, deren Ränder sich soweit nähern, daß ein schmaler Spalt entsteht. Das spitze Ende der Rinne sei geschlossen. Orientiert man sie in der Weise, daß die Spitze nach unten, der Spalt nach hinten zeigt, so hat man die dem Anhang entsprechende natürliche Lage (Textfig. A1). Die Rinne sei jedoch nicht einfach gestaltet, sondern durch eine Faltung der innern

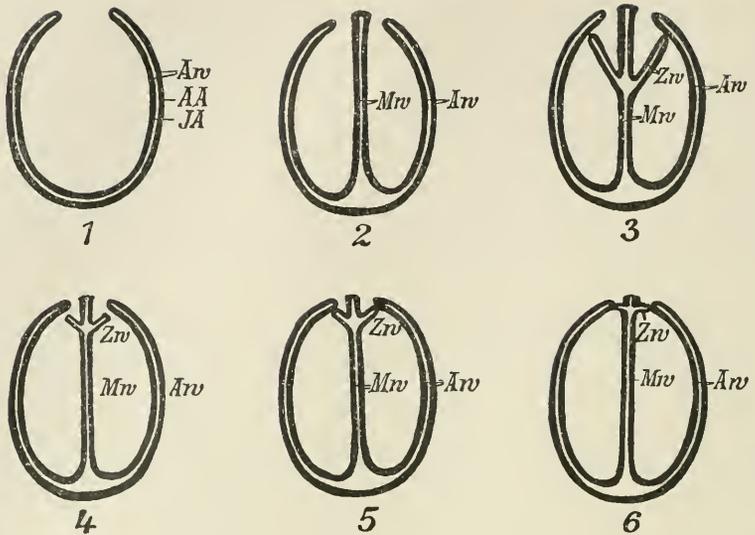


Fig. A1—A6.

Schematische Querschnitte durch das Häkchen.

Fig. A1. Querschnitt durch das Häkchen. (Mittel- und Zwischenwand weggelassen.) Fig. A2. Querschnitt durch das Häkchen. (Zwischenwand weggelassen.) Fig. A3. Querschnitt durch die Mitte. Fig. A4. Querschnitt durch die distale Hälfte. Fig. A5 u. A6. Querschnitte durch die proximale Hälfte, basalwärts fortschreitend. Buchstaben vgl. Tafelerklärung.

Schicht („Mittelwand“), die bis zum Spalt verläuft, in 2 Hohlräume geteilt (Textfig. A2). Durch weitere Faltung des mittlern Teiles der Mittelwand bis zum Rand der „Außenwand“ entsteht nunmehr in jedem der beiden Hohlräume eine „Zwischenwand“, die das ganze Gebilde in 4 Räume gliedert. Textfig. A3 gibt einen Schnitt durch die Mitte der Rinne. Nach ihren beiden Enden zu wandert die Zwischenwand allmählich nach außen, jedoch mit dem Unterschiede, daß sie nach der Spitze zu immer schmaler wird und schließlich die Außenwand nicht mehr erreicht (Textfig. A4), während sie nach der Basis hin der Außenwand fest angelagert bleibt, um zuletzt die Öffnung der Rinne nach außen zu überbrücken (Textfig. A5 u. A6). An beiden Enden ist daher die Mittelwand einfach, und es sind dann wieder 2 Hohlräume hergestellt.

Es werden jetzt die Einzelheiten im Bau des Häkchens, wie sie uns eine Querschnittserie am besten veranschaulicht, verständlich werden. An einem Abdominalanhang lassen sich bis zum Stigmen-spalt verschiedene, durch Übergänge verbundene Formen unter-

scheiden, die der Reihe nach von der Spitze nach der Basis an einer Auswahl von Schnitten erläutert werden mögen (Taf. 1, Fig. 4—7, 9—11).

Die Spitze besteht aus einer braunen Chitinmasse (Fig. 4). Der zweite Schnitt zeigt dorsal zwei symmetrisch gelegene Einbuchtungen (Fig. 5). Von der Mittelwand, die sich an ihrem distalen Ende dachförmig verbreitert und, wie besonders aus Fig. 6 hervorgeht, die beiden Spaltöffnungen teilweise überdeckt, entspringen nach beiden Seiten kleine Chitinäste (*Ca*). Je einer von diesen zahlreichen Ästchen zeichnet sich durch seine Größe aus. Weiter basalwärts haben die beiden großen Vorsprünge (Fig. 6), die die Anfänge der Zwischenwand (*Zw*) darstellen, so weit an Umfang zugenommen, daß sie die Außenwand (*Aw*), die ihrerseits wieder je einen kleinen, frei endenden Vorsprung in das Lumen schickt, an der dorsalen Seite erreicht haben. Die Kammerwände sind aus zwei Schichten gebildet. Wie erwähnt, wandert die Zwischenwand dorsal. In Fig. 7 ist sie nur noch rudimentär und verschließt den Spalt vollständig. Auch die Mittelwand findet bald ihr Ende. Aus Fig. 7 ist schon ersichtlich, daß ihre Dicke abgenommen hat. Dieses allmähliche Schwinden tritt da ein, wo das Häkchen nicht mehr frei aus der Körperhaut herausragt. Gleichzeitig weichen (Fig. 11, 9) die beiden Schichten der Außenwand auseinander. Die äußere geht über in die Körperhaut, von der sie sich allerdings noch durch braune Farbe und hartes Chitin, das sich an der Übergangsstelle in die weiche Cuticula wulstförmig verdickt, hervorhebt. Von der innern, sehr dünn gewordenen Schicht springen (Fig. 9 *Cn*) radial Chitinnadeln vor, die sich verästeln und verzweigen, dabei (Fig. 10 *Cn*) immer dichter werden und schließlich eine kompakte undurchlässige Masse bilden, die den Hohlraum vollständig verschließt. Von einer eigentlichen Mittelwand kann an dieser Stelle nicht mehr die Rede sein, sie geht sozusagen in den Trichter, einen später zu beschreibenden Teil des Häkchenstigmas, über.

Totalpräparate und Frontalschnitte geben Auskunft über die Struktur der Wände. An der äußern Wand sind feine Streifen bemerkbar, die annähernd quer verlaufen. Die Zwischenwand besteht aus einer Aneinanderreihung von Chitinstäben (Fig. 8 *Cstb*), von denen jeder einzelne längsgestreift ist. Am dorsalen Teil verbreitern sie sich etwas, indem sie gleichzeitig in lauter kleinen, regelmäßig nebeneinanderliegenden Lamellen enden. Dasselbe Bild zeigt der dachförmige, den Lamellen gegenüberliegende Rand der Mittelwand (Fig. 12 *L*).

Unberücksichtigt blieb die ventrale Seite der Häkchen, die aus einem färbbaren Chitin besteht (Fig. 6 *WC*). Allem Anscheine nach ist es weich. Es erfüllt die ventrale Partie des Anhanges mit einer homogenen Masse, die sich noch bis in die engen Räume zwischen die aus zwei Schichten bestehenden Wände erstreckt. SCHMIDT hält diese Masse für die Matrix. Nach ihrem histologischen Bau ist dies jedoch angeschlossen.

Beim Übergange des Häkchens in die Körperhaut schlägt sich die äußere Schicht der Außenwand um und geht in die weiche Cuticula des Tieres über (Fig. 11). Am basalen Abschnitt des Häkchens zieht sich, wie erwähnt, die äußere Schicht der Außenwand dorsal ein Stück nach vorn und hebt sich von dem gewöhnlichen Integument als härteres und stärkeres Chitin ab. Inmitten dieses Chitins liegt eine helle, chitinige Fläche, der Stigmenhof, der in Form eines Längsspaltens die Stigmenöffnung zeigt (Fig. 13). Auch durch diese Region liefern Querschnitte die anschaulichsten Bilder, da sie uns aufklären über die Beschaffenheit und den Verlauf des Stigmenanges (*Sg*). Letzterer besitzt ziemlich dicke, weichhäutige Wände, die ich auf Schnitten nie aneinanderliegend fand.

Der Stigmengang mündet nach Fig. 13 in einen großen Raum, den „Trichter“ (*Tr*), dessen eigentümliche dicke Wandung (*Tw*) peripher eine radiäre Streifung zeigt, nach dem Lumen zu homogen ist. Die Wand ist das Abscheidungsprodukt von einem Komplex langgestreckter, flaschenförmiger Hypodermiszellen (*Hd*), die dieselbe radiale Anordnung wie die Streifen der Trichterwand aufweisen. Dieser Teil hat in anatomischer Hinsicht große Ähnlichkeit mit dem Reusenapparat eines der gewöhnlichen Stigmen. Analwärts wird das Lumen des Trichters immer kleiner, bis schließlich seine Wandung (Fig. 14) zu einem gemeinsamen Ganzen verschmolzen ist, das mit der den Hohlraum an der Basis des Häkchens abschließenden Chitinnasse identisch ist. Nach vorn erweitert sich der Raum des Trichters noch etwas und endet mit ein wenig nach außen umgeschlagenem Rand. An den Trichter schließt sich (Fig. 13, 14 *ST*) ein Stück Tracheenrohr an, dessen Spiralfaden bis zum Verschlussapparat bedeutend weiter gewunden und stärker chitinisiert ist als bei der typischen Trachee.

Der Verschluss des letzten Stigmas zeichnet sich vor dem der gewöhnlichen Stigmen durch seine bedeutendere Größe aus. Andererseits haben die einzelnen den Apparat zusammensetzenden Stücke Veränderungen erlitten. Der große Kegel hat (Fig. 15, 16) an

Mächtigkeit auf Kosten des kleinen zugenommen. An die den großen Kegel bildende Ausfaltung des Tracheenrohres schließt sich eine Einfaltung desselben an (Fig. 15). Der eingefaltete Teil ist kräftig chitinisiert und bildet eine Platte (*Cp*), die weit in das Lumen der Trachee hineinragt. Das Verschlussband (Fig. 16 *Vd*), das von Kegel zu Kegel verläuft, ist mit der Platte fest verwachsen. Die Muskulatur ist sehr kräftig. Außer dem *Musculus constrictor* (*Mc*) und *Musculus transversus* (*Mtr*), die sich auch an den übrigen Stigmen nachweisen ließen, inseriert am großen Kegel noch ein sehniges Band (*Lt*), das *Ligamentum tendinosum*, dessen Verlauf später angegeben wird, und der *Musculus Versoni* (*MV*), der sich nach hinten fortsetzt. Er hat seinen Namen von *VERSON*, der als erster einen analogen Muskel bei *Bombyx mori* fand. *TICHOMIROFF* führte dann diese Bezeichnung ein, die *SOLOWIOW* beibehielt. Dieser Muskel und das Ligament liegen nicht ganz in der Schnittebene der Fig. 16 und sind daher nur schwach angedeutet. Der Bau des letzten Verschlusses läßt auf eine sehr kräftige Wirkung schließen. Dies nimmt nicht Wunder, denn er hat das Öffnen und Verschließen eines der 2 großen Haupttracheenstämme zu besorgen, während die übrigen, schwächer gebauten Verschlüsse nur die feinen, in die Längsstämme mündenden Stigmengänge zu bedienen haben. Später wird sich zeigen, welche wichtige Rolle der letzte Verschlussapparat für die Atmung des Tieres spielt.

Es bleibt nun noch übrig, die Haken junger Larven zu berücksichtigen. Das Auffälligste bei ihnen ist das Fehlen der Zwischenwände. Die Mittelwand bildet also keine Ausfaltungen. Ein derartiges Haken bleibt daher stehen auf der aus Textfig. A2 ersichtlichen Form. Die beiden Hohlräume sind mit einer haarartigen Masse erfüllt, die uns bei alten Larven nur noch als feine Wandauskleidung entgegentritt. Mit alten Larven verglichen zeichnet sich bei jungen Tieren noch das zwischen Trichter und Verschluss liegende Stück der Trachee durch seine relativ ganz bedeutende Länge aus.

Der Tragapparat der Abdominalanhänge. *HEEGER* berichtet, er habe gesehen, wie die Larven die Anhänge zangenförmig übereinanderlegten und sich so an den Wurzeln festhielten. Da ich diese Beobachtung nie gemacht hatte, so untersuchte ich, ob vielleicht Muskeln vorhanden wären, die eine derartige Deutung zuließen, und ich fand, daß *HEEGER'S* Mitteilung auf einem Irrtum beruhen muß.

Zwischen den hinter der Stigmenplatte gelegenen Chitinplatten, deren Lage später noch genauer festgestellt wird, stülpt sich das Integument (Fig. 17 *Ha*) weit in das Innere des Körpers ein. Die unpaare Invagination, die wegen ihrer noch zu beschreibenden Funktion als Hebelarm bezeichnet werden mag, läuft parallel den ventral und lateral von ihr liegenden Tracheenlängsstämmen. An dem Hebelarm setzt nun eine überaus kräftige Muskulatur an. Ich fand nicht weniger als 18 Muskelbündel (*DM*, *VM*), dorsal 7 nach dem Rücken divergierende Paare, ventral 2 ähnliche, entgegengesetzt verlaufende. Von besonderer Wichtigkeit ist, daß auch das sehnige Aufhängeband, das Ligamentum tendinosum, des letzten Tracheenverschlußapparats an dem Hebelarm endet (Fig. 17 *Lt*), nachdem es sich, vom Verschlußkegel ausgehend, fächerförmig verbreitert hat.

Die Invagination steht in engem Zusammenhang mit der Bewegung der Abdominalanhänge. Eine starre Verbindung besteht allerdings nicht. Trotzdem scheint mir eine Bewegung des Häkchens durch Heben und Senken des Hebelarmes ohne allen Zweifel. Daraus erhellt, daß von einer zangenförmigen Übereinanderlagerung der Häkchen nicht die Rede sein kann, da beide nur durch eine Kraftwirkung gleichzeitig in Bewegung gesetzt werden.

Morphologie des Häkchenstigmas und des Häkchens. Bei der vergleichenden Betrachtung eines der gewöhnlichen Stigmen mit einem Häkchenstigma ergeben sich trotz der äußerlichen Verschiedenheit beider Stigmenformen gleichwertige Bildungen. Als solche sind zunächst ohne Zweifel die sowohl einem Stigma als auch einem Anhang zukommenden Tracheenverschlußapparate zu erwähnen. Nach außen folgt nach Fig. 13, 17 beim Anhang ein Stück Trachee, das dem bis zum Reusenapparat reichenden Rohr des Stigmas (Fig. 2) homolog ist. Weniger einleuchtend scheint eine Identifizierung des Trichters mit dem Reusenapparat. Der feinere Bau läßt uns aber nicht im Zweifel, daß es sich um homologe Bildungen handelt. Die radial um den Trichter angeordneten Hypodermiszellen lassen sich in gleicher Weise um den Reusenapparat herum nachweisen, wie aus Fig. 1, 2 und 13, 17 hervorgeht. Ebenso zeigen Tangentialschnitte durch diese beiden entsprechenden Stücke eine überraschende Ähnlichkeit in der Chitinstruktur.

Es entsteht nun die Frage, läßt sich das Häkchen von einem Stigma ableiten? So grundverschieden beiderlei Gebilde zunächst erscheinen mögen, so ergeben geeignete Schnitte doch eine auffallende Ähnlichkeit zwischen Stigma und Häkchen, die eine morpho-

logische Deutung des letztern gestatten. Beistehende Textfiguren stellen schematisiert in Fig. B1 u. B2 Längsschnitte durch ein

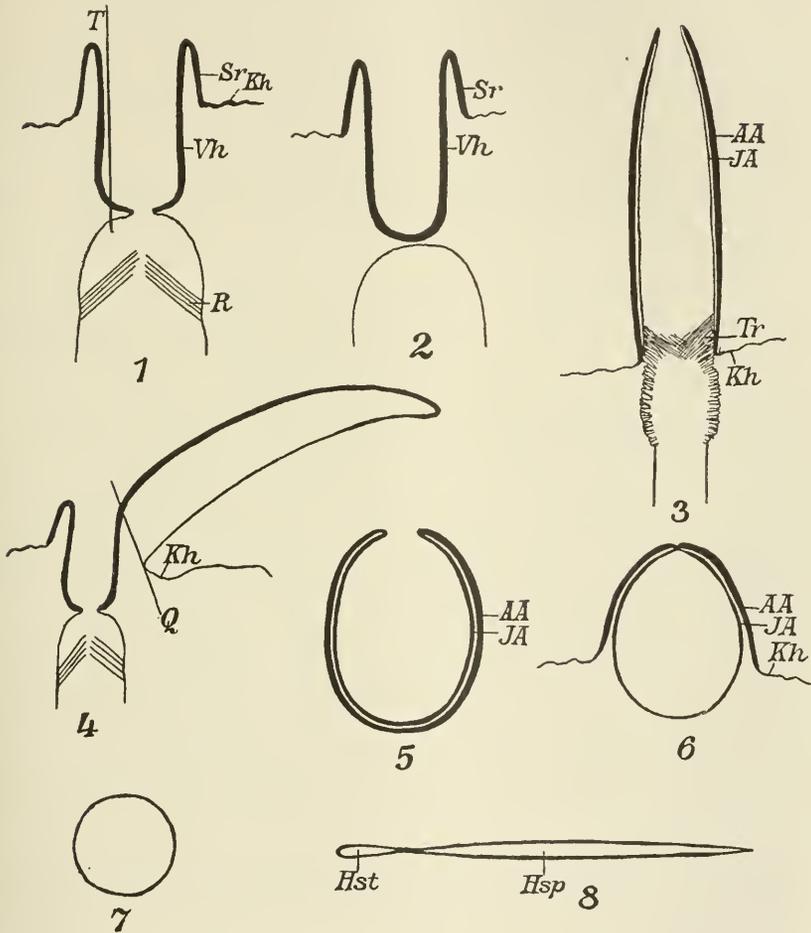


Fig. B1—B8.

Ableitung des Häkchens und Häkchenstigmas von einem typischen Stigma.

Fig. B1. Schematisierter Längsschnitt durch ein typisches Stigma. Fig. B2. Schem. Längsschnitt durch ein typisches Stigma, in der Ebene der Linie *T* (Fig. B1) geführt. Fig. B3. Schem. Frontalschnitt durch das Häkchen. *AA* = *Sr*, *JA* = *Vh*, *Tr* = *R*. (Mittelwand weggelassen.) Fig. B4. Schem. Schnitt durch das Häkchen, ziemlich parallel dem Spalt. Fig. B5. Schem. Querschnitt durch das Häkchen. (Mittel- und Zwischenwand weggelassen.) Fig. B6. Schem. Schnitt durch das Häkchen in der Ebene der Linie *Q* geführt (Fig. B4). (Mittelwand weggelassen.) Fig. B7. Typisches Stigma in der Aufsicht. Fig. B8. Häkchenstigma (*Hst*) und Häkchenspalt (*Hsp*) in der Aufsicht.

Hier nicht erklärte Buchstaben vgl. Tafelerklärung.

typisches Stigma dar, Fig. B2 ist ein annähernd tangentialer Schnitt, in der Ebene der Linie *T* in Fig. B1 geführt, der die an der Basis des Vorhofes befindliche kleine Öffnung nicht getroffen hat. Die Figg. B3, B5 u. B6 gehören dem Anhang an, und zwar stellt Fig. B3 einen Frontalschnitt dar, Fig. B5 u. B6 sind Querschnitte. Die Mittelwand des Häkchens ist nicht gezeichnet, ich lasse sie vorläufig unberücksichtigt. Die Analogie der Fig. B1 mit B3 sowie B2 mit B6 leuchtet ohne weiteres ein. Denkt man sich in Fig. B2 die den Stigmenring umgebende typische Körperhaut der Vorhofswand angelegt, so löst sich das Häkchen von der Unterlage ab und es entsteht Fig. B5 (vgl. auch S. 128).

Die äußere Wand des Häkchens erklärt sich danach als die modifizierte Vorhofswand (einschließlich Stigmenring) eines gewöhnlichen Stigmas. Die Umformungen, die dieses erlitten hat, bestehen, wie es Textfig. B4 darstellt, in einer einseitigen Verlängerung und gleichzeitigen Krümmung des Vorhofes, dessen Rand (Fig. B5) sich nach dem Lumen hin etwas eingebogen hat. Der an der dorsalen Seite des Häkchens hinlaufende Spalt ist die außerordentlich verlängerte Stigmenöffnung. Eine Einschnürung der modifizierten Vorhofswand führte zugleich zu einer Trennung des Spaltes in 2 Öffnungen (Fig. B7 u. B8). Die stark chitinisierte Stigmenplatte im Umkreis der kleinern Öffnung fasse ich als einen ebenfalls modifizierten Teil des Stigmenringes auf. Als zu diesem gehörig betrachte ich ferner die 2 dicht hinter der Stigmenplatte eines jeden Häkchens in der Körperhaut befindlichen Chitinplatten, deren größere nach der Mediane des Tieres zu gelegen ist. Weitere gleichwertige Bildungen sind folgende: Die Vorhofswandung mit Stigmenring und anschließender Körperhaut ist den beiden Schichten der Außenwand des Häkchens homolog, wobei der Stigmenring und die Körperhaut die äußere, die eigentliche Vorhofswand die innere Schicht der Außenwand bildet.

Fassen wir die homologen Teile von Stigma einerseits, Häkchen und Häkchenstigma andererseits zusammen, so ergibt sich: Der Stigmenring ist homolog der äußern Schicht der Außenwand des Häkchens, ferner der Stigmenplatte und den beiden hinter dieser in der Körperhaut gelegenen Chitinplatten. Die übrige Vorhofswand ist gleichzusetzen der innern Schicht der Außenwand. Die Stigmenöffnung entspricht dem dorsal am Häkchen verlaufenden Spalt und dem eigentlichen Häkchenstigma.

Verschiedenheiten finden sich in der Beschaffenheit des Reusen-

apparats. Dieser erstreckt sich in die Hohlräume des Häkchens hinein und ist besonders bei jungen Larven, wo die Wände der Hohlräume bedeutend dichter als bei alten Tieren mit jener haarartigen Masse besetzt sind, sehr stark entwickelt. An der Basis des Häkchens geht der Reusenapparat in die Wand des Trichters über. Einige Teile des Anhangs lassen sich nicht auf gleichwertige Stücke eines Stigmas zurückführen. Die Mittel- und Zwischenwand sind als Neubildungen aufzufassen. Ich halte die Mittelwand für eine Ausfaltung der innern Schicht der Außenwand (Fig. 6), die Zwischenwand für eine Ausfaltung der Mittelwand. Ihre Ausbildung dürfte in engstem Zusammenhang mit der kräftigen Entfaltung des Reusenapparats gestanden haben, dessen Oberfläche durch die Wände bedeutend vergrößert wurde.

Phylogenesese des letzten Stigmas. Ist die morphologische Deutung des Häkchens und Häkchenstigmas richtig, so muß man annehmen, daß bei den Vorfahren 2 Stigmenöffnungen vorhanden waren, die natürlich beide mit der Trachee kommunizierten. Von ihnen war die eine mit einem hochentwickelten Reusenapparat ausgerüstet, die andere ließ dagegen einen solchen vermissen. Diese Verhältnisse deuten auf eine verschiedene Art der Luftaufnahme. Während das im Besitz des Reusenapparats befindliche Stigma für eine Atmung in der Luft geeignet war, konnte das Stigma ohne einen derartigen sichern Verschuß gegen eindringende Fremdkörper für eine Atmung unter Wasser in Betracht kommen. Bei den rezenten Formen, wo nur noch die letztere Art der Atmung existiert, ist mit der Ausbildung der Trichterwand die direkte Verbindung der Hohlräume des Häkchens mit der Trachee verloren gegangen.

Experimente. Larven, die die Anhänge in die Wurzel eingeschlagen hatten, traf ich beim Sammeln sehr selten an. Nur einige Male konnte ich sie mit eingepohrten Häkchen sehen. Gewöhnlich ziehen sie, so langsam und träge sie sonst sind, bei der geringsten Störung die Häkchen schnell aus der Wurzel heraus. Setzt man die Tiere in Schalen, so lassen sie sich von der Wurzel abfallen, ohne für Stunden und selbst Tage ein Verlangen zu zeigen, wieder an die Pflanze zu gehen. Es lag mir besonders daran, die Tiere während des Einschlagens der Häkchen zu beobachten, um dem Problem der Atmung der Larve näher zu kommen. In der Annahme, daß sie zur Atmung ausschließlich den in der Pflanze befindlichen Sauerstoff verwenden, hoffte ich dieses Ziel zu erreichen,

indem ich den Tieren zunächst den Sauerstoff entzog, d. h. sie in reines Wasser setzte, um sie dann später wieder an die Wurzel zu bringen. Leider erreichte ich mit diesem Versuch nicht den gewünschten Erfolg. Trotzdem scheint mir aber das Ergebnis so interessant, daß ich es nicht unerwähnt lassen möchte.

Die in das Wasser gesetzten Tiere hielten wochenlang aus. Gewöhnlich trat der Tod erst nach vierwöchentlicher Gefangenschaft und Aufenthalt im Wasser ein. Dabei war es immer noch fraglich, ob das Tier an Nahrungs- oder an Sauerstoffmangel zugrunde gegangen war. Sie zeigten dann immer eine starke Pilzinfektion. Jedenfalls aber ließ sich schon jetzt schließen, daß sie gegenüber Sauerstoffmangel sehr widerstandsfähig waren. Diese Fähigkeit brauchen z. B. die nach den Haarwurzeln wandernden jungen Larven. Man könnte noch annehmen, die Tiere sind befähigt, den Sauerstoff osmotisch aufzunehmen. Doch der Aufenthalt der Larven im Schlamm macht das unwahrscheinlich.

Die außerordentliche Lebensfähigkeit und das erstaunlich geringe Sauerstoffbedürfnis der Larven wird der nächste Versuch in sauerstoffarmem Wasser in das rechte Licht rücken. Ich setzte die Tiere in ausgekochtes Wasser und schloß es, wie NIGMANN (p. 49) und DOGS (p. 49) angeben, durch eine Schicht flüssigen Paraffins von der Luft ab. Nach 11 Tagen unterbrach ich den Versuch, obwohl alle Larven noch am Leben waren, da mit der Tatsache zu rechnen war, daß die Paraffinschicht, die für kürzere Versuche einen hinreichenden Abschluß gegen die Atmosphäre bieten mag, bei längerem Stehen an der Luft genügend Sauerstoff aufnimmt, um solchen ihrerseits an das Wasser wieder abzugeben, bis dieses unter den gegebenen Verhältnissen mit Gas gesättigt ist.

Um möglichst sauerstoffreies Wasser zu erhalten, verfuhr ich folgendermaßen (s. Textfig. C.): Auf einen Erlenkolben setzte ich einen doppelt durchbohrten, gutschließenden Kork. In die eine Öffnung steckte ich ein kleines Glasröhrchen, in die andere eine zweimal gebogene Röhre. Nachdem das Wasser in dem Kolben genügend lange gekocht hatte, setzte ich, solange er mit Wasserdampf gefüllt war, den Kork auf, verschloß die Glasröhre mit dem gut eingefetteten Stopfen und goß in die gebogene Röhre eine alkalische Pyrogalllösung (30 % Alkali, 10 % Pyrogallol), die den Sauerstoff absorbieren wird, wenn bei der Kondensation des Wasserdampfes atmosphärische Luft in die gebogene Röhre eindringt. Über dem Wasser befindet sich also nach der Abkühlung nur Stickstoff. Durch

das kleine Glasrohr setzt man dann die Objekte schnell ein, indem man den kleinen Stopfen für einige Augenblicke entfernt. Auf diese Weise wird sich ausgekochtes Wasser ziemlich lange aufbewahren lassen, ohne eine merkliche Sauerstoffmenge zu lösen. Es empfiehlt sich, die Korke noch mit heißem Paraffin zu übergießen, um ein etwaiges Eindringen der Luft durch den Kork zu verhindern. Dieser Apparat hat noch den Vorteil, daß die Tiere beim Einsetzen nicht, was sich bei der ersten Versuchsanordnung trotz aller Sorgfalt kaum vermeiden läßt, mit Paraffinöl in Berührung kommen, das am Chitin mit großer Zähigkeit haften bleibt und natürlich die Tiere in ihren Lebensfunktionen beeinträchtigen muß. Alt gewordene Pyrogalllösung kann man durch mehrmaliges teilweises Abgießen und jedesmaliges Hinzufügen frisch bereiteter Lösung gänzlich ohne jede Störung des Versuches erneuern.

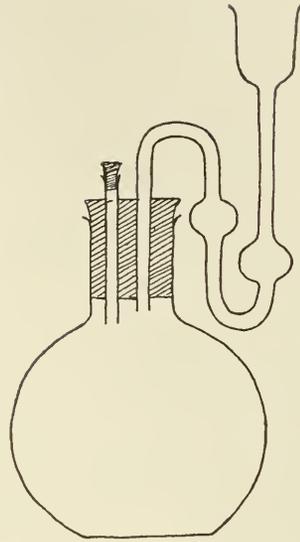


Fig. C.

In dieses Gefäß brachte ich die Tiere. Die in den ersten Tagen lebhafteren Bewegungen ließen allmählich nach, bis sich vom 12. Tag ihrer Gefangenschaft an die Larven absolut bewegungslos verhielten, so daß nicht zu sehen war, ob sie noch am Leben waren. Trotzdem befreite ich sie erst 5 Tage später, nachdem sie also 17 Tage im sauerstoffarmen Wasser zugebracht hatten. Von 5 Exemplaren waren 2 gestorben.

Theorie der Atmung. Da Versuche keine Antwort auf die Frage der Atmung erteilen, so bleibt nur noch übrig, die Art der Atmung der Larven nach den anatomischen Befunden zu erklären. Erinnern wir uns folgender Tatsachen: Die 3 letzten Segmente, das 8. mit dem Häkchen, das 9. und 10. zeichnen sich den vorangehenden, besonders dem 7. gegenüber, durch ihre äußerst geringe Größe und durch ihre Stellung aus, da sie nach unten gebogen sind. Durch diese Gestaltung des hintern Körperteiles legen sich die Häkchenstigmata der Unterlage des Tieres an, mag es die Anhänge in die Pflanze eingeschlagen haben, oder mögen sie dem Körper anliegen. Die Häkchen können mit Hilfe des Tragapparats, dessen physiologische Wirkung ich schon kurz skizzierte, eine Art sägende Be-

wegung ausführen und sich in die Wurzeln einbohren. Dabei findet ein vorheriges Anfressen der Pflanze statt, was jedoch nicht immer der Fall ist. Die Verletzung der Luftgänge der Pflanze durch die Anhänge bewirkt ein Ausströmen des Gases, das für die Atmung Verwendung findet. Nach meinen Befunden ist noch zu konstatieren, daß die Trichterwand weder Kanäle besitzt, die einen Luftdurchgang ermöglichen könnten, noch eine so feine, haarartige Struktur aufweist wie etwa die die Hohlräume der Häkchen auskleidende Masse. Die Trichterwand ist luftundurchlässig. Zu derselben Anschauung führten mich die Versuche, die ich nach SCHMIDT's „entscheidenden“ Experimenten anstellte. So oft ich Larven mit Hilfe einer Glasplatte stark drückte oder die Tiere in Wasser erwärmte, nachdem ich die Häkchenstigmen verklebt hatte, so trat die Luft, wenn sie überhaupt entwich, nie an dem dorsalen Spalt der Häkchen aus, wie es SCHMIDT gesehen zu haben glaubt, sondern beim Druck mit der Glasplatte stets am Häkchenstigma. Ich muß mich daher der Ansicht v. SIEBOLD's und DEWITZ' anschließen (vgl. historischen Überblick).

Wie kommt nun das Gas zum Häkchenstigma und von da in die Trachee? Darüber geben die beiden Forscher keine Antwort. Ich will daher auf diesen Punkt eingehen. Der Weg der Luft dürfte folgender sein: Die beim Einbohren der Häkchen in die Wurzel ausströmende Luft tritt zunächst in die Hohlräume des Häkchens. In den beiden ventralen Kanälen findet sie Widerstand durch den basalen Verschuß der Trichterwand. Sie wird daher, getrieben durch den in der Pflanze herrschenden Luftdruck, die aus Chitinstäben bestehende Zwischenwand und den von vorspringenden Lamellen der Mittel- und Zwischenwand durchquerten Spalt, der auf diese Weise zum Reusenapparat geworden ist, passieren. Von hier aus dürfte sie zum Stigmenhof und so zum Stigma selbst gelangen. Hier gerät die Luft zwischen die Stigmenplatte und die Unterlage, d. h. die Pflanze.

Durch das sehnige Ligament steht der Verschußapparat mit dem Tragapparat in unmittelbarer Verbindung (Fig. 17), so daß eine Bewegung des am Tragapparat befindlichen Hebelarmes den Tracheenverschuß in Mitleidenschaft zieht. Eine Aufwärtsbewegung des Hebels hat einen Zug auf den Verschuß, speziell auf den Verschußkegel, im Gefolge, an dem das Ligament inseriert. Dadurch wird die Trachee geöffnet, wie aus Fig. 16 ersichtlich ist. Die Wirkungsweise ist nur erklärlich durch das Vorhandensein des

*Musculus transversus*, der als Antagonist des sehnigen Bandes eine Verschiebung oder Knickung des Haupttracheenstammes bei der Zugwirkung des Hebelarmes verhindert. Bewegt sich der Arm ventralwärts, so wird leicht mittels des *Musculus constrictor* ein Verschluß des Stigmas zustande kommen können. Ein Zwang dazu liegt jedoch nicht vor. Ist der Tragapparat in Ruhe, dann kommen zum Öffnen der Trachee der *Musculus transversus* und *Musculus Versoni*, zum Verschließen wiederum der *Musculus constrictor* in Betracht.

Nachdem die engen Beziehungen zwischen Verschlußapparat, Hebel und Anhang festgestellt sind, läßt sich die saugende Wirkung des letzten Verschlusses erklären. Hat sich am Stigma genug Gas angesammelt, so resultiert durch regelmäßige Kontraktion des Verschlußmuskels beim Senken des Hebels nach jedesmaliger Öffnung des Verschlusses durch Heben des Armes ein rhythmisches Schließen und Öffnen der Trachee, wodurch die Möglichkeit gegeben ist, daß einerseits Sauerstoff in die Trachee gepumpt und andererseits auf das am Stigma befindliche Gas eine Saugwirkung ausgeübt wird.

Sollten sich beim Saugen die beiden Wände des Stigmenganges aneinanderlegen, was mir jedoch bei der Dicke der Wandung des weichhäutigen Ganges unwahrscheinlich dünkt, so würde das Gas zunächst dem Hohlraum des Trichters und des anschließenden, stark chitinisierten Tracheenrohres entnommen (Fig. 14, *Tr*; *ST*). Hört die Saugwirkung auf, dann werden sich die Druckdifferenzen zwischen dem außen und innen befindlichen Gas durch den Gang wieder ausgleichen. Es kann dann wieder der eben geschilderte Vorgang eintreten.

### Atmung der Puppen.

Seit SIEBOLD herrscht kein Zweifel mehr, daß die Puppen ihre Atemluft der Pflanze entnehmen. Die Puppengehäuse besitzen an der ihr anliegenden Seite ein oder zwei Löcher, die einer benagten Stelle an der Wurzel entsprechen. Durch die Öffnung steht das Innere des Kokons mit den Interzellularräumen in Verbindung, und es wird daher in dem Gehäuse die Luft der Pflanze ebenso circulieren wie in ihren luftführenden Gängen. Im Winter hört natürlich die Sauerstoffzufuhr auf. Das Tier ist dann auf die im Kokon eingeschlossene Luft angewiesen.

Bei der Mehrzahl der Arten finden sich zwei in die Wurzel gefressene kleine, runde Löcher, die beide als sauerstoffzuführende

Öffnungen dienen. BOVING wies zwei Öffnungen nach bei *Don. bidens*, *Don. semicuprea*, *Don. limbata*, *Don. nigra*. Ergänzend möchte ich hinzufügen *Don. aquatica*, *Don. dentata*, *Don. simplex*. *Don. crassipes* und *Don. cinerea* dagegen nagen nur ein Loch. Eine dritte Form der Gaszuleitung stellt *Macroplea mutica* dar, indem hier das Gehäuse auf einer vollständig abgenagten Stelle der Wurzel ruht.

Außer den Fraßstellen sind im Bereich des Gehäuses bei beiden Gattungen noch die von den Anhängen herrührenden Narben an der Wurzel sichtbar. Sie sind stets überdeckt von der aus mehreren Schichten bestehenden Kokonwand. Ob bei der Herstellung des Gespinnstes die Häkchen zum Zweck der Atmung in die Pflanze eingeschlagen werden oder ob sie zum Fixieren dienen, läßt sich schwer entscheiden. Wahrscheinlich ist nach den Versuchen an der Larve, die ein sehr geringes Sauerstoffbedürfnis ergaben, daß die Anhänge während des Einspinnens der Larve dazu Verwendung finden, dem Tier an der Wurzel einen festen Halt zu bieten.

### Atmung der Imagines.

Stigmen und Stigmenverschlüsse bei beiden Gattungen. Lage und Zahl der Stigmen. Der Lage nach müssen wir die Stigmen einteilen in die lateral gelegenen Thoracalstigmen und die dorsal unter den Flügeln sich befindenden abdominalen Stigmen. Die letztern liegen für gewöhnlich in einer Rinne, die gebildet wird von der an beiden Seiten etwas eingesenkten Rückendecke und einer die Senkung dachförmig überragenden Hautfalte. Diese besteht auf der dem Stigma zugekehrten Seite aus der Tergit und Sternit verbindenden weichen Zwischenhaut, auf der distalen Seite dagegen aus hartem Chitin, das der dorsal ein wenig umgeschlagene Teil des Sternits ist. Auf diesem Teil der Bauchdecke ruhen die Flügel. Während sich beim Männchen diese Rinne zeitlebens erhält, schwindet sie beim Weibchen zur Zeit der Eireife, wenn der Körper prall mit Eiern gefüllt ist. Ihre physiologische Bedeutung besteht außer einem Schutz für die Stigmen noch darin, einen Hohlraum zwischen Rückendecke und den Flügeln herzustellen. Während sich die abdominalen Stigmen äußerlich leicht durch ihren gut ausgebildeten Reusenapparat markieren, sind die thoracalen von außen vollkommen unsichtbar. Das 2. thoracale Stigma liegt in dem nach innen eingesenkten häutigen Integument zwischen Skeletstücken des Meso-

und Metathorax. Das 1. hat seine Lage in der Intersegmentalhaut von Prothorax und Mesothorax, dem sogenannten Halsschild. Man findet sie, wenn man die Trachee nach außen verfolgt. Wegen der starken und dunklen Chitinisierung des Thorax und der geringen Größe der Stigmen sind sie schwer zu finden.

Welchem Teile des Thorax gehören die Stigmen nun an? Eine Auskunft erteilen die übrigen unter den Flügeln sich befindenden Stigmen. Hier liegt das 1. Stigma in der Intersegmentalhaut von Metathorax und 1. Abdominalsegment, das 2. in der Haut zwischen 1. und 2. Abdominalsegment. Allmählich aber rücken die Stigmen mehr analwärts, so daß das 3. Stigma nicht mehr in der Intersegmentalhaut des 2. und 3. Segments liegt, sondern unzweideutig zum 3. Abdominalsegment gehört. Wir werden daher das 1. und 2. Stigma unter den Flügeln (3. und 4. überhaupt) als 1. und 2. Abdominalstigma zu bezeichnen haben. Überträgt man diese Folgerung auf die beiden thoracalen Stigmen, so haben wir das 1. als zum Meso-, das 2. als zum Metathorax gehörig anzusehen.

Entwicklungsgeschichtlich gelangt man zu demselben Resultat. Bei der Larve kann man nicht darüber im Zweifel sein, daß die beiden Thoracalstigmen als meso- und metathoracales zu bezeichnen sind. Daß später beim Imaginalstadium eine nachträgliche Ortsveränderung der Stigmen innerhalb des Segments erfolgte, ist nichts Absonderliches, da wir auch, wie schon G. W. MÜLLER früher (1884) nachwies, bei den Lepitopteren dieselbe Erscheinung haben. Derselbe Forscher zeigte auch, daß sogar ein Stigma über eine Segmentgrenze hinaus wandern kann (l. c., p. 200): „Dass indessen die Verschiebung über die Grenzen eines Segmentes hinausgehen kann, dafür scheinen mir die Käfer den Beweis zu liefern, bei deren Larven von den 2 Thoracalstigmen (ein offenes, ein geschlossenes), das 1., offene, bald am Pro-, bald am Mesothorax liegt, wobei es wohl keinem Zweifel unterliegt, dass wir es, trotz der verschiedenen Lage, mit homologen Bildungen zu tun haben.“ In zweifelhaften Fällen, wenn also das Stigma in der Intersegmentalhaut liegt; ist dieses daher stets zum folgenden Körpersegment zu rechnen.

Die Zahl der offenen Stigmen beträgt 7. Vergleicht man diese Anzahl mit den 9 Stigmen der Larve, so läßt sich das Minus von 2 Stigmen damit erklären, daß das letzte abdominale Larvalstigma bei der Imago vollständig geschwunden ist, während das vorletzte kollabiert ist. Die Trachee selbst, die bis zum Stigma führt, ist nicht kollabiert und hat dieselbe sackartige Erweiterung kurz vor

dem Stigma wie alle andern Stigmengänge. Umgekehrt ist das 2. Thoracalstigma, das bei der Larve kollabiert ist, bei der Imago offen. Es ist schwer, für diese eigenartigen Verhältnisse eine angemessene Erklärung zu geben. Die Verminderung der Abdominalstigmen bei der Imago läßt sich vielleicht noch damit erklären, daß bei der Metamorphose der Larve bis zur Imago häufig Abdominalsegmente verloren gehen und daher auch in den meisten Fällen eine Reduktion von Stigmen eintritt. Schwieriger ist es, einen Grund zu finden, warum das metathoracale Stigma bei den Larven kollabiert ist. Es muß im höchsten Maße verwunderlich erscheinen, daß gerade am Thorax, also an dem bei der Bewegung am meisten in Anspruch genommenen Körperteil, Verschuß eines Stigmas vor sich gehen konnte. Wir begnügen uns mit der Tatsache, daß dies bei holometabolen Insecten allgemein der Fall ist. Auf diese Eigentümlichkeit hat zuerst G. W. MÜLLER in dem oben erwähnten Buche aufmerksam gemacht, indem er diese Erscheinung bei Coleopteren und Lepidopteren (s. auch Zitat) gebührend berücksichtigte. Später stellte BOAS die Tatsache noch fest für die übrigen holometabolen Insecten außer den Dipteren. Diese zeigen aber nach Angaben G. W. MÜLLER's dieselben Verhältnisse, soweit offene Stigmen in größerer Zahl vorhanden sind.

Bau der Stigmen. Die beiden thoracalen Stigmen, die sich durch ihre besondere Lage gegenüber den abdominalen auszeichnen, weisen auch in ihrem Bau wesentliche Unterschiede auf. Es ist daher unrichtig, wenn KRANCHER in bezug auf die Thoracalstigmen der Coleopteren Folgendes sagt (p. 555): „Die der Brust zeichnen sich stets durch ihre bedeutendere Grösse aus, sind aber betreffs ihres Baues genau so konstruiert wie die Abdominalstigmen.“ Im vorliegenden Falle ist die Größe der thoracalen Stigmen von den abdominalen, vor allem dem ersten größern Hinterleibsstigma, nicht auffallend verschieden. Dieses Stigma hebt sich bei sonst gleichem Bau außer durch seine Größe noch durch seine stärkere Muskulatur von den übrigen Abdominalstigmen ab. Bei *Macrolea* allerdings zeigt dieses Stigma ganz dieselbe Beschaffenheit wie die übrigen. Da das 1. Abdominalstigma bei *Donacia* ohne Zweifel beim Flug eine große Rolle spielt, so erklärt sich der eben erwähnte Unterschied als eine Folge des Verlustes der Flugfähigkeit bei *Macrolea*.

Es lassen sich also bei *Donacia* 4, bei *Macrolea* 3 Typen von Stigmen unterscheiden:

*Donacia*:

1. 2.—5. abdominales Stigma,
2. 1. abdominales Stigma,
3. 1. thoracales Stigma,
4. 2. thoracales Stigma.

*Macrolea*:

1. 1.—5. abdominales Stigma,
2. 1. thoracales Stigma,
3. 2. thoracales Stigma.

Die abdominalen Stigmen beider Gattungen, ebenso die entsprechenden Thoracalstigmen, weisen in ihrem Bau nur geringe Differenzen auf. Ich beschränke mich daher in der Hauptsache auf die Beschreibung der Stigmen von *Donacia*, von welcher Gattung ich zahlreiche Individuen erhalten konnte. Bemerkenswerte Abweichungen in der Beschaffenheit der Stigmen von *Macrolea* werden berücksichtigt.

Beim 1. Typus (Fig. 18) liegen die Stigmen nicht in gleicher Höhe mit der Körperhaut des Tieres, wie das gewöhnlich der Fall ist, sondern sie ragen ein wenig hervor. Das gilt auch vom 1. abdominalen Stigma. Es beginnt bei ihnen das Stigma mit dem Reusenapparat (*R*). Seine zahlreichen, starken, unverzweigten Borsten, die in verschiedenen Etagen übereinanderstehen und dadurch einen wirksamen Schutz gegen eindringende Fremdkörper liefern, sind leicht sichtbar.

Dicht unter ihm liegen die beiden Verschlusskegel (*GVk*, *KVl*), die durch den kräftigen Musculus constrictor (*Mc*) verbunden sind. Zeigten sich schon bei der Larve zwischen ihnen geringe Größenunterschiede, so ist bei der Imago die Reduktion des einen Kegels ganz bedeutend fortgeschritten. Der kleinere Kegel ist z. B. nach KRANCHER bei *Dytiscus marginalis* und *Panorpa communis* so weit rückgebildet, daß hier von einem Kegel kaum noch die Rede sein kann.

Auf der andern Seite ist der Verschlussbügel (*Vg*) nachweisbar, der als kräftige Chitinspange die eine Hälfte des Tracheenrohres umgibt. Er geht über in die Verschlusskegel und umgibt, indem er sich flächenartig verbreitert, die Kegel mit einem ziemlich festen Chitinmantel.

Die Basis der Kegel setzt sich fort als ein weichhäutiges Band, das Verschlussband (*Vd*). Ihm gegenüber springt direkt unterhalb des Verschlussbügels in das Lumen eine Chitinlamelle vor, so daß die eigentliche Stigmenöffnung nur einen schmalen Spalt darstellt. Werden durch den Reusenapparat gröbere Verunreinigungen ferngehalten, so wird der enge Spalt ein Eindringen feinerer Schmutz-

teilchen in die Trachee verhindern. Beim 2. Thoracalstigma wird sich zeigen, daß tatsächlich eine so feine Öffnung auch ohne besondern Reusenapparat imstande ist, die Funktion der Luftreinigung allein zu übernehmen.

Die Wirkung des Verschlusses liegt auf der Hand. Durch Kontraktion des Verschlusmuskels werden die Kegel das Band an den lamellenartigen Vorsprung drücken und den Verschuß herstellen. Beim Erschlaffen des Muskels geht der Verschußapparat durch die Elastizität des Verschußbügels wieder in seine gewöhnliche Lage zurück, das Stigma öffnet sich.

Geeignete Schnitte durch den Verschußapparat gestatten eine morphologische Deutung seiner einzelnen Teile. Die beiden Kegel, der lamellenartige Vorsprung und das Verschußband sind nach Fig. 19 Faltungen der Stigmengrube. Sind die Lamelle und das Band aufzufassen als Einfaltungen der Stigmengrube, so sind die Kegel Ausbuchtungen derselben. Lamelle und Kegel setzen sich nach außen fort in das Peritrem, das die Borsten des Reusenapparats trägt, während Lamelle und Band nach innen in die Trachee übergehen.

Die Muskeln an den Stigmenverschußapparaten und die querliegenden Segmentalmuskeln faßt SOLOWIOW als homologe Gebilde auf. Er weist dies nach an *Malacosoma neustria*. Dieser Anschauung möchte ich mich anschließen, weil mir der Öffnungsmuskel beim Larvalstigma von *Donacia* und *Macrolea* diese Ansicht zu bestätigen scheint. An einer ventral liegenden Stelle des Segments, von der aus 3 Muskeln nach verschiedenen Richtungen hin verstreichen, verläuft der eine direkt zum Stigma. Offenbar haben wir es hier mit einem ehemaligen transversalen Segmentalmuskel zu tun, der in den Dienst des Stigmenverschlusses getreten ist.

Analog dem eben beschriebenen Typus sind die abdominalen Stigmen von *Macrolea* gebaut (Fig. 20), wenn sie auch bei oberflächlicher Betrachtung ein ganz anderes Bild ergeben als die von *Donacia*. Der Grund hierfür liegt darin, daß sich das Peritrem auf der Seite des Verschußbügels weit nach den Kegeln zu übergeschlagen hat. Es ist daher an Totalpräparaten die Stigmenöffnung selten oder überhaupt nicht zu sehen. Der Eingang nach dem Innern hat sich seitlich verlagert. Die starke Beborstung des Reusenapparats bei *Donacia* hat bei *Macrolea* einem sehr feinen, dichten Haarfilz Platz gemacht, wie wir ihn auch am Körper des Tieres vorfinden. Außer der geringen Größe der Stigmen existieren

keine andern Unterschiede. Ich kann mich deshalb im Folgenden, was die beiden noch zu behandelnden Thoracalstigmen von *Macroplea* anbelangt, darauf beschränken, nur die Stigmen von *Donacia*, die mir bequem in größerer Zahl zugänglich war, zu beschreiben.

Das 1. Abdominalstigma (Fig. 21), das bei *Macroplea* den übrigen abdominalen Stigmen gleich ist, weist auch bei *Donacia* außer dem schon erwähnten Größenunterschied keine wesentliche Verschiedenheit von dem Chitinskelet der andern auf. Die geringen Abweichungen sind aus der Abbildung ersichtlich. Nur die Muskulatur des Verschlusapparats differiert von den übrigen. Außer dem *Musculus constrictor* treten hier noch 2 Muskeln auf. Sie inserieren beide je an einem Verschluskegel. Der am großen Kegel ansetzende Muskel verläuft dorsal und heftet sich an der Hypodermis des Tergits an, der vom kleinen Kegel ausgehende inseriert an der ventral-lateralen Seite des Thorax. Da alle 3 Muskeln in einer Ebene liegen, so läßt sich ihre Wirkung leicht erkennen. Während der *Musculus constrictor* wieder den Verschlus bewerkstelligt, dienen die beiden andern Muskeln dem Öffnen des Stigmas, indem sie bei ihrer Kontraktion die Kegel nach außen ziehen.

Ein von den bis jetzt behandelten Typen völlig abweichendes Verhalten zeigen die Thoracalstigmen. Als vermittelnde Formen zwischen einem der abdominalen und dem 2. thoracalen Stigma ist gewissermaßen das 1. Thoracalstigma anzusehen (Fig. 22). Es ist mir nicht möglich, auf die Beschreibung eines ähnlichen Stigmas zu verweisen. Das Auffälligste an ihm ist, daß das Peritrem und folglich auch der Reusenapparat auf der Seite der Verschluskegel geschwunden ist. Die Verschluskegel sind also an die Oberfläche gerückt. Die Funktion der Luftreinigung übernehmen die Borsten des übrigen Peritrens. Der die Borsten tragende Teil des Stigmas ragt, wie es der schematische Schnitt in Fig. 23 angibt, wieder ein wenig hervor, während die Kegel in gleicher Höhe mit der Intersegmentalhaut liegen.

Eine ganz wesentliche Abweichung von dem 1. abdominalen Stigma zeigt sich in der Muskulatur, weil beim 1. Thoracalstigma ein vom großen Verschluskegel ausgehender Öffnungsmuskel nicht vorhanden ist. Um so stärker sind dafür die am kleinen Kegel inserierenden Muskeln. Sie endigen nicht wie bei den abdominalen Stigmen an der äußern festen Cuticula, sondern an der Zwischenhaut. Zu diesem Zweck ist das um die Kegel liegende Stück der Intersegmentalhaut erhärtet und bildet eine Chitinplatte (Fig. 22 *Cp*).

Sie ist noch ziemlich weichhäutig in der Region des großen Kegels, nimmt aber an Festigkeit nach dem kleinen Kegel hin zu und geht schließlich in das gewölbte, stark chitinierte spitze Ende über. Hier endigen zum großen Teil die vom kleinen Kegel ausstrahlenden Muskelstränge, während einige Muskelbündel an der den äußersten Punkten der beiden Kegel ziemlich parallel laufenden Seite der Platte ihr Ende finden. Alle diese Muskeln dienen dem Öffnen, als Verschlussmuskel fungiert wieder der von Kegel zu Kegel verlaufende *Musculus constrictor*.

Beim 2. Thoracalstigma (Fig. 24) ist das Peritrem gänzlich geschwunden. Wir begegnen hier dem merkwürdigen Fall, daß ein Reusenapparat vollständig fehlt. Bei *Macroplea* und *Donacia* faßte ich schon in bezug auf die Ausbildung des Reusenapparats das 1. thoracale Stigma als eine Übergangsform zwischen einem der abdominalen und dem 2. thoracalen Stigma auf. Eine weitere, dem letzten Typus sehr nahestehende Form tritt uns im 2. Thoracalstigma von *Dytiscus marginalis* entgegen. Hier findet sich der Reusenapparat nur noch in ganz spärlichen Resten in Form weniger Borsten an einer bestimmten Stelle des Stigmas. Er kommt für die Luftreinigung sicher schon nicht mehr in Betracht. ALT, der die Stigmen von *Dytiscus* neuerdings untersuchte, erwähnt diese Borsten nicht.

Was dem 2. Thoracalstigma ein so eigenartiges Gepräge verleiht, ist das Fehlen der Verschlusskegel. Der Verschluss wird auf eine besondere Weise erreicht. Um die spaltförmige Stigmenöffnung legen sich 2 Chitinspangen (*Csp*), die an dem einen Pol des Spaltes durch weiches Chitin (*G*) gelenkig verbunden sind. Am andern Pol verbreitern sich die Ränder beider Spangen flächenartig und verwachsen zu einer Kappe (*K*), die an ihrer untern. proximalen Hälfte stark chitiniert ist, nach oben zu aber weichhäutig wird. Der die Kappe nach oben abschließende Teil, den man anzusehen hat als die direkte Verlängerung der Chitinspangen, die sich nur jenseits der Stigmenöffnung einander angelegt haben und verwachsen sind, hat sich eingesenkt (*C*).

An der untersten Spitze dieser Einsenkung inseriert ein Muskel (*M*), der fächerförmig nach dem untern Rand der Kappe verstreicht. Bei seiner Kontraktion nähert er den eingesenkten Teil der Kappe. Dadurch wird auf beide Spangen ein Zug nach dem Lumen des Stigmenspaltes zu ausgeübt und der Verschluss bewerkstelligt. Als Drehpunkte kommen in Betracht der obere weichhäutige Teil der

Kappe und das ihr gegenüberliegende, die beiden festen Spangen verbindende weiche Chitin (*G*).

Morphologisch sind die beiden Spangen, die KRANCHER die Lippen des Stigmas nennt, als Einfaltungen des Tracheenrohres anzusprechen, wie der schematisierte Schnitt in Fig. 25 leicht erkennen läßt. Sie sind daher homolog der Lamelle und dem Verschußband bei den abdominalen Stigmen. Von diesem Gesichtspunkte aus vermischt sich die scharfe Grenze von Stigmen mit und ohne Lippen, da ja dann Lamelle und Band nichts anderes sind als die Lippen des Stigmas. Diese führen bei allen beschriebenen Stigmen den Verschuß herbei, mögen sie durch Verschußkegel oder mit Hilfe des kappenförmigen Gebildes einander genähert werden. Das Vorhandensein oder das Fehlen des Reusenapparats spielt dabei keine Rolle.

*Atmung von Macrolea. Experimente.* Was man über die Lebensweise der Imago von *Macrolea* bis jetzt kannte, war, daß dieser Käfer von den Sammlern immer nur an dem im Wasser befindlichen Teile der Futterpflanze angetroffen wurde. Es stand jedoch keineswegs fest, ob das Tier nach Art anderer Wasserkäfer zeitweilig an die Wasseroberfläche käme, um atmosphärische Luft zur Atmung aufzunehmen. Dies klarzulegen stellte ich mir bei meinen Versuchen zunächst zur Aufgabe.

Zu diesem Zwecke brachte ich die Tiere unter Wasser. Bei ihrem hohen spezifischen Gewicht und ihrer Unfähigkeit zu schwimmen, sanken sie unter, und es war ihnen unmöglich, an die Oberfläche zu gelangen. Das Gefäß mit einem Deckel zu verschließen war daher unnötig. Die Tiere lebten 12—14 Tage. In Rücksicht auf die Länge der Zeit brauchte der Tod also nicht allein durch Luftmangel eingetreten zu sein. Ebenso wenig war anzunehmen, daß das Sauerstoffbedürfnis so minimal sein sollte, daß das Tier mit einmaliger Luftversorgung 14 Tage im Wasser aushielt. Kiemen, Darmatmung oder sonstige für die Atmung im Wasser in Betracht kommenden Organe schienen, wie bei der Larve, vollständig zu fehlen. Daß eine Sauerstoffversorgung nötig war, eine intramolekulare Atmung also nicht vorlag, lehrte ein zweiter Versuch in ausgekochtem Wasser, in dem die Tiere nach 24 Stunden zugrunde gingen. Eine solange Lebensdauer in sauerstoffarmem Wasser findet man bei den Insecten sehr selten. Nach NIGMANN lebt z. B. der zu den Wasser-schmetterlingen gehörige *Acentropus niveus* OLIV. nur 2 Stunden, die Wasserwanze *Nepa cinerea* nur  $\frac{1}{2}$  Stunde (nach DOGS) im sauerstoffarmen Wasser.

Wie die Atmung vor sich geht, läßt sich aus den beiden Versuchen noch nicht erkennen. Sie zeigen aber zunächst die überraschend große Lebenszähigkeit dieser Käfer. Wir erfahren weiter, daß ein Bedürfnis nach Sauerstoff vorhanden ist. Dieser muß auf irgendeine Weise dem Tier unter Wasser zugeführt werden, da die Experimente ferner lehrten, daß die Käfer nicht fähig sind, an die Wasseroberfläche zu gelangen. Die einzige Möglichkeit, dieses Ziel etwa durch Emporklettern an der Pflanze zu erreichen, wird dadurch vereitelt, daß *Zostera* und *Potamogeton* nicht ganz bis zum Wasserspiegel reichen.

Zum Vergleich mit *Macrolea* stellte ich die obigen Experimente auch mit *Donacia* an. In Leitungswasser vermochten die Tiere durchschnittlich 30 Stunden auszuhalten. Die verschiedenen Arten zeigen in ihrer Fähigkeit, unter Wasser zu verweilen, ziemliche Abweichungen. Das Minimum beträgt 26 Stunden (*Don. semicuprea* PANZ.). Die Lebensfähigkeit unter Wasser ist in den einzelnen Monaten ungleich. Die vorliegenden Zahlen beziehen sich auf Versuche, die ich im Juni ausführte. In den spätern Monaten büßen die Tiere an Widerstandsfähigkeit ein und können oft nur noch den dritten Teil der angegebenen Zeit im Wasser ausharren. Im sauerstoffarmen Wasser starben die Tiere nach ca. 4 Stunden.

Obwohl *Donacia* ein Landleben führt, ist sie doch imstande länger unter Wasser zu verweilen als mancher typische Wasserbewohner, z. B. *Nepa cinerea*. Diese Tatsache darf uns nicht wundernehmen. Bei dem Aufenthalt an den Wasserpflanzen wird der Käfer oft die Bekanntschaft mit dem Wasser machen müssen, sei es, daß er bei einem plötzlichen, heftigen Windstoß oder dgl. auf das Wasser geworfen wird, sei es bei der Eiablage, die ja bei der Mehrzahl der Arten unter Wasser vor sich geht. Es müssen sich daher Einrichtungen finden, die es dem Tier ermöglichen, sich von der Wasseroberfläche zu erheben, und die ein längeres Verweilen unter Wasser ohne Schädigung des Tieres gestatten. Beides wird erreicht durch die Beborstung. Taucht man ein Tier unter Wasser, so bleibt zwischen den Borsten Luft hängen, und den Körper umgibt eine dicke, silberglänzende Luftschicht. Der Käfer kann daher nicht im Wasser versinken. Klettert er zur Eiablage an dem Stengel der Pflanze in die Tiefe, so dient ihm die Luftschicht als Reservoir für die Atemluft.

Wenden wir uns nun wieder zu *Macrolea*. Da sich aus den beiden ersten Versuchen ergab, daß eine Atmung des Käfers unter

Wasser erfolgt, so bemühte ich mich, die Art und Weise der Respiration durch weitere Experimente festzustellen. Ich brachte die Tiere in Ostseewasser, nachdem ich den Boden des Aquariums mit Seesand bestreut und noch einige Futterpflanzen eingesetzt hatte. Unter diesen Bedingungen, die den natürlichen Verhältnissen ziemlich nahe kommen, lebten die Tiere monatelang. Es lag nun nahe anzunehmen, daß der Käfer, analog seiner Larve, das zur Atmung nötige Gas der Futterpflanze entnimmt. Diese Vermutung bestätigte sich. Eines Tages, als die Sonne das am Fenster stehende Aquarium beschien und die Pflanze daher gut assimilierte, fiel mir auf, wie einige Tiere, entgegen ihrem sonst so trägen Charakter, geschäftig im Glas umherliefen. Andere verhielten sich wie gewöhnlich ruhig an der Pflanze, führten aber mit den Fühlern lebhaft rhythmische Bewegungen aus. Bei näherem Zusehen mit der Lupe fand ich nun, daß jedes der stillsitzenden Tiere sich an einer Stelle der Pflanze befand, wo sich Gasbläschen bildeten. Die Käfer fingen mit den Fühlern geschickt eins der Gaskügelchen auf. Manchmal lösten sie auch mit den Beinen ein an der Pflanze haftendes Bläschen ab, das an den Tarsen hängen blieb und an die Antennen gebracht wurde. Zu meiner großen Überraschung verschwanden nun alle diese an die Fühler gebrachten Sauerstoffblasen. Es hatte den Anschein, als ob sie in den Fühler eingesogen würden. Die Beobachtung machte ich später noch sehr oft. Assimiliert die Pflanze wenig oder überhaupt nicht, so hilft sich der Käfer dadurch, daß er die Stengel oder Blätter anbeißt. Er verletzt die Interzellularräume der Pflanze, der das Sauerstoffgas entströmt. Dieses wird von den Antennen aufgenommen. Unter dem Hohlschliff bemerkte ich auch einige Male ein Verschwinden des Gases am Kopf. Bei normalen Verhältnissen, wenn der Käfer im Wasser an der Pflanze sitzt, habe ich jedoch diese Beobachtung selten gemacht.

Augenscheinlich spielen also die Antennen für die Atmung eine Rolle, da sie fähig sind, den von der Pflanze produzierten Sauerstoff aufzunehmen. Um mir Klarheit zu verschaffen, stellte ich folgenden Versuch an: In ein Glas mit *Zanichellia* setzte ich einige normale Tiere, 4, denen ich beide Fühler, 3, denen ich nur einen Fühler amputiert hatte. Indem ich dafür sorgte, daß die Pflanze nicht bis zur Wasseroberfläche reichte, verhinderte ich die Käfer mit der atmosphärischen Luft in Verbindung zu treten. Der Erfolg war, daß nach 4 Tagen sämtliche Tiere ohne Fühler tot waren, ebenso 2 mit einem Fühler. Am 5. Tage ging noch der 3. Käfer mit einem

Fühler zugrunde. Die unversehrten Tiere blieben noch wochenlang am Leben. Diesen Versuch wiederholte ich noch einige Male mit demselben Resultat.

Mußte man zunächst vermuten, daß der Tod als Folge des operativen Eingriffes anzusehen sei, so wurde diese Annahme durch nachstehenden Versuch hinfällig: In eine Glasschale, die mit feuchtem Fließpapier beschickt war, brachte ich je 3 Exemplare mit und ohne Fühler. Die Tiere befanden sich also in feuchter Luft, die Atmung erfolgte natürlich mit den offenen Stigmen. Vor dem Austrocknen waren die Tiere durch das feuchte Fließpapier geschützt. Der Erfolg war, daß die Käfer der Reihe nach erst am 13.—15. Tag eingingen, also 3—4mal solange lebten wie in Wasser. Sonderbarerweise waren die unbeschädigten Exemplare schon eher gestorben. Dieser Versuch beweist, daß die amputierten Tiere in Wasser nicht an der Verwundung zugrunde gingen. Ich verweise auch auf eine Arbeit von NAGEL (l. c., p. 36): „Die Folge der Operation [von Antennen] ist niemals ein depressorischer Zustand, sondern ein Zustand abnormer Aufregung. Auch dieser ist meist mehr Folge der mit der Operation verknüpften unangenehmen Situation für das Tier, und mit Vermeidung dieser, also wenn man mit raschem Schnitt operiert, lässt sich oft das Erregungsstadium auf ein Minimum beschränken.“ Dieselbe Beobachtung machte ich auch an *Don. versicolorea*. Nach der Entfernung der Antennen hielt ich den Käfer noch wochenlang lebend. Der Tod trat erst dann ein, als auch die unverletzten in demselben Gefäß sich aufhaltenden Tiere eingingen.

Aus den Versuchen ging hervor, daß die Antennen beim Atmungsprozeß beteiligt sind. Es war deshalb nötig, die Fühler von *Macrolea* näher zu untersuchen. Diese interessieren uns in erster Linie. Es scheint jedoch angebracht, zum Vergleich auch die entsprechenden Organe bei *Donacia* zu berücksichtigen.

Bau der Antennen von *Macrolea* (und *Donacia*). Wasserbewohnende Insecten haben im allgemeinen wenig ausgebildete Antennen. Ich erinnere nur an die Wasserwanzen, deren Fühler oft sehr kurz sind und ganz verborgen liegen, wie es z. B. der Fall ist bei *Notonecta*, *Corixa*, *Nepa*, *Ranatra*, *Belostoma* u. a. Die zum Teil im Wasser lebenden Parniden und Gyriniden besitzen ebenfalls kurze Fühler. Lange Antennen scheinen den Tieren hinderlich zu sein. Anders verhält sich *Macrolea*. Sie besitzt, genau wie *Donacia*, wohl ausgebildete, lange Fühler, die auch im Wasser frei vorgestreckt sind. Wie bei *Donacia* lassen sich 11 walzenförmige Glieder nach-

weisen. Die 3 basalen Glieder sind kleiner als die übrigen 8, die bei ziemlich gleicher Größe nach der Spitze hin an Länge etwas zunehmen. Die Antennen beider Gattungen sind dunkel pigmentiert und undurchsichtig. Sie gestatten daher leider keine Untersuchung am lebenden Material.

Bevor ich auf die Gebilde am Fühler etwas näher eingehe, will ich erwähnen, daß seine Chitinwand nicht einheitlich ist. Es lassen sich vielmehr 2 scharf getrennte Schichten unterscheiden, von denen die nach außen zu gelegene dunkel gefärbt und ziemlich hart ist, die innere hell und weich erscheint. Die dunkle Farbe der äußeren Schicht, die bei *Donacia* dicker und spröder ist als bei *Macrolea*, zerstörte ich mit konzentrierter heißer Kalilauge oder, was schneller wirkte, mit Chlordämpfen (Kaliumchlorat + Säure). Auf die helle Schicht wirken manche Reagentien gut ein. So färbt sie sich intensiv bei Behandlung mit Eisenhämatoxylin und gewöhnlichem Hämatoxylin (DELAFIELD). Boraxkarmin dagegen bringt keine Färbung hervor.

Der auffälligste Unterschied an den Antennen von *Macrolea* und *Donacia* ist die Bekleidung. Bei *Macrolea* findet sich ein dichter Haarfilz und Porenkanäle (Fig. 27 *Hf*, *Pk*), bei *Donacia* kleine Borsten und Schuppen (Fig. 26). Beide Gattungen besitzen auch gemeinsame Bildungen, nämlich große Borsten (*GB*) und kleine Chitinstifte (Fig. 26, 27, 28 *Cst*). Die letztern finden sich bei *Macrolea* in weitaus größerer Zahl. Ich schätze sie für einen Fühler auf 10000, während *Donacia* nur etwa den zehnten Teil davon besitzt. Die großen Borsten sind bei beiden Gattungen viel seltner. *Donacia* hat an einem Fühler ca. 300, *Macrolea* hat deren 200. Sie stehen am Ende eines jeden Fühlergliedes dichter. Nach der Basis der Antennen zu werden sie häufiger.

Die großen Borsten stehen in einer geringen Einsenkung des Integuments und sitzen hier einem dunkel pigmentierten Chitining auf, der das Ende des Porenkanals umgibt. Der Kanal führt als ein feiner Gang nach dem Innern des Fühlers. Oft liegt er radiär, manchmal verläuft er schräg nach innen. Hieran anschließend möchte ich die nur den Antennen der Gattung *Donacia* zukommenden kleinen, sehr zahlreichen Borsten erwähnen, die dasselbe Verhalten zeigen wie die großen Borsten (Fig. 26, 28 *KB*).

Beiden Gattungen gemeinsam waren die Chitinstiftchen (Fig. 29). Sie sitzen auf zylindrischen, stets radiär angeordneten Porenkanälen, deren Wandungen aus dunklem Chitin bestehen, so daß sie in der

hellen Chitinschicht auf Schnitten sehr gut sichtbar sind. In der Zone des Chitins erweitert sich das Lumen der Kanäle etwas, wodurch sie ein keulenförmiges Aussehen erhalten. Sie tragen je ein gerades, massives Stiftchen von durchsichtigem, blaßgelblichem Chitin. Die Stifte ragen nur wenig über die Fühleroberfläche hervor. Nach innen zu erstrecken sie sich ein Stück in das Lumen des Kanals, wo der nervöse Endapparat herantritt. Mit den Nervenendigungen habe ich mich nicht befaßt, da die Antennen dieser Gattungen wegen ihrer geringen Größe und starken Chitinisierung ein zu ungünstiges Objekt für derartige Untersuchungen bieten.

Kleine Borsten wie bei *Donacia* finden sich an den Antennen von *Macrolea* nicht (s. oben). An ihre Stelle treten helle runde Flecken, deren Natur wir auf Querschnitten am besten ergründen (Fig. 30). Ein ziemlich breiter, radiärer Kanal ist von einer Platte überdacht, die dieselbe Beschaffenheit zeigt wie die distale dunkle Chitinschicht der Fühler. Mit VOM RATH, der ähnliche Gebilde an den Antennen von Hymenopteren und Coleopteren gefunden hat, möchte ich die Kanäle Membrankanäle nennen. Bei Behandlung mit Karmin erscheint der Kanal gleichmäßig blaßrot. Irgendwelche Zellfortsätze in seinem Lumen sind nicht nachweisbar.

Es liegt nahe, die kleinen Borsten von *Donacia* und die Membrankanäle von *Macrolea* zu vergleichen. Da *Donacia* als die ursprünglichere Form zu gelten hat, so ist man zu dem Schluß berechtigt, die Membran als modifizierte Borste zu betrachten. Forscher, wie SCHIEMENZ, FOREL, VOM RATH, die sich speziell mit den Antennen der Insecten beschäftigt haben, sind in der Tat zu der Ansicht gelangt, daß die Membrankanäle auf Haargebilde zurückzuführen sind. In einer Arbeit über die Hautsinnesorgane der Insecten schreibt VOM RATH (p. 415): „Man könne denselben (Membranal) in der Weise entstanden denken, daß das Haargebilde rudimentär geworden ist und nur die Papille zurückgeblieben ist“.

Der Körper von *Macrolea* ist, abgesehen von der Rückendecke, den Flügeln und den Beinen, von einem dichten Haarfilz bedeckt. An der Insertionsstelle der Antennen am Kopf erleidet er eine Unterbrechung. *Donacia* läßt einen Haarfilz vermissen. Sie zeigt nur kurze Schuppen, die mit breiter Basis ansetzen (Fig. 26, 28). Ein Filzhaar dagegen ist ein schlankes, elastisches Chitingebilde, das ganz den Eindruck einer feinen Borste macht. Man sucht jedoch vergeblich nach dem zu dieser scheinbaren Borste gehörigen Porenkanal. Ein Filzhaar ist eine rein cuticulare Bildung und ist daher der Schuppe von

*Donacia* homolog. Es ist nichts anderes als eine in die Länge gezogene Schuppe. Erscheint in diesem Fall der Unterschied zwischen den beiden Gebilden bedeutend, so lassen sich bei den Raupen der Lepidopteren alle Stufen von der typischen Schuppe bis zum scheinbaren Haar verfolgen. Die große Vermehrung, die bei *Macrolea* die Filzhaare gegenüber der geringen Zahl der Schuppen von *Donacia* erlitten haben, nimmt nicht wunder, da z. B. auch die Chitinstiftchen von *Macrolea* in weitaus größerer Zahl vorhanden sind wie bei *Donacia*.

Entsprechende Gebilde an den Antennen der beiden Gattungen sind demnach:

<i>Macrolea</i> :	<i>Donacia</i> :
große Borsten,	große Borsten,
Chitinstiftchen.	Chitinstiftchen,
Membrankanäle,	kleine Borsten,
Haarfilz.	Schuppen.

In den Antennen beider Gattungen lassen sich 2 dünne, unverzweigte Tracheenstämme (Fig. 31 *T*) nachweisen. Ferner verläuft in ihnen ein kräftiger Nervenstrang (*N*) und ein Gefäß (*Gf*). Erschwerend für die Untersuchung war wieder die Undurchsichtigkeit der Fühler. Am lebenden Tier ließ sich also keine Beobachtung anstellen. Ich konnte nur auf Schnitten (am besten an Querschnitten) den Gefäßschlauch verfolgen. Danach liegt er inmitten eines den Fühler in der Längsrichtung durchziehenden Raumes, verbunden mit der Hypodermis durch Septen, die von seiner Wand nach verschiedenen Seiten ausstrahlen. Dieser Raum erscheint auf Schnitten manchmal hohl, manchmal ist er mit einer homogenen Masse angefüllt, je nachdem man die dem lebenden Tiere amputierten Antennen erst nach einiger Zeit (in der das im Fühler befindliche Blut austreten konnte) oder sofort in die Fixierungsflüssigkeit (Pikrinschwefelsäure) gebracht hatte. In der Wand des Gefäßes sind große, längliche Kerne zu erkennen. In dem am distalen Ende offenen Gefäß dürfte das Blut in der Hauptsache zur Spitze des Fühlers gelangen. Seinen Rückweg wird es in dem das Gefäß umgebenden Blutraum nehmen. Ob es sich bei den Septen um kontraktile Elemente handelt, die für die Bewegung des Blutes eine Rolle spielen, oder ob sie nur dazu dienen, den Herzschnlauch in seiner Lage zu erhalten, läßt sich nicht entscheiden. Bemerkenswert ist die reiche Blutströmung in den Antennen. Beim Abschneiden eines Fühler-

teiles treten sofort kleine helle Blutstropfen aus. Nach Analogie mit den in den Antennen einiger Orthopteren nachgewiesenen Blutgefäßstämmen dürfte bei *Macroplea* und *Donacia* der eigentlich pulsierende Apparat im Kopf zu suchen sein, wie es PAWLOWA an der gemeinen Küchenschabe (*Periplaneta orientalis*), an der kleinen Schabe (*Phyllodromia germanica*), an *Locusta viridissima* und *cantans* und noch einigen anderen Orthopteren am lebenden Objekt beobachten konnte. Es wollte mir jedoch nicht gelingen, den Apparat im Kopfe nachzuweisen.

Physiologische Bedeutung der Antennen von *Macroplea*. Aus obigen Versuchen ergab sich, daß der von der Pflanze entwickelte Sauerstoff fast ausschließlich von den Antennen aufgenommen wird. Diese Fähigkeit der äußern Gasaufnahme wird sicher bewirkt durch den feinen, goldglänzenden Haarfilz. Dabei erfolgt ein Aufrichten der Filzhaare. Direkt beobachten konnte ich das nicht, es scheint mir jedoch aus dem optischen Verhalten hervorzugehen. Die Beweglichkeit der Filzhaare ist keine willkürliche, sondern eine rein mechanische, die nur bedingt ist durch die Anwesenheit größerer oder kleinerer Gasmengen. Es müssen sich also Bläschen jedes beliebigen Gases in dem Haarfilz verteilen. Das Experiment bewies, daß dem so war. Kohlensäure- und Schwefelwasserstoffbläschen verschwanden, an die Antennen gebracht, nach kurzer Zeit. Natürlich verteilen sich auch den Antennen künstlich angeheftete Luftbläschen. Zu diesem Versuch, der sich wegen seiner Einfachheit gut zur Demonstration eignet, ist nur eine zur feinen Spitze ausgezogene Pipette nötig, der durch einen Druck auf den Gummi die Luftbläschen entströmen. Jetzt wird verständlich, warum *Macroplea* in gewöhnlichem Wasser solange lebt. Es ist nicht zu vermeiden, daß sich in einem Gefäß mit Wasser, auch wenn dieses schon abgestanden ist, im Wasser gelöste Luft in Bläschenform abscheidet und sich an der Glaswand absetzt. Diese Luft nimmt natürlich der Käfer auf. Er lebt daher bei seinem geringen Sauerstoffbedürfnis sehr lange. Da an der Ansatzstelle der Antennen am Kopf der Haarfilz eine Unterbrechung erleidet, so kann die mit den Fühlern aufgenommene Luft nicht auf den übrigen Körper überströmen.

Es bleibt daher nur die eine Möglichkeit, daß, so sonderbar es klingen mag, die Fühler anzusehen sind als die Organe, an denen ein Gasaustausch stattfindet. Eine derartige Atmung kann auf zweierlei Weise zustande kommen: entweder es legen sich fein ver-

zweigte Tracheen in großer Zahl der äußern Haut an, oder das Blut, das unter dem Integument hinfließt, bewirkt die Gasübertragung. Bei *Macroplea* kommt nur der letztere Fall in Frage, da die beiden im Fühler verlaufenden Tracheenstämme keinerlei feine Verästelung aufweisen. In den Antennen circuliert, wie oben gesagt, ein kräftiger Blutstrom infolge des in ihnen verlaufenden Gefäßes. Für den eigentlichen Ort des Atmungsvorganges halte ich die jeden einzelnen Membrankanal überdeckende sehr dünne Chitinschicht, die besonders geeignet ist, den Sauerstoff dem Blut der Antennen zu übermitteln.

Die Rolle, die die eigentlichen Respirationsorgane, die Stigmen und Tracheen, spielen, ist sehr gering. Normalerweise dürften sie nicht funktionieren. Daß sie unter besondern Umständen die Atmung übernehmen können, beweist das Experiment in feuchter Luft (S. 148).

Spielen die Antennen noch eine andere Rolle für die Atmung? Am nächsten liegt die Annahme, daß sie die Gasprüfung übernehmen. Vergegenwärtigt man sich, daß durch die mechanische Gasaufnahme des Haarfilzes das Tier gezwungen wäre, alle möglichen vom Meeresgrund aufsteigenden Gase (Methan, Schwefelwasserstoff usw.), die an der Futterpflanze des Käfers hängen bleiben, aufzunehmen, so muß man vermuten, daß Organe vorhanden sind, die das Tier vor schädlich wirkenden Gasen schützen. Ich beobachtete daher das Benehmen der Käfer, wenn ich Schwefelwasserstoff an die Antennen brachte. Sie bewegten die Fühler lebhaft auf und nieder, was sie immer zu tun pflegen, wenn sie sich in Aufregung befinden. Die Mehrzahl der Tiere verließen nach kurzer Zeit ihren Platz, wanderten an eine andere, weiter abgelegene Stelle derselben Pflanze oder ließen sich zu Boden fallen, um eine neue Pflanze aufzusuchen. Der Käfer nimmt augenscheinlich die ihm schädlichen Gase wahr und geht ihnen aus dem Weg durch Auswandern an einen andern Ort. Das Verhalten einiger Tiere stellte allerdings eine derartige Wahrnehmung von Schwefelwasserstoff in Frage, da sie erst ihren Ort änderten, nachdem die Antennen wiederholt mit einem Gasbläschen behangen worden waren. Es war daher nicht zu entscheiden, ob das Tier den Platz verließ, um dem Gas auszuweichen, oder um sich vor den Störungen zu schützen, die ihm durch die Manipulationen beim Anheften der Bläschen an die Fühler bereitet wurden.

Das Experiment läßt uns in diesem Falle einigermaßen im Stich. Trotzdem halte ich eine Geruchsempfindung für sehr wahrscheinlich, weil uns in den Chitinstiftchen Organe entgegentreten,

die für eine Prüfung des Gases geeignet sind. Derartige Stiftchen sind von jeher von den Forschern als Sinnesstiftchen, speziell Geruchsorgane, angesprochen worden. Auch bei diesen beiden Gattungen dürfte es sich um nichts anderes handeln. Dafür sprechen noch folgende Umstände: Das Chitin der Stifte ist blaß und durchsichtig. Es ist daher chemischen Einflüssen besonders gut zugänglich. Die Stifte werden von dem Haarfilz weit überragt, sie kommen also für eine Tastempfindung nicht in Betracht. Sie finden sich ferner bei *Macroplea* in weitaus größerer Zahl wie bei *Donacia*. Die Annahme, daß die Fühler dem Aufsuchen der Gasblächen an der Pflanze dienen, halte ich für sehr unwahrscheinlich, da mir dies durch die Versuche widerlegt zu sein scheint.

Fassen wir die wichtigsten Ergebnisse noch einmal kurz zusammen, so ist Folgendes zu sagen:

Die an den Wurzeln, Rhizomen und zwischen den Blattscheiden am basalen Teile des Stengels lebenden Larven benutzen als Nahrung den Saft ihrer Futterpflanze, der ihr infolge der Verletzung beim Anbeißen durch die Tiere entströmt. Die von mir untersuchten Arten von *Donacia* sind fast ausnahmslos monophag.

Zur vollständigen Ausbildung brauchen die Larven 3 Monate. Sie machen in dieser Zeit 6 Häutungen durch.

Die gewöhnlichen Stigmen sind bis zur vorletzten Häutung kollabiert, ihnen fehlt auch der Reusen- und Verschlußapparat. Erst mit der letzten Häutung haben diese Stigmen, deren Bau auf S. 122 bis 124 beschrieben ist, ihre definitive Form erreicht.

Auch beim letzten Stigma, einschließlich dem Häkchen, gehen mit den verschiedenen Häutungen Veränderungen vor sich. Die dabei besonders starke Umbildungen erleidenden Teile sind der Trichter, das anschließende, stark chitinisierte Tracheenrohr und die Zwischenwand des Häkchens, die bei jungen Tieren vollständig fehlt und mit den verschiedenen Larvalstadien schrittweise an Ausbildung zunimmt.

Das Häkchenstigma und das Häkchen (vgl. S. 124—129) sind, wie auf S. 130—133 nachgewiesen wurde, aufzufassen als ein modifiziertes Stigma einer alten Larve.

Die Atmung geschieht nach den anatomischen Befunden — erfolgreiche Experimente am lebenden Objekt ließen sich nicht anstellen — vermittelt des Häkchenstigmas, dessen Verschlußapparat

durch das Ligamentum tendinosum mit dem Tragapparat in unmittelbarer Verbindung steht. Eine direkte Luftzufuhr durch das Häkchen ist ausgeschlossen.

Bei *Donacia* lassen sich 4, bei *Macrolea* 3 Typen von Stigmen unterscheiden. Die Abweichungen in den verschiedenen Stigmenformen beruhen in der Art der Stigmenmuskulatur und auf dem Vorhandensein oder Fehlen des Verschlussapparats und der Verschlusskegel. Morphologisch lassen sich die verschiedenen Typen auf dieselbe Form zurückführen.

*Macrolea* lebt als Imago dauernd im Wasser. Sie benutzt zur Atmung keine atmosphärische Luft (s. Experimente), sondern entnimmt das zur Atmung nötige Gas der Pflanze. Die Gasaufnahme geschieht mittels des an den Antennen sich befindenden Haarfilzes.

Für eine Prüfung des Gases kommen die Chitinstiftchen in Betracht.

Die Gasaufnahme findet, wie aus den Experimenten folgt, an dem Fühler statt, der von einem Blutgefäß durchzogen ist.

Der eigentliche Ort des Gaswechsels sind die Membrankanäle resp. die sie überdeckende dünne Chitinschicht.

Zum Schluß sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. G. W. MÜLLER, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für sein freundliches Interesse an meiner Arbeit, für seine zahlreichen, nützlichen Ratschläge wie überhaupt für alle Förderung, die ich in meinen Studien bei ihm gefunden habe.

Ferner bin ich zu großem Dank verpflichtet dem ehemaligen leider so früh verstorbenen Assistenten des Zoologischen Instituts, Herrn Dr. R. STREIFF, Riga, für die wertvolle Unterstützung, die er mir zuteil werden ließ.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- AHRENS, AUG., Beiträge zu einer Monographie der Rohrkäfer, bearbeitet von FRIED. GERMAR, in: Neue Schrift. naturf. Ges. Halle, Vol. 1, Heft 3, 1810, p. 9.
- ALT, W., Ueber den Bau der Stigmen von *Dytiscus marginalis* L., in: Zool. Anz., Vol. 36, 1909, p. 793.
- BØVING, G., Bidrag til Kundskaben om Donaciin-Lavernes Naturhistorie, København 1906 (Diss.).
- BRAUER, A., Die Süßwasserfauna Deutschlands. Heft 3 u. 4. Coleoptera. Bearbeitet von ED. REITTER, 1909, p. 212.
- DEWITZ, H., Entnehmen die Larven der Donacien vermittelst Stigmen oder Atemröhren den Lufträumen der Pflanze die sauerstoffhaltige Luft?, in: Berlin. entomol. Ztschr., Vol. 32, 1888.
- DOGS, W., Metamorphose der Respirationsorgane bei *Nepa cinerea*, in: Mitt. naturw. Ver. Neuvorpommern Rügen, Jg. 40, 1908, p. 49 (Diss. Greifswald).
- ELDITT, Ueber *Haemonia equiseti* F., in: Schrift. physik. Ges. Königsberg, Jg. 2, 1862, p. 11.
- GERMAR, FRIED., Nachträge zu AHRENS, Monographie der Rohrkäfer, in: Neue Schrift. naturf. Ges. Halle, Vol. 1, Heft 4, 1811, p. 34, 35, 45.
- HEEGER, E., Naturgeschichte der *Haemonia equiseti* FAB., in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Jg. 1853, p. 940.
- , Beiträge zur Naturgeschichte der Insekten, *ibid.*, Jg. 1851, p. 38—41.
- KOELLIKER, A., *Observationes de prima insectorum genesi*. Diss. inaug. Turici, 1842.
- KRANCHER, O., Der Bau der Stigmen bei den Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 35, 1880, p. 555.
- KUNZE, GUST., Entomologische Fragmente, in: Neue Schrift. naturf. Ges. Halle, Vol. 2, Heft 4, 1818, p. 51.

- LACORDAIRE, M., Bemerkungen über die Larve der *Haemonia Gyllenhalii* LAC., in: Entomol. Ztg. Stettin, Jg. 12, 1851, p. 263.
- LANDOIS, H. u. W. THELEN, Der Tracheenverschluß bei den Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 17, 1867, p. 187—214.
- MIALL, L. C., The natural history of aquatic insects, London 1895, p. 93.
- MÜLLER, G. W., Ueber einige in Wasser lebende Schmetterlingsraupen Brasiliens, in: Arch. Naturg., Jg. 50, Bd. 1, 1884, p. 200.
- MULSANT, Note pour servir à l'histoire des *Donacies*, in: Ann. Soc. Linn. Lyon, 1845—1846.
- NAGEL, W., Die niederen Sinne der Insekten, (Diss.) Tübingen 1892, p. 36.
- NIGMANN, M., Anatomie und Biologie von *Acentropus niveus* OLIV., in: Zool. Jahrb., Vol. 26, Anat., 1908, p. 49 (Diss. Greifswald).
- PAWLOWA, M., Ueber ampullenartige Blutcirculationsorgane im Kopfe verschiedener Orthopteren, in: Zool. Anz., Jg. 18, 1895, p. 713.
- PERRIS, Histoire des métamorphoses de la *Donacia sagittariae*, in: Ann. Soc. entomol. France (2), Vol. 4, 1848, p. 45.
- REDTENBACHER, LUD., Fauna Austriaca. Die Käfer. Wien 1858, p. 879—883.
- SCHMIDT-SCHWEDT, Ueber die Atmung der Larven und Puppen von *Donacia crassipes*, in: Berlin. entomol. Ztschr., Vol. 31, 1887.
- , Noch einmal über die Atmung der Larven von *Donacia crassipes*, *ibid.*, Vol. 33, 1889.
- V. SIEBOLD, C., Ueber die Lebensweise der *Donacia linearis*, in: Amtl. Ber. 34. Vers. deutsch. Naturf. Aerzte (Karlsruhe), 1859, p. 211.
- SOLOWIOW, P., Zum Bau des Verschlussapparates der Stigmen bei den Insekten, in: Zool. Anz., Vol. 36, 1909, p. 708, 710.
- VOM RATH, O., Ueber die Hautsinnesorgane der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 46, 1888, p. 415.
-

### Erklärung der Abbildungen.

<i>AA</i> äußere Schicht der Außenwand	<i>Lt</i> Ligamentum tendinosum
<i>Aw</i> Außenwand	<i>M</i> Muskel
<i>C</i> Einsenkung	<i>Mc</i> Musculus constrictor
<i>Ca</i> Chitinästchen	<i>Mtr</i> Musculus transversus
<i>Cu</i> Chitinnadel	<i>MV</i> Musculus Versoni
<i>Cp</i> Chitinplatte	<i>Mw</i> Mittelwand
<i>Csp</i> Chitinspange	<i>N</i> Nervenstrang
<i>Cst</i> Chitinstiftchen	<i>P</i> Peritrem
<i>Cstb</i> Chitinstab	<i>Pk</i> Porenkanal
<i>DC</i> dunkle Chitinschicht	<i>R</i> Reusenapparat
<i>DM</i> dorsale Muskulatur	<i>RS</i> radiäre Streifungen
<i>G</i> Gelenkige Verbindung	<i>Sg</i> Stigmengang
<i>Gf</i> Gefäßschlauch	<i>Sr</i> Stigmenring
<i>GB</i> große Borste	<i>Sp</i> Stigmenplatte
<i>GVk</i> großer Verschußkegel <sup>1)</sup>	<i>ST</i> stark chitiniertes Tracheenrohr
<i>H</i> Häkchen	<i>T</i> typische Trachee
<i>Ha</i> Hebelarm	<i>Tr</i> Trichter
<i>HC</i> helle Chitinschicht	<i>Tw</i> Trichterwand
<i>Hd</i> langgestreckte Hypodermiszelle	<i>V</i> Verschußapparat
<i>Hf</i> Haarfilz	<i>Vd</i> u. <i>Vb</i> Verschußband
<i>IA</i> innere Schicht der Außenwand	<i>Vg</i> Verschußbügel
<i>K</i> Kappe	<i>Vh</i> Vorhof
<i>Kb</i> Körperhaut	<i>VM</i> ventrale Muskulatur
<i>KB</i> kleine Borste	<i>WC</i> weiches Chitin
<i>KVk</i> kleiner Verschußkegel <sup>1)</sup>	<i>Zw</i> Zwischenwand
<i>L</i> Lamellen	

1) In Fig. 1 muß für *KVk* *GVk* stehen.

## Tafel 1.

Fig. 1. Längsschnitt durch das Stigma einer erwachsenen Larve von *Donacia aquatica* K. 350 : 1.

Fig. 2. Ausgebildetes Larvalstigma von *Macrolea mut.* 350 : 1.

Fig. 3. Schnitt senkrecht zur Achse der Trachee durch den Verschlußapparat eines Larvalstigmas. 350 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch die distale Spitze des Häkchens. 350 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die distale Hälfte des Häkchens. 350 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch die Mitte des Häkchens. 350 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch das Häkchen nahe der Basis. 175 : 1.

Fig. 8. Teil eines Frontalschnittes durch das Häkchen in der Region der Zwischenwand. 350 : 1.

Fig. 9, 10, 11. Querschnitte durch das Häkchen nahe der Basis. 11 liegt zwischen 7 und 9. 175 : 1.

Fig. 12. Frontalschnitt durch die Mittelwand. 700 : 1.

Fig. 13. Schnitt durch den Stigmengang des Häkchenstigmas. 110 : 1.

Fig. 14. Frontalschnitt durch den Trichter. (Die punktierte Linie deutet das bis zum Verschluß reichende, nicht in der Schnittebene gelegene Tracheenrohr an.) 150 : 1.

Fig. 15. Totalansicht des Verschlußapparats vom Häkchenstigma. 180 : 1.

Fig. 16. Schnitt durch den Verschlußapparat des Häkchenstigmas. (Die durch Punkte angedeuteten Muskeln liegen nicht ganz in der Schnittebene.) 175 : 1.

## Tafel 2.

Fig. 17. Nach Schnitten und Totalpräparaten kombinierte Abbildung des hintern Körperendes einer alten *Donacia*-Larve. 35 : 1.

Fig. 18. Totalansicht eines der 4 letzten abdominalen Stigmen von *Donacia* (von innen gesehen). 250 : 1.

Fig. 19. Schnitt durch ein solches Stigma. 350 : 1.

Fig. 20. Schnitt durch ein abdominales Stigma von *Macrolea mut.* 350 : 1.

Fig. 21. Erstes abdominales Stigma von *Donacia* (Totalpräparat, von innen gesehen). 110 : 1.

Fig. 22. Totalansicht des 1. thoracalen Stigmas von *Donacia* (von außen gesehen). 110 : 1.

- Fig. 23. Schematischer Schnitt durch ein solches Stigma.  
Fig. 24. Totalansicht des 2. thoracalen Stigmas. 80 : 1.  
Fig. 25. Schematischer Schnitt durch dieses Stigma.  
Fig. 26. Teil eines Fühlergliedes von *Don. clavipes*. 260 : 1.  
Fig. 27. Teil eines Querschnittes durch die Fühlerwand von *Macrolea*.  
350 : 1.  
Fig. 28. Teil eines Querschnittes durch die Fühlerwand von *Donacia*.  
350 : 1.  
Fig. 29. Chitinstiftchen von *Macrolea*. 700 : 1.  
Fig. 30. Membrankanal von *Macrolea*. 700 : 1.  
Fig. 31. Querschnitt durch die Antenne von *Macrolea*. 350 : 1.
-

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über die Circulationsorgane von *Lycosa carolinensis* Walck.

Von

**Dr. Alexander Petrunkevitch.**

Mit Tafel 3. <sup>1)</sup>

---

Es ist eine bedauernswerte Tatsache, daß mit dem Fortschritt unserer Kenntnisse auf dem Gebiete der experimentellen Zoologie und Vererbungslehre Anatomie und Systematik der Tiere immer mehr in den Hintergrund treten und vernachlässigt werden. Ältere erprobte und wertvolle Methoden sind fast vollständig vergessen worden und finden nur selten Anwendung. In vielen zoologischen Kreisen stößt man öfters auf ein absichtliches Ignorieren, zum Teil sogar verächtliches Lächeln, wenn eine Untersuchung kein experimentelles oder allgemeines Problem zum Ziel hat. Infolgedessen finden sich in unsern Lehrbüchern ungemein viele Fehler, falsche Behauptungen und Abbildungen, die jahraus jahrein wiederholt werden und, von neuern Lehrbüchern aufgenommen, ihre Existenz dauernd begründet haben. Und doch ist die Kenntnis der Anatomie und Systematik die Grundlage, ohne die jede Theorie zur reinen Spekulation wird. Ich habe schon einmal darauf hingewiesen, daß die Anatomie der Spinnen, trotz der vielen Arbeiten, die den Gegenstand behandelt haben, immer noch ungenügend bekannt ist und ein

---

1) Nach Injektionspräparaten gemalt von Herrn IGNAZ MATAUSCH.  
Zool. Jahrb. XXXI. Abt. f. Anat. 11

vernachlässigstes Gebiet in der Zoologie bleibt.<sup>1)</sup> In PRZIBRAM'S Lehrbuch der experimentellen Zoologie finden wir das durchaus falsche Schema von CLAPARÈDE für die Muskulatur der Spinnenbeine wieder reproduziert, obgleich GAUBERT vor mehreren Jahren den Gegenstand ausführlich behandelt und sehr wichtige Fehler CLAPARÈDE'S beseitigt hat. Das alte und auch wesentlich falsche Schema der Circulationsorgane der Spinnen wird durch PARKER u. HASWELL'S Textbook of Zoology und andere Lehrbücher verbreitet und ist auch in der letzten Auflage des CLAUS'schen Lehrbuches enthalten, obgleich CAUSARD 1896 diese Organe ausführlich behandelt und manche falsche Behauptungen widerlegt hat. Die vorliegende Abhandlung über die Circulationsorgane von *Lycosa carolinensis* ist im allgemeinen, von einigen Unterschieden abgesehen, eine Bestätigung der Ansichten von CAUSARD. Im vergangenen Winter wurde nämlich ein anderswo zu beschreibendes anatomisches Modell dieser Spinne von Herrn MATAUSCH für das American Museum of Natural History unter meiner Anleitung hergestellt, wobei wir auf verschiedene Schwierigkeiten gestoßen sind, die nur durch genaues Studium der Verhältnisse an frischem Material klargelegt werden konnten. Da die Abhandlung von CAUSARD wenig zugänglich und in weitem zoologischen Kreisen fast unbekannt geblieben ist und da seine Resultate sich nicht vollständig mit den meinigen decken, so hielt ich es für angemessen meine Befunde hier ausführlich darzulegen und ihnen eine Tafel beizugeben, welche von Herrn MATAUSCH nach meinen Injektionspräparaten angefertigt wurde.

CLAPARÈDE mißtraute der alten Injektionsmethode und studierte ausschließlich junge lebende Spinnen, welche eben das Ei verlassen hatten und noch in Kokon eingeschlossen waren. Die große Durchsichtigkeit solcher Spinnen erlaubt es, die Blutströmungen unter dem Mikroskop zu verfolgen, was sicher von großem Werte ist. Und doch hat gerade diese Methode ihn irregeführt und zu Schlußfolgerungen verleitet, die mit dem wahren Verhalten in unvereinbarem Widerspruch stehen. BLANCHARD und VOGT u. YUNG benutzten die Injektionsmethode, und ihre Resultate kommen der Wahrheit viel näher. CAUSARD wandte beide Methoden an und war somit in der Lage, die eine durch die andere zu kontrollieren.

Unter den amerikanischen Spinnen gibt es wenige, die sich als anatomisches Untersuchungsobjekt mit *Lycosa carolinensis* vergleichen

1) In: Ann. entomol. Soc. America, 1908, Vol. 1.

ließen. Es ist eine durchaus nicht seltene Art, die in manchen Gegenden sogar ganz gemein ist. Sie lebt auf offenen, sonnigen Wiesen, wo sie tiefe Höhlen in der Erde gräbt und aus diesen selbst im Winter, falls sie nicht vom Schnee bedeckt sind, herausgeholt werden kann. Es ist leicht sie in Gefangenschaft am Leben zu erhalten, indem man ihr Wasser zum Trinken und Grillen oder Schaben zum Futter gibt. Sie wird mehrere Jahre alt, und alte Weibchen erreichen die beträchtliche Größe von 30 mm. Bei der Injektion, die am besten durchs Herz ausgeführt wird, bediene ich mich am liebsten der gemeinen hypodermalen Spritze mit einer sehr feinen Nadel. Ich ziehe diese Methode dem komplizierten Apparate mit konstantem Druck vor, da die erzielten Resultate nichts zu wünschen übrig lassen und die ganze Prozedur viel einfacher ist. Als Injektionsmasse erwies sich am besten nicht Chinesische Tusche, wie sie CAUSARD empfohlen hat, sondern das bekannte frisch zubereitete Präzipitat von Karmin, das durch tropfenweises Zusetzen von Eisessig zu einer ammoniakalischen Karminsolution hergestellt wird. Die Masse muß sofort benutzt werden, da sonst die Karminteilchen mit der Zeit zu groß werden und in die feinem Gefäße nicht mehr eindringen. Ich töte die Spinne durch einige Tropfen Chloroform oder Benzin, ergreife sie am Cephalothorax mit der linken Hand und führe die Injektionsnadel von hinten nach vorn ins Herz hinein, indem ich die Haut in der Symmetrieebene auf dem Rücken durchsteche. Die Injektion muß so lange fortgesetzt werden, bis alle Beine straff auseinandergespreizt bleiben und die Stacheln an ihnen nahezu senkrecht abstehen. Ohne die Nadel herauszuziehen, bringe ich jetzt die ganze Spritze mit der am Ende der Nadel hängenden Spinne in 95 % Alkohol, wobei eine gewisse Vorsicht nötig ist, um das Heraustreten der Masse aus der Wunde zu verhindern. Die Spinne wird etwa 1 Stunde lang im Alkohol gelassen. Jetzt ziehe ich die Nadel aus dem Herzen, wobei infolge der Wirkung des Alkohols auf die Injektionsmasse die letztere nur wenig aus der Wunde austritt. Ich schneide die Haut an den Seiten des Abdomens vorsichtig vermittlems einer feinen Augenscheere auf, ohne die Leber zu verletzen, und entferne sie vollständig, indem ich die Schnittländer mit zwei Pinzetten ergreife. Weitere Zerlegung kann erst später vorgenommen werden, nachdem die Spinne in 70 % Alkohol wenigstens einen Tag lang gehärtet worden ist. Der Cephalothorax wird jetzt längs des Randes angeschnitten und entfernt, wobei die Augen zurückgelassen werden. Die Muskeln des Rückens

werden vermittels einer Pinzette ausgerupft, man achte aber dabei darauf, nicht aus Versehen an den Fortsätzen des Entosternits zu ziehen, da dadurch die Gefäße zerrissen werden. Wenn alle Gewebe mit Ausnahme des Entosternits und der Blindschläuche entfernt sind, erhalten wir ein Bild, wie es in Fig. 1 dargestellt ist. Jetzt muß die Spinne sorgfältig auf den Rücken gelegt und zuerst das Sternum, dann das Nervensystem und die Ventralmuskeln entfernt werden, um die Gefäße, die zu den Extremitäten führen, bloßzulegen. Ohne besondere Schwierigkeit können jetzt auch die Mandibeln geöffnet werden, um ein Bild der Gefäße zu erhalten, die zu den Mandibularmuskeln und den Giftdrüsen verlaufen. Im Abdomen muß die Leber stückweise mit aller Vorsicht entfernt werden, um die sie durchsetzenden Gefäße zu sehen. Ist die Injektion vollständig gelungen, so erscheinen alle Gefäße im Abdomen und im Cephalothorax prachtvoll rot und können die Lungenvenen und die Arterien der Extremitäten sowie alle andern Gefäße bis auf die kleinsten Verzweigungen in den Muskeln und Organen leicht verfolgt werden, ohne daß selbst die geringste Spur von Karmin in der Leibeshöhle zu finden ist.

Das Herz hat 3 Paar Ostien (und nicht 4, wie es in PARKER u. HASWELL'S Lehrbuch der Zoologie abgebildet ist; diese letztere Zahl findet sich nur in der Gruppe der *Theraphosidae*). Die relative Länge des Herzens ist starken Variationen unterworfen: sie variiert nicht nur in verschiedenen Arten derselben Gattung, sondern auch in Individuen derselben Art, ja vielleicht sogar desselben Alters. Im allgemeinen finden wir das längste Herz bei den jüngsten Spinnen. Bei Spinnen, die eben das Ei verlassen haben, aber noch im Kokon eingeschlossen sind, erstreckt sich das Herz oft bis an die Spinnwarzen, während es bei geschlechtsreifen Tieren manchmal kaum die Mitte des Abdomens erreicht. Bei jungen Spinnen entsendet es keine Gefäße und hat die Gestalt, wie sie auf der Abbildung von CLAPARÈDE dargestellt ist. Bei geschlechtsreifen Individuen finden wir aber regelmäßig mehrere Gefäße, die vom Herzen zu den verschiedenen Organen verlaufen. Von oben betrachtet (Fig. 1) zeigt das Herz 1 Paar Gefäße, die von den vordern Vorsprüngen aus zu den Lungen verlaufen: dies sind die von CAUSARD als Lungenvenen bezeichneten Gefäße. Ich bin überzeugt, daß BLANCHARD'S vaisseaux pneumocardiaques auch diesen Venen entsprechen und nicht bloß Bindegewebsfasern sind, wie es CAUSARD anzunehmen geneigt ist. Daß es wahre Gefäße und

nicht kanalförmige, von der Leber gebildete Blutlakunen sind, ist daraus genügend ersichtlich, daß sie eigene vom Pericard her-stammende Wände besitzen. Ihrer Lage nach sind sie als Venen aufzufassen, auch spricht dafür der Umstand, daß an jungen und durchsichtigen Spinnen der Blutstrom an diesen Stellen von den Lungen zum Herzen laufend beobachtet werden kann. Das 2. Paar Vorsprünge ist von Ostien durchbohrt, gibt aber keine Gefäße ab. Das 3. Paar ist auch von Ostien durchbohrt, liefert aber außerdem 1 Paar Gefäße (Venen?), welche in der Leber verlaufen und sich daselbst rasch verzweigen. Außer diesen Gefäßen finden wir noch 2 Paar, welche von der Ventralfläche des Herzens in der Region der dritten Vorsprünge ihren Anfang nehmen (Fig. 3). Diese Gefäße verlaufen ebenfalls in der Leber, wo sie sich in allen Richtungen verzweigen. Es ist möglich, daß alle diese Gefäße als Venen aufzufassen sind, da sie alle sich ins Pericard nicht weit von den Ostien öffnen. Die übrigbleibenden, jetzt zu besprechenden Gefäße sind aller Wahrscheinlichkeit nach Arterien, da man bei ganz jungen Spinnen sehen kann, wie das Blut vom 3. Ostienpaar vorwärts und rückwärts strömt. Von diesen Gefäßen gehören 2 Paar zu den vierten Vorsprüngen, die keine Ostien haben. Das äußere Paar (Fig. 1, 2, 3 *ADV*) versorgt die hintern dorsoventralen Muskeln des Abdomens sowie denjenigen Teil der Leber, der diese Muskeln umgibt. Das innere Paar verzweigt sich in der Leber. Ein 3. Paar wird von den kaum sichtbaren fünften Vorsprüngen entsendet und versorgt den hintern Teil der Leber und andere Organe (*BP*). Endlich finden wir ein unpaares Gefäß vom hintern Ende des Herzens ohne Verzweigungen in der Medianlinie, verdeckt vom rechten und linken Leberlappen nach hinten bis ans Rectum verlaufend. Dies ist die Aorta recurrens (*AR*).

Das Herz bildet nach vorn die Aorta (*AO*), welche, immer über dem Darm liegend, durch den Petiolus läuft, in den Cephalothorax eintritt und den Rand des Blinddarmringes erreicht. Dabei verläuft sie auch hier über dem Darm, aber unter dem medianen, unpaaren Blindschlauch, was dadurch ermöglicht wird, daß der letztere knieförmig gebogen ist und nicht median, sondern links oder rechts von der Mittellinie in den Blinddarmring mündet. Dabei konnte ich keine Regelmäßigkeit darin entdecken, da die Zahl der Individuen mit links-mündendem hintern Blinddarm ungefähr dieselbe ist wie die Zahl der mit rechts-mündendem. Da die äußere Seite des Kniegelenkes des hintern Blindschlauches durch lockeres Bindegewebe

am Blinddarmringe befestigt ist und der Ring in der Mitte eine starke Vertiefung zur Aufnahme der Aorta bildet, so sieht es aus, als wäre der Ring selber von der Aorta durchbohrt. Dies ist jedoch nicht der Fall, und man kann sich durch vorsichtiges Abtrennen des Bindegewebes von der Richtigkeit meiner Auffassung überzeugen. Die Aorta spaltet sich gleich nach dem Überschreiten des hintern Randes des Ringes in 2 thoracale Arterien. Außerdem gibt sie ein kurzes unpaares Gefäß ab, das senkrecht nach oben verläuft und sich auch sofort in 2 Gefäße spaltet, welche von oben gesehen mit der Aorta ein rechtwinkliges Kreuz bilden (Fig. 1 *AT*). Jedes dieser Gefäße spaltet sich wieder in 2 Arterien, eine lange dorsale Arterie, welche die thoracalen Muskeln mit Blut versieht (*DP*), und eine kurze Arterie, die nach hinten zum Petiolus läuft (*RD*). Die thoracalen Arterien verlaufen im Bogen, rechts und links dem Innenrande des Ringes anliegend, und nähern sich einander wieder am Vorderrande desselben. Jede thoracale Arterie gibt eine kurze dorsale (*D*) und eine noch kürzere ventrale Arterie ab, deren Verzweigungen die Muskeln des Saugmagens speisen. Die thoracalen Arterien selbst verlaufen unter dem vordern Rande des Blinddarmringes und spalten sich hier sofort in 2 Arterien, das untere Paar ist kurz und senkrecht nach unten gerichtet, das obere viel länger und bogenartig nach vorn aufsteigend. Dies sind die Kopfarterien. Jede Kopfarterie gibt 2 dorsale Arterien ab (*D*<sup>1</sup>, *D*<sup>2</sup>), welche zu den Muskeln des Cephalothorax verlaufen. Jetzt nähern sich die Kopfarterien der Körpermittellinie wieder und spalten sich jederseits in eine Augen- und eine Mandibulararterie, geben aber außerdem noch eine kleine dorsale Arterie ab, welche zu den dorsalen Muskeln verläuft. Die Augenarterien steigen nahezu senkrecht nach oben auf. Die Mandibulararterien nähern sich der Stelle, wo die Mandibeln durch eine Membran mit dem Cephalothoraxrande verbunden sind, und geben hier 3 kleinere Arterien ab, welche an die Giftdrüse jederseits verlaufen. Die längste dieser Arterien ist nach hinten gerichtet, und ihre Verzweigungen erreichen das Ende der Drüse. Der Hauptstamm der Mandibulararterie, der einen beträchtlichen Durchmesser hat, kann bis an die Mandibelklaue verfolgt werden. Ob er sich hier wiederum spaltet oder in der Nachbarschaft der Klaue sich in die Leibeshöhle öffnet, bin ich nicht in der Lage zu entscheiden (Fig. 4 *MF'*). In der Mandibel gibt der Hauptstamm 4 Gefäße ab, von denen der eine dem schwächern Extensor falcis (Eig. 4 *ME*) und die 3 andern dem stärkern Flexor falcis angehören.

Die weiter oben erwähnten kurzen Arterien, welche von den Thoracalarterien unmittelbar am Rande des Entosternits abgegeben werden und senkrecht nach unten verlaufen, endigen jederseits in einer sinusartigen Erweiterung. Ein Querschnitt durch die Mitte dieser Sinus durchschneidet auch das 2. Paar Coxen. Infolgedessen ist die Lage der Extremitätenarterien, die alle in diesen Sinusen beginnen, durchaus eine andere, als sie in den meisten Lehrbüchern beschrieben wird. VOGT u. YUNG waren die Ersten, die in ihrem Lehrbuch eine gute Beschreibung geben, und CAUSARD hat die Befunde an vielen Arten bestätigt. Bei *Lycosa carolinensis* ist die Arterie des 1. Beines nach vorn gerichtet, die des 2. etwa rechtwinklig zur Achse des Körpers, während die Arterien des 3. und 4. Beines, besonders die letztere, nach hinten gerichtet sind (Fig. 2 I, II, III, IV). Die Arterie des 1. Beines gibt schon früh die Arterie des Palpus ab (Fig. 2 PAL). Ebenso zweigt von der Arterie des 4. Beines ein Gefäß ab, welches knieförmig gebogen ist und ohne jegliche Verzweigungen nach hinten zum Petiolus verläuft und vielleicht in diesen eintritt (Arteria recurrens auctorum). Wahrscheinlich versorgt es die langen Muskeln des Petiolus und Abdomens mit Blut. Ein flüchtiger Vergleich mit der Abbildung CLAPARÈDE's wird jedermann sofort überzeugen, wie stark er durch die Anwendung seiner Methode getäuscht worden ist. So wie sie auf seiner Abbildung erscheinen, können die Gefäße überhaupt nicht verlaufen, da das Entosternit es unmöglich macht. Die Arterien der Beine können bis an die Klauen verfolgt werden. Im Cephalothorax liegen sie unter den Blindschläuchen und nicht über ihnen.

Was die Art des Blutes im Herzen von *Lycosa carolinensis* anbetrifft, so kann ich nur Vermutungen aussprechen. Sicher ist es, daß das Blut, welches von den Lungen dem Herzen durch die Lungenvenen zugeführt wird, in den Lungen oxydiert ist. Vielleicht ist auch ein Teil des Blutes, welches durch das 3. Paar Ostien ins Herz eingeführt wird, durch die Tracheen oxydiert. Das Blut, das durch das 2. Paar Ostien ins Herz einströmt, kommt direkt aus der Leibeshöhle und ist wahrscheinlich venös. Vermutlich erhält also das Herz gemischtes Blut. Die Lungen können also als das Organ betrachtet werden, welches das Blut für den ganzen Cephalothorax mit seinen Extremitäten oxydiert, während die Organe des Abdomens ihr oxydiertes Blut von der Trachee erhalten.

### Literaturverzeichnis.

---

1. BLANCHARD, L'appareil circulatoire et les organes respiratoires dans les Arachnides, in: Ann. Sc. nat., Vol. 7, 1849.
2. —, L'organisation du règne animal. Arachnides.
3. CAUSARD, M., Sur la circulation du sang chez les jeunes araignées, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 114, 1892.
4. —, Sur l'appareil circulatoire de la Mygale caementaria, *ibid.*, Vol. 116, 1893.
5. —, Recherches sur l'appareil circulatoire des Aranéides, in: Bull. Sc. France Belgique, 1896.
6. CLAPARÈDE, ED., Etudes sur la circulation du sang chez les araignées du genre Lycosa, Genève, 1863.
7. FRANZ, V., Ueber die Structur des Herzens und die Entwicklung von Blutzellen bei Spinnen, in: Zool. Anz., Vol. 27, 1904.
8. GRIFFITHS, A. B., On the blood of Invertebrata. Arachnida, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 19, 1893.
9. PARKER and HASWELL, Textbook of Zoology. Vol. 1, 1897.
10. SCHIMKÉWITSCH, W., O spinnom organe u Araneina (russisch), in: Prot. St. Petersburg Obscht., Vol. 28, 1898.
11. SCHNEIDER, A., Sur les appareils circulatoires et respiratoires de quelques Arthropodes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 113, 1891.
12. —, Mélanges Arachnologiques. I. Sur l'endothélium des vaisseaux. II. Sur le poumon des Aranéides. III. Sur le système artériel du Scorpion. IV. Système artériel des Aranéides, in: Tabl. zool., Vol. 2, 1892.

13. VOGT et YUNG, *Traité d'anatomie comparée pratique*, Vol. 2, 1894.
  14. WAGNER, J., *Etude sur l'activité du coeur chez les Araignées*, in: *Ann. Sc. nat.* (7), Vol. 16, 1893.
  15. WAGNER, W., *Du sang des Araignées*, in: *Arch. Slav. Biol.*, Vol. 4, 1888.
  16. WARBURTON, C., *Arachnida*, in: *Cambridge nat. Hist.*, 1909.
  17. WILSON, WM. H., *On the blood of Chaetopelma olivacea, with special reference to the presence of haemocyanin*, in: *Rec. Egypt. Gov. School. Med. Cairo*, Vol. 1, 1901.
-

### Erklärung der Abbildungen.

<i>AC</i> Kopfarterie	<i>DP</i> hintere dorsale Arterie
<i>ADV</i> Arterie des dorsoventralen Muskels im Abdomen	<i>M</i> Mandibulararterie
<i>AH</i> Arterie des 4. Diverticulums	<i>ME</i> Arteria extensoris falcis
<i>ANT. COE</i> vorderer Blindschlauch	<i>MF</i> Arteria flexoris falcis
<i>A. OPH</i> Augenarterie	<i>OE</i> Ösophagus
<i>AO</i> Aorta	<i>P</i> Lunge
<i>AP</i> Arteria posterior	<i>PAL</i> Palpus
<i>AR</i> Aorta recurrens	<i>PO. COE</i> hinterer Blindschlauch
<i>A. REC</i> Arteria recurrens	<i>RD</i> Arteria dorsalis recurrens
<i>AT</i> dorsale Querarterie	<i>V 1, V 2, V 3</i> Blutgefäße des 3. Diverticulums
<i>AV</i> Arterie der Muskeln des Saugmagens	<i>VP</i> Vena pulmonalis. Die Arterien der Beine sind durch römische Ziffern bezeichnet.
<i>D</i> dorsale Arterie	
<i>D 1, D 2, D 3</i> dorsale Zweige der Kopfarterie	

### Tafel 3.

Die Circulationsorgane von *Lycosa carolinensis* W.

- Fig. 1. Dorsalansicht.  
 Fig. 2. Seitenansicht.  
 Fig. 3. Ventralansicht des hintern Endes des Herzens.  
 Fig. 4. Das Blutgefäßsystem der Mandiblen und der Giftdrüsen.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Die Entwicklung der Kiemen bei *Cyclas cornea* und andern Acephalen des süßen Wassers.

(Ein Beitrag zur Organogenese und Phylogenie der  
Lamellibranchiaten.)

Von

**E. Wasserloos.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 4–7 und 52 Abbildungen im Text.

---

## Inhalt.

- A. Einleitung.
- B. Übersicht über die Literatur.
- C. Material und Untersuchungsmethoden.
- D. Eigene Untersuchungen.
- I. Die Entwicklung der Kiemen bei der Gattung *Sphaerium*: *Cyclas cornea* LAM. (Hauptuntersuchungsobjekt.)
  - a) Vorbemerkungen über den Bau der erwachsenen Kiemen.
  - b) Die Entwicklung der Kiemen.
    - 1. Innere Kiemen.
      - α) Anlage und Zerlegung derselben in Filamente.
      - β) Histologisches über die Ausbildung der Filamente.
      - γ) Die spätern Stadien in der Entwicklung der äußern Lamelle der innern Kieme.
      - δ) Bildung der aus dem marginalen Teile der äußern Lamelle hervorgehenden nach oben wachsenden „innern Lamelle“ der innern Kieme.
      - ε) Die Differenzierung dieser Lamelle zu Filamenten.

2. Äußere Kieme.
  - α) Anlage und deren Differenzierungen.
  - β) Bildung der sogenannten 2. Lamelle der äußern Kieme.
3. Verbindung zwischen innerer und äußerer Kieme.
4. Der Interlamellarraum, die interlamellaren Brücken und die interfilamentaren Verbindungen.
5. Wachstum der Kiemen (die embryonalen Zonen).
6. Die Korrelation der Kiemen mit andern Organen.
  - α) mit ihren Anhangsorganen: Entwicklung der Velen und der Siphonen.
  - β) mit den Circulationsorganen: Herz, Vorhof, Blutbahnen.
  - γ) mit den Excretionsorganen.
  - δ) mit den Geschlechtsorganen.
7. Anhang: Die Kiemen als Brutraum.

## II. Die Entwicklung der Kiemen bei andern Genera des süßen Wassers (Vergleichsobjekte).

- a) Gen. *Calyculina*: *C. lacustris* MÜLLER.
- b) Gen. *Pisidium*: *P. pusillum* GMELIN.
- c) Die Najaden.
  - Gen. *Unio*: *U. tumidus* RETZIUS u. *U. pictorum* LINNÉ.
  - Gen. *Anodonta*: *A. piscinalis* NILSON.
- d) Gen. *Dreissensia*: *D. polymorpha* PALL.

E. Theoretische Betrachtungen.

F. Schluß.

### A. Einleitung.

Während der letzten 3 Jahrzehnte sind zahlreiche Versuche gemacht worden, auf Grund eingehender anatomischer Untersuchungen ein natürliches System der Lamellibranchiaten zu gewinnen. Diese Studien mußten um so intensiver betrieben werden, als diese Tiergruppe in ihrer Gesamtheit eine weitgehende Gleichförmigkeit des Baues aufweist. Nachdem man lange Zeit einseitig nach dem einen oder dem andern Organe eine Einteilung vorgenommen hatte, versuchten endlich in neuerer Zeit RICE (70) und GROBBEN(21) verschiedene Organsysteme gleichzeitig zur Systematisierung zu benutzen. 1908 gab STENTA (89) eine zusammenfassende Übersicht über alle hierher gehörigen Klassifikationsversuche und betonte die Notwendigkeit, auch die Entwicklung der einzelnen Organe mehr als bisher in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, weil nur durch eine solche Verbindung der vergleichend-anatomischen und der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Betrachtungsweise die Klassifikation besser fundiert werden kann. Diese Forderung konnte

in bezug auf die Kieme der Lamellibranchiaten, welche durch die hervorragenden Arbeiten PELSENER'S, DALL'S u. a. eine so hohe systematische Bedeutung erlangt hat, nicht erfüllt werden, weil unsere Kenntnisse über die Bildung dieses Organs große Lücken aufwiesen. Immer wieder ist sowohl in vergleichend-anatomischen als auch in entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten auf diese Lücken hingewiesen worden, die um so empfindlicher waren, als die wenigen vorhandenen Angaben über die Bildung der Acephalenkieme sich zu widersprechen schienen. Aus dem Mangel an vollständigen und positiven Angaben zieht RIDWOOD (74, p. 157) den Schluß „that the phenomena of gill ontogeny are extremely difficult to make out.“ Zweifellos würden für viele marine Formen schon der Sammlung eines lückenlosen Materials große Schwierigkeiten im Wege stehen. Am besten geht die Notwendigkeit einer eingehenden Untersuchung hervor aus folgender Bemerkung BERNARD'S (1, 1895, p. 383): „Dans tous les cas, si grâce aux travaux de PECK, POSENER, MITSUKURI, MÉNÉGAUX, PELSENER, KELLOGG, JANSSENS etc., la structure de la branchie chez les lamellibranches doit être considérée comme connue avec un degré remarquable de précision, le problème de son développement et par suite de son interprétation morphologique ne saurait passer pour résolu et les hypothèses les plus séduisantes, émises à cet égard, demandent à être confirmées par les recherches d'embryologie comparée“. Da seit 1895 unsern Kenntnissen über die Bildung der Lamellibranchiatenkieme Wesentliches nicht hinzugefügt worden ist, so hat vorstehende Bemerkung noch heute ihre volle Gültigkeit. Im Folgenden ist der Versuch gemacht worden, durch Untersuchung der Kiemenentwicklung einiger Süßwasseracephalen die bisherigen lückenhaften Kenntnisse der Embryologie zu vervollkommen. Als Hauptuntersuchungsobjekt diente aus Gründen der leichtern Materialbeschaffung *Cyclas cornea* LAM., bei welcher Form auch die übrige Organogenese eingehend berücksichtigt wurde. Außerdem wurden *Calyculina lacustris* MÜLLER, *Pisidium pusillum* GMELIN, *Unio tumidus* RETZIUS, *Unio pictorum* LINNÉ, *Anodonta piscinalis* NILSON und *Dreissensia polymorpha* PALL. in bezug auf die Grundzüge der Kiemenentwicklung untersucht.

Um die folgenden Ausführungen leichter verständlich zu machen, möge es an dieser Stelle gestattet sein, eine kurze Zusammenstellung der bisherigen Untersuchungen über die Entwicklung der Pelecypodenkieme zu geben.

## B. Übersicht über die Literatur.

Die Literaturangabe von VOINEA (92) berücksichtigt nur einen geringen Teil der einschlägigen Arbeiten. RICE (73) gab zwar einen vollkommeneren Überblick über die bisherigen Untersuchungen, jedoch zählt er im wesentlichen nur die untersuchten Formen auf, während er die Befunde selbst ihrem Inhalte nach nicht anführt. Ein Hinweis auf die Literaturzusammenstellung von RICE würde nicht genügen, weil im Folgenden auf die Ergebnisse früherer Autoren häufiger zurückgegriffen werden muß.

Sehr spärlich ist die Zahl derjenigen Arbeiten, die sich mit der Entwicklungsgeschichte der Lamellibranchiatenkieme im speziellen befassen. Neben der ältern Arbeit von LACAZE-DUTHIERS (38) über die Entwicklung der Kieme von *Mytilus* ist nur eine Arbeit neuern Datums von VOINEA (92) über die Kiemenentwicklung der Najaden zu erwähnen; in jüngster Zeit, 1908, veröffentlichte RICE (73) einige bisher unbekannte Daten über die Kiemenentwicklung bei *Mytilus*, ohne jedoch den Entwicklungsprozeß in seiner Gesamtheit zu berühren. Alle andern Befunde entstammen gelegentlichen Beobachtungen beim Studium der allgemeinen Entwicklungsgeschichte der Lamellibranchiaten. So umfassend diese Untersuchungen für die Furchungs- und Trochophorastadien sind, so endigen sie fast immer mit einem Stadium, auf welchem das junge Tier im wesentlichen die Organisation des Muttertieres erlangt hat und die Kieme nur wenig entwickelt ist. Sie berücksichtigen daher lediglich die Stadien mit einer allerdings meistens schon differenzierten Anlage der innern Kieme, während sie über die spätern und endgültigen Differenzierungen derselben wie über die Anlage und Differenzierung der durchweg bei allen Formen später auftretenden äußern Kieme keinen Aufschluß geben. Auf gelegentliche Ausnahmen komme ich weiter unten zurück. Auch die erwähnten Spezialarbeiten weisen Lücken auf. Es ist schlechterdings nicht möglich, ausschließlich auf die Literatur über die Entwicklung der Kieme sich zu beschränken; der Zusammenhang der zu untersuchenden Frage mit der vergleichend-anatomischen Betrachtungsweise der Kieme ist so eng, daß gelegentlich auch die vergleichend-anatomische Untersuchung wenigstens in denjenigen Richtlinien hier erwähnt werden muß, die sie den entwicklungs geschichtlichen Untersuchungen entnommen hat. Um Wiederholungen zu vermeiden, soll sie jedoch vorderhand soweit wie angängig aus-

geschaltet werden. Erst nach Darlegung meiner eignen Befunde und ihrer Einreihung in die bisherigen entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse soll auf der dadurch gewonnenen Grundlage die Frage erörtert werden, inwieweit eine eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Kieme die vergleichend-anatomischen Folgerungen stützen kann. An dieser Stelle muß notwendigerweise auch auf die Resultate der vergleichenden Anatomie eingegangen werden.

Bekanntlich verdanken die Lamellibranchiaten ihren Namen dem Bau ihres Respirationsorgans. Die ältern Autoren, CUVIER, BOJANUS u. a., fanden auf jeder Körperseite meistens paarig vorhandene Kiemen, die aus je 2 „Lamellen“ bestehen sollten (Lamellentypus). Erst später wurden Formen bekannt, bei denen jede Lamelle durch eine Reihe hintereinander gelegener Röhrrchen, sogenannter Filamente, ersetzt erscheint (Filamenttypus). In den 80er Jahren des vorigen Jahrhunderts endlich wurden Formen beschrieben, welche von den beiden beschriebenen Typen abweichen, einerseits Formen wie *Nucula*, *Yoldia*, bei denen die Kiemen als echtes Ctenidium, d. h. als eine Reihe paariger hintereinander gelegener und an einer gemeinsamen Achse sitzender Fiederblättchen sich darstellt (Protobranchier = Nuculotypus), andererseits Formen wie *Cuspidaria* und *Poromya*, bei denen die Kiemen zu einem im Mantelraum ausgespannten Septum reduziert sind (Septibranchier = Cuspidariotypus).

Die „Lamelle“, durch welche der zuerst erwähnte Typus charakterisiert wurde, darf nicht einer Membran gleichgesetzt werden; es handelt sich vielmehr um komplizierte Gebilde, welche lamellenartig aus der ganzen Kieme sich herauslösen lassen und deren Bau im einzelnen aus den weitem Ausführungen klar werden wird. Der Ausdruck Lamelle ist in der vergleichend-anatomischen Literatur gebräuchlich und daher beibehalten worden. Was die Nomenklatur der einzelnen Teile der Kieme anbetrifft, so ist dieselbe sehr verwickelt, da sie bei den einzelnen Autoren verschieden ist. Von einer Zusammenstellung soll hier abgesehen werden, zumal von PELSENER (58, p. 38) eine solche bereits gegeben wurde. Den Ausdruck „Ctenidium“ für das gesamte Respirationsorgan aller Acephalen, also auch für den Filament- und Lamellentypus, wie RICE (70) ihn geprägt hat, möchte ich nicht annehmen, da in einer solchen Bezeichnungsweise, wie wir weiter unten sehen, eine Hypothese ohne weiteres als richtig angenommen wäre. Ich schließe mich in bezug auf die Nomenklatur den deutschen Autoren BONNET (3) und

POSENER (66, 67) an. Bei den untersuchten Formen, die sämtlich dem Lamellentypus angehören, zerfällt der ganze Kiemenapparat jederseits des Körpers in 2 Kiemen, eine innere und eine äußere; jede Kieme zerfällt in 2 Lamellen, ebenfalls eine innere und eine äußere.

Die ältesten Angaben über die Entwicklung der Pelecypodenkieme finden wir bei QUATREFAGES (68) und CARUS (5). Beide Autoren untersuchten die Najaden. Ihre Organdeutungen — so hält z. B. CARUS die Borsten der Najadenlarven für die Anlage der Kiemen — können aber nur geschichtliches Interesse beanspruchen und kommen hier nicht weiter in Betracht.

LEUCKART (41) stellte in seiner Abhandlung „Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere“, 1849, fest, daß die Kiemen der Najaden (p. 160—168) sich seitlich von der von ihm als „Fußwulst“ bezeichneten zentralen Masse der Najadenlarven bilden; über den Modus der Entwicklung konnte er aber keine Angaben machen. Gegen QUATREFAGES (68), der die seitlichen Gruben der Larven als Mägen auf faßte, von denen jeder einen besondern Darm besitzen sollte, führt LEUCKART (p. 168) wörtlich folgendes an: „Der Hauptsache nach gehen wahrscheinlich aus den seitlichen embryonalen Hälften nur die Mantellappen und die Kiemenblätter hervor; wie ich vermüthe, ist der wulstige Rand der ersteren von QUATREFAGES für die seitlichen Aorten gehalten worden, die äussere Begrenzung der, wie es scheint, jederseits noch ungetheilten Kiemenmasse aber für die Darmröhren.“ Aus den folgenden Ausführungen wird hervorgehen, daß die Beobachtungen LEUCKART's mit denjenigen späterer Autoren sich völlig decken.

In demselben Jahre beschrieb LOVÉN (43) für einige marine Formen die Kiemenanlage als einen scheinbar hohlen, in gewissen Abständen regelmäßig erweiterten und sich allmählich in Bogen legenden Strang. Indem die erweiterten Partien vertikal stark in die Länge wachsen, werden sie zu vertikalen Röhren, und es kommt ein Gebilde zustande, welches mit dem Filamenttypus große Ähnlichkeit zeigt. Die weitere Ausbildung konnte LOVÉN nicht verfolgen, ebensowenig wie er für die zum Teil pelagisch gefangenen, sehr jungen Acephalen mit Sicherheit die zugehörige Gattung eruieren konnte. Er erklärte die beschriebenen Gebilde lediglich deshalb für die Anlage der Kieme, weil sie mit der erwachsenen Kieme dieselbe Lage und eine große Ähnlichkeit im Bau gemeinsam hatten.

Zur selbigen Zeit beschrieb QUATREFAGES (68) in den Seitenteilen der Embryonen von *Teredo* gelegene bewimperte Öffnungen, über deren Funktion er nicht ins klare kommen konnte, die aber, wie sich aus seiner ausführlichen Beschreibung schließen läßt, nichts weiter als die bereits differenzierte Kiemenanlage darstellen.

LEYDIG (44) beschrieb 1855 für *Cyclus cornua* die Kiemenanlage als eine deutlich wahrnehmbare Falte oder Leiste, welche ursprünglich vom Mantel ausgeht und von hinten nach vorn wächst. Die weitem Gestaltungsprozesse hat LEYDIG nicht verfolgt. Schon 1854 hatte SCHMIDT (81)

die erste Anlage der Kieme bei *Cyelas calyculata* als „zwei unter dem Mantel liegende Zipfel“ beschrieben.

Eine vollständigere Untersuchung blieb LACAZE-DUTHIERS vorbehalten, der 1856 seine wahrhaft klassische Abhandlung über die Kiemenentwicklung von *Mytilus* veröffentlichte (38). Schon 1854 (36) hatte dieser Forscher über eine eigenartige Verwachsung der beiden innern Kiemen der Najaden hinter dem Fuße berichtet und dabei eine Nomenklatur angewandt, welche zeigt, daß er die innere Lamelle der innern Kieme und die äußere Lamelle der äußern Kieme als sekundäre Gebilde auffaßte, eine Anschauung, die sich nur durch seine embryologischen Befunde rechtfertigen läßt. 1855 gab LACAZE-DUTHIERS (37) eine vorläufige Mitteilung seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, deren Ergebnisse etwas genauer mitgeteilt werden mögen. Die Kiemenanlage von *Mytilus* stellt sich nach LACAZE-DUTHIERS als eine Reihe von Papillen dar, welche in der Rinne zwischen Mantel und Fuß in der Richtung von vorn nach hinten allmählich hintereinander hervorsprossen. Im weitem Verlaufe der Entwicklung wird ihr Insertionsbezirk etwas vorgewölbt, so daß derselbe einer hohlen Leiste gleicht, während in allen übrigen Punkten die gesamte Anlage von der von LOVÉN beschriebenen verschieden sein soll. Die Papillen wachsen in die Länge, erhalten Wimpern und werden zu Filamenten, während gleichzeitig ihre Enden lateral etwas vorwachsen und völlig miteinander zu einer queren, die Köpfe verbindenden Brücke verschmelzen. Aus dieser Brücke entsteht eine Lamelle, welche nach innen und oben, d. h. in dem Raume zwischen Kiemenanlage und Fuß, in die Höhe wächst. Diese Lamelle, welche deutlich sichtbar wird, wenn 10—11 Filamente gebildet sind, zeigt im weitem Verlaufe der Entwicklung Depressionen, welche den Zwischenräumen zwischen den Papillen entsprechen. Indem diese Invaginationen weiter fortschreiten, kommt es zu völligen Durchbrechungen. Die äußere Kieme, welche später auftritt, bildet sich in ähnlicher Weise. An der äußern hintern Insertionspartie der innern Kieme treten Papillen auf, welche von einem mittlern Teile aus nach vorn und hinten allmählich hintereinander hervorwachsen; sie verlängern sich, ihre Köpfe verschmelzen miteinander, und es bildet sich aus der Verschmelzung eine Lamelle, welche nach außen gerichtet ist, d. h. zwischen Kieme und Mantel zu liegen kommt, und auf spätern Stadien dieselben Durchbrechungen erleidet wie die in ihrer Genese bereits beschriebene innere Lamelle der innern Kieme.

LACAZE-DUTHIERS' Untersuchungen waren von grundlegender Bedeutung für die vergleichende Anatomie. Diejenigen Forscher, welche die Kieme unter vergleichend-anatomischem Gesichtspunkte betrachteten, schlossen sich der von LACAZE-DUTHIERS gegebenen Bezeichnungsweise an und faßten die reflektierten Lamellen, d. h. die innere Lamelle der innern Kieme und die äußere Lamelle der äußern Kieme, als sekundäre Gebilde auf. Auch wurde die Entstehung der Kieme aus ursprünglichen Papillen (filaments, tubercules) als ein starkes Argument für die Behauptung ins Feld geführt, daß die Filamentkieme ursprünglicher sei als der durch laterale Verbindung der Filamente, sogenannte interfilamentare Brücken, entstandene Lamellentypus.

1865 bestätigte STEPANOFF (90) die Befunde LEYDIG's in bezug auf die Kiemenanlage von *Cyclus*. Er beobachtete, daß die ursprünglich undifferenzierten Zapfen, aus denen später die innern Kiemen hervorgehen, in der Richtung von vorn nach hinten in eine Reihe hintereinander gelegener Säulchen oder Filamente zerfallen. Nach seinen Angaben soll die äußere Kieme später als die innere entstehen, jedoch scheinbar nach demselben Modus sich bilden.

Für die mit *Cyclus* jedenfalls nahe verwandte Form *Pisidium pusillum* gab 1875 RAY LANKESTER (40) als ursprünglichste Kiemenanlage Papillen an, welche in der Richtung von hinten nach vorn allmählich hintereinander hervorsprossen sollten.

FOREL (20) fand, daß die Kiemenanlage der Najaden mit dem Fußwulste LEUCKART's verbunden bleibe. Jedoch beschreibt er einen eigenartigen Wimperapparat zu beiden Seiten dieses Fußwulstes, den er als Ernährungs- oder Atmungsapparat deutet auf Grund der Strömung, welche er in gleicher Richtung auf den Kiemen des erwachsenen Tieres beobachtete. Zu beiden Seiten des Fußes liegen nach ihm 2 korbartige, ovale Formen mit abgesetztem Rand; eine Commissur, die beide Ränder verbindet, weist in ihrer Mitte einen Spalt auf, Ränder und Commissur sind mit Cilien bedeckt.

Unschwer läßt sich in den so charakterisierten Gebilden die Kiemenanlage der Najaden erkennen, wie sie 1878 gleichzeitig von BRAUN (4) und SCHIERHOLZ (77) beschrieben wurde. Nach BRAUN bilden sich die Kiemen aus faltenartigen Erhebungen an der Übergangsstelle zwischen Mantel und Fuß; nach SCHIERHOLZ sind die seitlichen Gruben, die ovalen Formen FOREL's, „gleichgültige Erscheinungen, während ihre welligen äußeren Umgrenzungen die erste Anlage der Kieme“ darstellen, „die durch den vorwachsenden Fuß in die Länge gezogen werden und sich in je 2 Faltungen legen“. SCHIERHOLZ erwähnt, daß bei *Anodonta* im 2., bei *Unio* im 3. und 4. Sommer die äußern Kiemen entstehen und bringt dieses Verhalten in Beziehung zu der etwas später eintretenden Geschlechtsreife.

1880 stellte HATSCHKE (24) fest, daß bei *Teredo navalis* die Kiemenanlage eine verdickte Epithelleiste darstellt, welche zu beiden Seiten des Rumpfes in der Tiefe der Mantelfurche gelegen ist und bald zu einer echten Epithelfalte sich auswächst. Diese Kiemenrudimente finden sich auf Stadien, welche wenig älter als die Trochophora sind. Die Kiemenfalte differenziert sich, indem auf ihrer innern und äußern Seite einander entsprechende Verdünnungen des Gewebes in gewissen Intervallen auftreten, welche zu einer Durchfensterung führen. Die Köpfechen der dadurch entstehenden Filamente sind infolge dieses eigenartigen Modus der Durchfensterung auf allen Stadien miteinander verbunden.

Ähnliche, aber nicht so unzweideutige Angaben machte RYDER (75) für die amerikanische Auster. Die Kiemen, sowohl innere als auch äußere, sollen bei dieser Form sehr frühzeitig denselben Bau aufweisen wie diejenigen der Imago, indem sie in Form von 4 verlängerten, mit vertikalen Spalten versehenen Taschen in den Mantelraum hineinragen. „The pouches or rows of branchial processes, of which the gills are formed, were at first developed from a tract of epiblastic tissue or the skin layer proper“;

die Kiemen entstehen aus „longitudinal folds, which were at first continuous.“ Ob der von RYDER beschriebene Modus mit demjenigen HATSCHEK's übereinstimmt, geht aus diesen Ausführungen nicht hervor.

Identisch mit dem letztern ist dagegen der Modus, den 1885 ZIEGLER (95) für *Cyclus cornea* angab. Die Kiemenfalte dieser Form, wie sie bereits frühere Autoren wahrgenommen hatten, wird in Filamente zerlegt, indem zuerst auf der Außenseite vom untern Rande her in gewissen Abständen Einbuchtungen auftreten, denen seichtere Depressionen von der Innenseite entgegenwachsen. Dadurch kommen Durchbrechungen zustande. Jedoch gibt ZIEGLER keinen Aufschluß darüber, ob die Durchschnürung vollständig ist oder nur eine Durchfensterung erfolgt, d. h. die entstehenden Filamente am untern Ende miteinander verbunden bleiben. Übereinstimmend sind die Angaben von ZIEGLER und HATSCHEK, daß die Durchbrechung in der Richtung von vorn nach hinten stattfinden soll.

F. SCHMIDT (79, 80) bestätigte die Befunde von BRAUN und SCHIERHOLZ in bezug auf die Kiemenanlage der Najaden; „die wallartigen Ränder der seitlichen Gruben zerfallen in mehrere knopfartige Erhebungen, die sich allmählich stärker entwickeln und deren Köpfehen etwas anschwellen.“ SCHIERHOLZ (38) ergänzte 1889 seine Beobachtungen für diese Formen; er beobachtete, daß die wallartigen Ränder der seitlichen Gruben in 2 Papillen zerfallen, von denen jede wieder in 2 Papillen sich teilt, und stellte fest, daß allgemein auf den postparasitären Stadien eine Vermehrung der Papillen in der Richtung von vorn nach hinten eintritt, daß die Papillen nach innen umschlagen und so die innere Lamelle der innern Kieme entstehen soll. Über den Bildungsmodus dieser letztern Lamelle im einzelnen hat er keine genauern Angaben machen können.

Einige bemerkenswerte Daten über die Kiemenentwicklung gab JACKSON in seinen beiden Abhandlungen (28, 29), ohne allerdings über den Modus der Anlage Genaueres auszusagen. Er geht stets von Papillen als dem Gegebenen und Ursprünglichsten aus. Bei *Ostrea virginiana* fand er, daß auf den spätern Stadien die Köpfehen der Papillen erweitert und durch eine quere Brücke miteinander verbunden waren, aus der später die innere Lamelle der innern Kieme hervorging; die äußere Lamelle der äußern Kieme entstand in analoger Weise an den ursprünglichen innern Filamenten dieser Kieme. Bei *Anomia* beobachtete er „eine Reflexion der Lamellen“ in demselben Sinne.

1891 fand KORSCHULT (34) die Kiemenrudimente von *Dreissensia* in Form von seitlich zusammengedrückten Papillen; jedoch ließ er die Frage offen, ob diese Filamentchen ursprüngliche Elemente oder durch Zerfall einer Falte entstanden waren. Dieselben Kiemenstrahlen oder Kiemenpapillen beschrieben auch WELTNER (93) und MEISENHEIMER (45), gaben aber beide über den Bildungsmodus keinen Aufschluß. Schon RIDWOOD (74) hat bedauert, daß sich aus den vorzüglichen Zeichnungen MEISENHEIMER's kein Schluß auf die Bildung der Kieme ziehen läßt.

SIGERFOOS bestätigte (83) die Angaben von HATSCHEK über die Kiemenbildung bei *Teredo* und stellte fest, daß der von HATSCHEK beschriebene Modus ein dauernder ist. Nach dem 10. Filament jedoch soll eine Änderung eintreten, indem nämlich „a second slit ventral to the

first“ auftritt, so daß „each filament is separated from its fellow by double slits.“ Da SIGERFOOS keine Abbildungen zu diesem Passus gibt, so ist er nicht verständlich.

BERNARD (1) beschrieb 1896 für *Scioberetia australis*, welche der „äußern“ Kieme entbehrt, als Kiemenrudiment eine Falte, die in der Richtung von hinten nach vorn in Filamente zerfällt, indem sie durchfenstert wird, während die fertige Kieme sich in umgekehrter Richtung durch Anlagerung neuer Filamente an ihre hintere Partie vergrößert. BERNARD ist sich des Widerspruches wohl bewußt, den diese Behauptung in sich schließt; er gibt seine Beobachtungen nur mit Vorbehalt und betont die Schwierigkeiten, die der Untersuchung und Deutung der Kiemenrudimente sich entgegenstellen.

DREW (14, 15, 16, 17) beschrieb für die in phylogenetischer Hinsicht interessante Gruppe der Protobranchier (*Nucula*, *Yoldia*) als erste Anlage der Kiemen eine Verdickung, welche im hintern Teile des Mantels entsteht; die ursprüngliche Verdickung zerfällt in 2 Teile; die vordere wächst etwas in die Länge, während die hintere sich wieder in 2 neue teilt, und so fort. Einen Hinweis auf die Ursprünglichkeit der von ihm untersuchten Formen vermag DREW in diesem Modus nicht zu erblicken; er warnt vor einer voreiligen Verwertung der Kiemenentwicklung in phylogenetischer Beziehung. Er beobachtete, daß die äußern Kiemenblättchen später aber nach demselben Modus sich bilden wie die innern.

VOINEA (92) stellte fest, daß die innere Kieme von *Anodonta* aus einer Epithelverbindung an der Innenseite des Mantels entsteht, die zu einer schmalen, hohlen Leiste wird, an der vom untern Rande her Einkerbungen auf der Außenseite im gewissen Zwischenräumen auftreten. Die folgenden Stadien hat VOINEA nicht untersucht, weil ihm die jungen Najaden im Aquarium eingingen; seine Beobachtungen setzen erst dort wieder ein, wo verschiedene Kiemenpapillen im Mantelraum gebildet sind. HARMS (23) bestätigte 1909 im großen ganzen diese Resultate; die ursprüngliche Leiste zerfällt in „Papillen“, die auf jungen postparasitären Stadien bereits nach innen umzuschlagen beginnen. Die Bildung der Papillen geschieht in der Richtung von vorn nach hinten.

Für die äußere Kieme von *Anodonta* beschrieb VOINEA (92) für ca. 1 cm große Exemplare als ursprüngliche Kiemenanlage eine Epithelverdickung ebenfalls an der Innenseite des Mantels. Die Epithelleiste wächst zu einer Falte aus, an der in der Längsrichtung eine Invagination auftritt, durch die eine longitudinale Röhre ins Innere verlagert wird. Das Ganze wird dadurch in ein aus 2 Lamellen zusammengesetztes vollständiges Kiemenblatt verwandelt. In Zwischenräumen treten Durchbrechungen der Lamellen ein und zwar von einer mittlern Zone aus, so daß die ältesten Filamentchen in der Mitte liegen. VOINEA hält diesen Modus für einen abgekürzten.

1905 beschrieb STAFFORD (85) Kiemenrudimente der canadischen Auster als Papillen.

1906 charakterisierte BOURNE (2) für das von ihm aufgestellte Genus

*Jousseauxia* <sup>1)</sup>, das der äußern Kieme entbehrt und dessen innere Kieme stark reduziert ist, die Kiemenanlage als eine Falte, welche in der von HATSCHKE für *Teredo* angegebenen Weise in der Richtung von vorn nach hinten durchfenstert wird. Aus der marginalen Brücke, welche die Filamentköpfchen vereinigt, entsteht die innere Lamelle der innern Kieme.

RICE (71, 72, 73) bestätigte, daß die Kieme von *Mytilus* aus ursprünglichen Papillen hervorgehe, wie sie von LACAZE-DUTHIERS (38) und 1887 auch von WILSON (94) beschrieben worden waren. Für die spätern Stadien soll jedoch eine Abkürzung eintreten, indem aus einer ursprünglichen Papille durch vertikale Teilung derselben ein Filament der äußern und innern Kieme entsteht; indem jedes Teilstück in der Mitte vertikal durchschlitzt wird, differenziert es sich wiederum in einen innern und äußern Teil, die verschiedenen Lamellen angehören. Bei *Mya* fand RICE dieselben Kiemenrudimente wie bei *Mytilus* (Papillen); bei *Mya*, *Anomia*, *Arca* und *Modiola* wiesen die spätern Stadien denselben aberanten Modus auf wie *Mytilus*.

Kürzere Zusammenstellungen der bisherigen Untersuchungen finden sich in den meisten einschlägigen vergleichend-anatomischen Arbeiten, kürzere Übersichten in verschiedenen Lehrbüchern (z. B. FISCHER (19) p. 919 etc.); kritische Betrachtungen geben KORSCHOLT u. HEIDER (35) und RIDWOOD (74).

Trotzdem die Literatur nur wenige vollständige Angaben bietet, lassen sich doch 2 Modi der Kiemenanlage unterscheiden: 1. die Kiemenanlage besteht aus Papillen (*Nucula*, *Mytilus*, *Mya*, *Pisidium*), bei der letztern Form entstehen die Papillen in der Richtung von vorn nach hinten, bei den übrigen in umgekehrter Richtung; 2. die Kiemenanlage ist eine Epithelfalte, welche durchschnürt bzw. durchfenstert wird und dadurch erst in Papillen zerfällt (*Teredo*, *Cyclas*, *Scioberetia*, *Jousseauxiella*). Bei *Scioberetia* geschieht die Durchfensterung abweichend von den übrigen Formen in der Richtung von hinten nach vorn. Für alle andern Formen ist nicht zu entscheiden, ob sie dem 1. oder dem 2. Modus zuzurechnen sind. Hierher gehören z. B. *Ostrea*, *Dreissensia* und die von LOVÉN (43) beschriebenen Formen (*Arca*, *Montacuta* u. a.). VOINEA (92, p. 39) rechnet *Anodonta*, wie überhaupt die Najaden, dem Faltenmodus zu; da er aber eine Durchschnürung der von ihm gefundenen hohlen Leiste, wie HATSCHKE und ZIEGLER sie beschrieben, nicht hat feststellen können, so scheint mir dieses Verfahren übereilt zu sein; die folgenden Untersuchungen werden übrigens zeigen, daß die Kiemen-

1) Später *Jousseauxiella* genannt (in: Proc. malacol. Soc. London, Vol. 7, part 5).

anlage der Najaden von derjenigen von *Cyclas* völlig verschieden ist und dem Papillenmodus angehört.

Papillen- und Faltenmodus, die beide bei unsern Süßwasserpelecypoden vorkommen, sind bei einander eingehenden histologischen Untersuchung scharf voneinander zu unterscheiden. Sie stellen allerdings beide in ihrer allerursprünglichsten Form eine Epithelverdickung dar, die aber auf den folgenden Stadien in ganz verschiedener Weise sich differenziert. Die folgenden Ausführungen werden dafür den Beweis erbringen.

### C. Material und Untersuchungsmethoden.

Die weitverbreitete Art *Cyclas cornea* beherbergt sowohl im Sommer als auch im Winter in ihren Kiemen zahlreiche Embryonen. Alle Individuen von *Cyclas*, die ich mit der von CLESSIN<sup>1)</sup> angegebenen Spezifikation nicht in Übereinstimmung bringen konnte, blieben unbenutzt. Postembryonale Stadien dieser Species verschaffte ich mir, indem ich erwachsene Tiere während des Winters 1908 bis 1909 im Aquarium hielt. Es schlüpften im Laufe dieser Zeit zahlreiche junge Tiere aus. Dieses Verfahren war sicherer, als wenn ich postembryonale Tiere an Ort und Stelle im Freien gesammelt hätte, wo man namentlich im Sommer zahlreiche junge Muscheln findet, deren Gattung geschweige Species nicht eruiert werden kann.

*Calyculina lacustris* fand ich überaus zahlreich in den Sümpfen des südlich von Marburg gelegenen Ebsdorfer Grundes (tertiärer Kalk). Postembryonale Stadien dieser Form verschaffte ich mir in der gleichen Weise wie bei *Cyclas*, nachdem ich die gesammelten Tiere von den *Cyclas*-Arten, mit denen sie vergesellschaftet vorkamen, sorgfältig getrennt hatte. Diese Form enthielt während des Winters keine Embryonen.

*Pisidium pusillum* kommt in großer Menge in einigen Lachen auf den südlich von Marburg liegenden Lahnbergen vor. Andere Muschelarten leben nicht in diesen Pfützen, so daß die dort gesammelten postembryonalen Stadien und jungen Muscheln der Species *Pisidium pusillum* zugerechnet werden mußten. Im Sommer und im Herbst 1909 schlüpfte von dieser Form auch im Aquarium eine große Zahl von Jungtieren aus, so daß auch für *Pisidium*, welches

1) CLESSIN, S., Deutsche Exkursionsmolluskenfauna, 2. Aufl., Nürnberg 1884.

in bezug auf die Kiemenentwicklung ganz andere Verhältnisse aufweist als *Cyclas cornea*, die Zugehörigkeit der postembryonalen Stadien verbürgt werden kann. *Pisidium pusillum* hat jährlich eine einmalige Brut, wie ich 2 Jahre hindurch verfolgen konnte. Aus den Muttertieren, welche ich im Aquarium hielt, schlüpften die ersten Jungen Anfang September aus.

Mein Material von Genus *Unio* war recht dürftig. Infektionen, welche ich in den Monaten Juni und Juli 1909 ansetzte, mißlangen, weil gegen Ende der Infektion die benutzten Fische zum größern Teile eingingen. Nichtsdestoweniger gelang es mir, die Entwicklung der Kiemen bei dieser Gattung wenigstens in ihren Grundzügen zu studieren. Durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. HARMS, der in jüngster Zeit seine bereits erwähnte Arbeit über die postembryonale Entwicklungsgeschichte der Najaden (23) veröffentlichte und mir in zuvorkommender Weise einige seiner Schnittserien überließ, war es mir ermöglicht, die Beobachtungen, die ich an meinem eignen Material gesammelt hatte, zu vertiefen und zu ergänzen, andererseits auch an einigen Stadien die Kiemenentwicklung bei Genus *Anodonta* zu untersuchen. Herrn Dr. HARMS spreche ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aus.

Ebenso bin ich Herrn Prof. MEISENHEIMER zu großem Dank verpflichtet, da er mir einen kleinen Teil seines *Dreissensia*-Materials (*Dreissensia polymorpha*), das er 1900 bearbeitete, in liebenswürdiger Weise zur Verfügung stellte. Dank einer sorgfältigen Aufbewahrung war dieses Material in gutem Zustande, so daß die daraus hergestellten Schnittserien nichts in bezug auf den Erhaltungszustand des Gewebes zu wünschen übrig ließen. Bedauerlicherweise fehlten in diesem Material einige Stadien.

Die benutzten Ebyronen wurden aus den an den Kiemen gebildeten Brutkapseln, die Najadenlarven aus den Cysten herauspräpariert. Zum Konservieren wurde Sublimat, Sublimat-Salpetersäure, ZENKER'sche und HERMANN'sche Lösung — heiß und kalt — mit im allgemeinen gleich gutem Erfolge benutzt. Die HERMANN'sche Lösung ergab jedoch nur für die jüngern Stadien befriedigende Resultate; für die ältern erwies sie sich als unbrauchbar. Auf Schnitten durch solche ältere, mit HERMANN'scher Lösung konservierte Individuen war das Gewebe mazeriert, wenn auch an den verschiedenen Körperstellen in verschiedenem Grade; die äußern beim Konservieren unmittelbar mit der Flüssigkeit in Berührung kommenden Teile wie Mantelrand etc. waren gut erhalten; nach oben und nach

der Mitte des Tieres zu war die Mazeration so weit fortgeschritten, daß die feinere histologische Struktur völlig undeutlich war. Diese schlechte Erhaltung des Gewebes erklärt sich daraus, daß die Tiere im Momente, in dem sie mit der Flüssigkeit überschüttet werden, ihre Schalen schließen. Die jüngern Stadien, die eine noch nicht den ganzen Körper bedeckende dünne Schale und einen noch wenig entwickelten Schließmuskel besitzen, werden gut konserviert; bei den ältern Stadien kann die Platinosmiumessigsäure nicht eindringen, sie greift wenigstens in ihren Bestandteilen, Eisessig und Osmiumsäure, die Schale an und wird dadurch in ihren hauptsächlich wirkenden Agentien vom Kalk der Schale gebunden. Wenn später die Schale durchdringbar geworden ist und die Flüssigkeit ins Innere eindringt, ist dort der Macerationsprozeß schon zu weit fortgeschritten. Wurden dagegen bei erwachsenen Tieren oder ältern Embryonen Teile der Kieme herausgenommen und dann mit HERMANN'Scher Lösung konserviert, so war an der Erhaltung des Gewebes nichts zu tadeln.

Gelang es den Embryonen, beim Konservieren den Fuß einzuziehen, so wurde häufig durch eine starke Anziehung des Fußes die Kieme in vertikaler Richtung zusammengepreßt und in Falten gelegt. Auf Schnitten war dann die histologische Struktur wie auch die Morphologie verwischt und schlecht erkennbar. Gelang es den Tieren, die Schalen vollständig zu schließen, so wurde häufig die Kieme so sehr an den Fuß angedrückt, daß derselbe Nachteil sich einstellte. Eine Behandlung mit zu starker Salz- oder Essigsäure zwecks Auflösen der Schalen hatte dieselbe üble Folge; durch den osmotischen Druck der durch Zersetzen des Calciumcarbonats entstandenen, zwischen Schalenhäutchen und Mantel eingeschlossenen Kohlensäure wurden die Kiemen stark zwischen Fuß und Mantel eingeklemmt.

Besondere Schwierigkeiten machte das Orientieren; Paraffineinbettung war von vornherein ausgeschlossen. Um die Schnitt-richtung im Nelkenölcollodium zu fixieren, wurden im Anfange der Untersuchung Papierstreifen oder Härchen benutzt, die aber nicht festlagen und sich bei der geringsten Erschütterung oder bei Druckunterschieden im Tropfen verschoben. Diese Art des Orientierens erwies sich als zu grob; es war von Anfang an wenig Aussicht vorhanden, symmetrische Schnitte zu erhalten. Ward der Tropfen auf weißes liniertgerifftes Papier gebracht, so war das Objekt nicht durchleuchtet genug, um nach den Linien der im Innern gelegenen Kiemen orientieren zu können. Ich gelangte daher im Laufe meiner

Untersuchung zu folgender Methode. Ich brachte den Nelkenölcollodiumtropfen mit dem Tier auf kleine Glasplättchen, die ich durch Zerschneiden von Objektträgern herstellte und auf die ich mittelst eines Schreibdiamanten eine grade Linie einkratzte. Diese Rißlinie legte ich nach oben, so daß das Nelkenölcollodium hineinfloß. Ich orientierte dann das Tier so, daß die Linie die Schnittrichtung angab. Die Rille war später nach der Behandlung mit Xylol, nach der Einbettung in Paraffin und dem Ablösen des Plättchens auf dem erhärteten Nelkenölcollodium als erhabene Linie sichtbar.

Totalpräparate und Präparate der aus den einzelnen Stadien herauspräparierten Kiemen erleichterten die Untersuchung wesentlich.

Die folgenden Zeichnungen von Totalpräparaten sind so orientiert, daß sie der von PELSENER (60, p. 158) aufgestellten Forderung — Cerebralregion nach vorn, Fuß nach unten und After nach hinten — genügen; die Tiere sind also stets von der linken Seite gesehen dargestellt. Die konzentrischen Anwachsstreifen der Schalen sind in den Totalbildern nicht eingezeichnet, um das Bild der innern Organisation nicht zu verwischen.

Um Wiederholungen zu vermeiden, mögen hier zunächst die Schnittrichtungen festgelegt werden. Es mußten zunächst Schnitte parallel zum ventralen Rande der Kieme geführt werden, um über die gesamte Morphologie, insbesondere aber über die Bildung der sogenannten sekundären Lamellen ins klare zu bekommen. Andererseits mußte zu den Filamenten genau senkrecht geschnitten werden, um deren Ausbildung und deren Elemente studieren zu können; schräge Schnitte ergaben verlängerte, ungenaue Bilder. Die longitudinalen Schnitte durch die Kieme zerfallen also in zwei Gruppen, in solche parallel dem marginalen Rande und solche senkrecht zu den Filamenten. Außerdem wurden transversale Schnitte durch die Kieme angefertigt, d. h. Schnitte, welche, quer durch das Tier gehend, den Filamenten parallel sind. Das Gesagte gilt für innere wie für äußere Kiemen. Sagittalschnitte durch die Embryonen lieferten leicht verständliche Bilder der Kiemen und erleichterten das Verständnis für den allgemeinen Organisationsgrad der Embryonen in weitgehendem Maße.

## D. Eigne Untersuchungen.

### I. Die Entwicklung der Kiemen bei der Gattung *Sphaerium*: *Cyclas cornea* LAM. (Hauptuntersuchungsobjekt).

#### a) Vorbemerkung über den Bau der erwachsenen Kiemen von *Cyclas cornea*.

Das Respirationsorgan von *Cyclas cornea* ist bereits mehrmals Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gewesen [ZIEGLER (95) und JANSSENS (30)]. Nichtsdestoweniger seien an dieser Stelle einige Bemerkungen über den Bau der erwachsenen Kieme gestattet. Durch dieselben soll nicht nur das Endresultat der Entwicklung kurz charakterisiert, sondern es sollen auch mehrere im Folgenden angewandte Bezeichnungen festgelegt werden.

*Cyclas cornea* besitzt jederseits zwei Lamellenkiemen. Die Kiemen der beiden Seiten vereinigen sich hinter dem Fuße. Was im übrigen die äußere Gestalt und die Lage dieser Organe anbetrifft, so verweise ich auf ein in Fig. V abgebildetes postembryonales Stadium von 3,2 mm Länge, welches im allgemeinen denselben Kiemenbau besitzt wie die ausgewachsenen Individuen. Die untern Ränder der Kieme sind etwas abgerundet, die äußere Kieme hängt nur wenig über die innere Kieme herunter. Die innere Lamelle der innern Kieme erreicht etwa die Hälfte der Höhe der äußern Lamelle, die innere Lamelle der äußern Kieme ist hingegen sehr klein. Die innere Lamelle der innern Kieme setzt nicht am untersten Rande der äußern Lamelle an, sondern ein wenig höher; zwischen beiden Lamellenrändern befindet sich an dieser Stelle eine bewimperte Rille, die sogenannte marginale Rinne, welche in den Zwischenraum zwischen den beiden Mundlappen führt. Jede der jederseitigen vier Lamellen zeigt auf ihrer Oberfläche einander parallel laufende erhöhte Leisten, sogenannte Segmente (Fig. V). Je ein Segment ist von seinen Nachbarn durch je einen Spalt, die intersegmentaren Spalten (*issp* in Fig. A<sub>1,2</sub>), getrennt, welche letztere bis auf die andere zugehörige Lamelle durchgehen. Je zwei einander entsprechende Segmente einer innern und einer äußern Lamelle sind durch Querbrücken, die interlamellaren Brücken (*ib* in Fig. A<sub>1</sub>) miteinander verbunden; außerdem sind die Segmente einer Lamelle in gewissen Abständen durch horizontal verlaufende Stränge, die intersegmentaren Verbindungen, miteinander verknüpft (*isv* in Fig. A<sub>2</sub> und Fig. V).

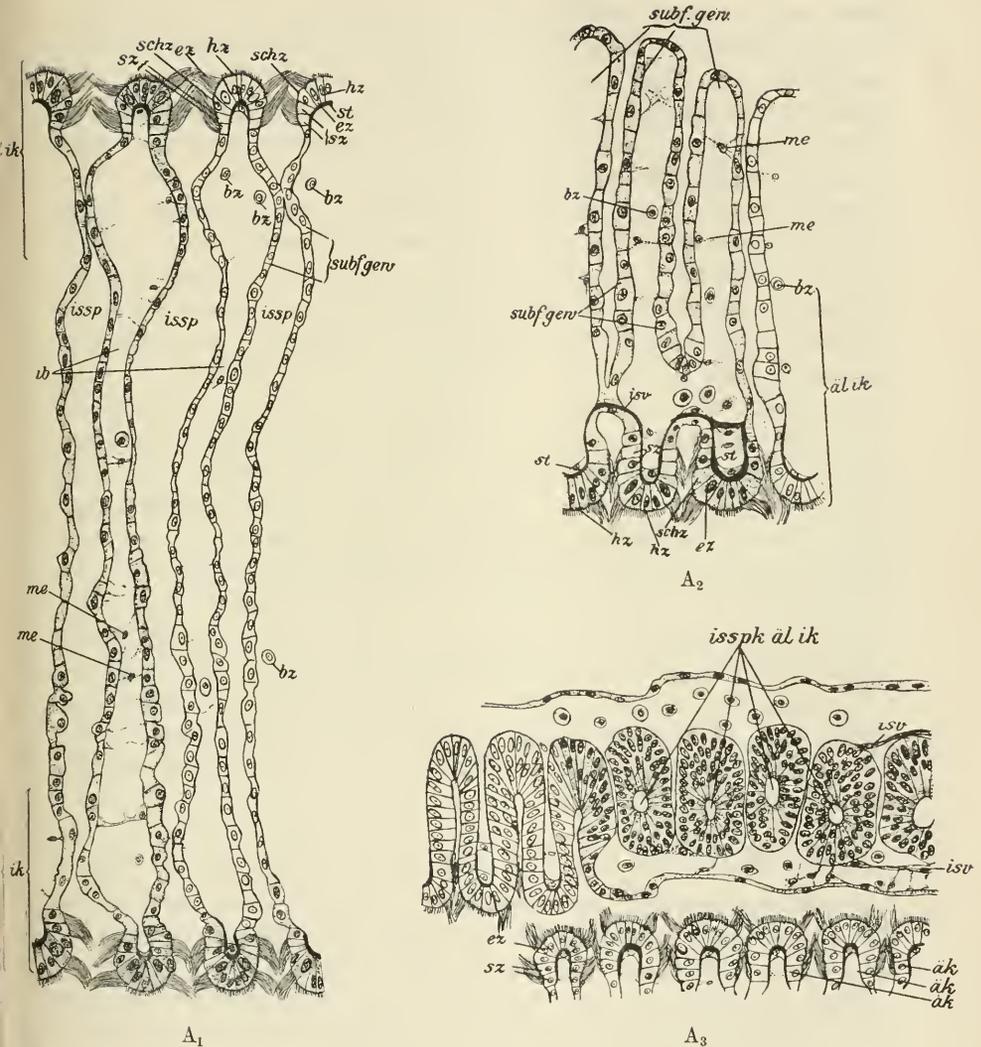


Fig. A<sub>1</sub>—A<sub>3</sub>.

*Cyclas cornea*. Bilder longitudinaler Schnitte durch die innere Kieme.

Fig. A<sub>1</sub>. Schnitt durch den untern Teil. Beide Lamellen, äußere und innere, *äl. ik* und *il. ik*, sind vorhanden. 170:1.

Fig. A<sub>2</sub>. Schnitt durch den dorsalen Teil, in dem nur noch die äußere Lamelle (*äl. ik*) vorhanden ist. 204:1.

Fig. A<sub>3</sub>. Schnitt durch den Insertionsbezirk; es sind die Kuppen (*isspk. ül. ik*) sichtbar, in welchen die Intersegmentarspalten der äußern Lamelle der innern Kieme endigen. 204:1.

Diese Intersegmentarverbindungen bilden mit dem im Innern der Segmente gelegenen Stäbchen- oder Stützgerüst (s. *isv* u. *st* in Fig.  $A_2$ ) ein Gitterwerk. Die ganze Kieme stellt so eine Reihe mit den langen Seiten nebeneinander gestellter schmaler Kämmerchen dar, in denen das Blut circuliert und der Gasaustausch stattfindet. Die kurzen Seiten der Kämmerchen sind in gewissen Höhen durch die intersegmentaren Verbindungen verbunden. Am ventralen Ende sind die Kämmerchen zugespitzt und bei der inneren Kieme durch ein besonderes, in seiner Genese weiter unten beschriebenes Gewebe miteinander vereinigt. Weitere Einzelheiten werden aus der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung sich ergeben. Die Segmente zeigen auf ihrer Außenseite bestimmt angeordnete Zellen; es sind die bewimperten Höhen- (*hz*) und Eckzellen (*ez*) (s. Fig.  $A_1, A_2$ ), auf jeder Seite je eine wimperlose Spaltzelle (*schz*) und je zwei mit langen Cilien besetzte Seitenzellen (*sz*) zu unterscheiden. An die Seitenzellen (*sz*) schließt sich das subsegmentäre Gewebe (*subf. gew*) an. Im Innern der Interlamellarbrücken und der Segmente selbst sind Mesenchymzellen, als sogenannte intersegmentare Brücken (*me*) und Blutzellen (*bz*), wahrzunehmen. Fig.  $A_3$  stellt einen Schnitt durch den obern Teil der äußern Lamelle der innern Kieme dar; dieser Schnitt erklärt sich daraus, daß die intersegmentaren Spalten in ihren dorsalsten Teilen sich noch über den Insertionsrand der Kieme fortsetzen und in kleinen Kuppen endigen. Auf diese Besonderheit, die an jeder Kiemenlamelle sich findet, wird weiter unten zurückzukommen sein.

#### b) Die Entwicklung der Kiemen von *Cyclas cornea*.

Innere wie äußere Kiemen werden bei *Cyclas cornea* im Verlaufe der Entwicklung innerhalb des Muttertieres angelegt; beim Verlassen der Brutstätte haben beide bereits einen Organisationsgrad erreicht, der im allgemeinen demjenigen der Kiemen des erwachsenen Tieres entspricht. Die äußere Kieme entsteht später als die innere.

### 1. Innere Kieme.

#### α) Anlage und Zerlegung derselben in Filamente.

Es muß zunächst das Entwicklungsstadium der jungen Muschel festgestellt werden, auf welchem die innere Kieme ihrer allerersten Anlage nach sich bildet, und es ist zu untersuchen, aus welchen Elementen des betreffenden embryonalen Stadiums diese Anlage ent-

steht. Die Anlage dieser Kieme tritt im Vergleich zu der gesamten Dauer der Entwicklung, welche die Embryonen in den Bruttaschen durchmachen, verhältnismäßig früh auf. Die Angabe ZIEGLER's (95), daß die Mantelfalte und die Kiemenfalte in der Richtung von hinten nach vorn sich bilden sollen, während andererseits in der weitem Entwicklung der Kiemenfalte die Differenzierungen, wie ZIEGLER weiter angibt, am Vorderende, also an dem zuletzt gebildeten, jüngsten Teile, vor sich gehen, schienen mir einen Widerspruch einzuschließen, zumal ich schon im Anfange meiner Untersuchung fand, daß die Mantelfalte in der Richtung von vorn nach hinten wächst. Wie meine spätern Studien mir zeigten, gilt letzteres aber nur von einem gewissen Stadium ab, und die ZIEGLER'sche Bemerkung ist für die ersten Stadien vollkommen zutreffend. Die Kiemenanlage bildet sich auf Stadien, die nur wenig älter als die Trochophora sind, soweit man bei einer Form mit Brutpflege wie *Cyclas cornea* noch von einer Trochophora reden kann. Dergleichen Stadien sind aber bisher in bezug auf die Kiemenanlage kaum untersucht, vielmehr sind meist ältere Stadien mit bereits differenzierter Kiemenanlage als die ersten Stadien beschrieben worden. Daß eine ebenso frühzeitige Entstehung der Kieme auch bei andern Formen vorkommt, erhellt aus den Zeichnungen LOVÉN's (43), HATSCHEK's (24) und MEISENHEIMER's (45). Die Kieme, innere wie äußere, gehört dem größten Teile ihrer Entwicklung nach den postlarvalen Stadien an. RYDER's Bemerkung (75, p. 78), daß das Branchialsystem erst dann entsteht, nachdem das eigentliche Larvenstadium durchgemacht und die sonstige Metamorphose beendet ist, trifft im allgemeinen zu; es darf jedoch nicht unerwähnt bleiben, daß bei *Cyclas cornea* ein Larvenorgan, die Urniere, noch dann persistiert, wenn die Kiemenanlage bereits weitgehend differenziert ist.

Ich behandle hier zunächst diejenigen Stadien, welche der Anlage der Kieme vorausgehen. Es ist zweckdienlich, hierbei mit dem in Fig. B (S. 191) abgebildeten Stadium zu beginnen. Auf diesem Stadium ist die Schalendrüse *sd* noch sattelförmig eingeknickt, steht aber im Begriff, sich über das Tier auszubreiten, Cerebral- (*cg*) und Pedalganglion (*pg*) sind in Bildung begriffen, während von der Byssusdrüse wie auch von den Gehörbläschen noch nichts vorhanden ist. Die in Bildung begriffenen Ganglien haben sich noch nicht vom Ectoderm losgelöst. Im obern Teile des Tieres, oberhalb des Enddarmes, befindet sich — in der Figur nicht eingezeichnet — ein

Zellhäufchen, in dem einzelne Zellen als Geschlechtszellen erkennbar sind. Es ist jener Zellenkomplex, welcher von MEISENHEIMER (46) als gemeinsame „Primitivanlage von Herz, Perikard, Niere und Geschlechtszellen“ beschrieben wurde und der bereits in Differenzierung eingetreten ist. Der Verlauf des Darmtractus, die Lage des Magens (*ma*) mit seinen beiden Ausstülpungen, den Lebersäckchen (*ls*), geht aus der Fig. B deutlich hervor und braucht hier nicht weiter erwähnt zu werden. Das abgebildete Stadium ist etwas älter als dasjenige, welches man für *Cyclas cornea* als Trochophorastadium bezeichnen könnte, und unterscheidet sich von dem letztern nur durch den Schwund der Kopfblase und die stärkere Ausprägung des Fußes (*fu*).

Auf den folgenden Stufen der Entwicklung erleidet der Körper eine durchgreifende Umgestaltung, indem vom hintern Ende aus, d. h. der Gegend, welche den After enthält, eine Vorbuchtung der obern Körperregion nach beiden Seiten stattfindet und dadurch die bisher kugelige oder ovale Form verloren geht. In Fig. C ist eines dieser Stadien im Bilde festgehalten. Die Schalendrüse (*sd*) hat sich über den Embryo weiter ausgebreitet, die Cerebralganglien (*cg*) haben sich vom Ectoderm abgelöst und zu beiden Seiten des Schlundes verlagert, auch das Pedalganglion (*pg*) löst sich ab; das Visceralganglion (*vg*) beginnt in Gestalt einer Ectodermverdickung sich anzulegen. Die Byssusdrüse (*by*) ist an Totalpräparaten als dunkler Zellenhaufen wahrnehmbar; auf Schnitten zeigt sie sich in Form von zwei zu beiden Seiten der Medianlinie des Körpers gelegenen seichten Einbuchtungen des Ectoderms. Die Ausbildung der innern Organe ist kaum erheblich fortgeschritten gegenüber dem Stadium der Fig. B. An etwas ältern Stadien (Fig. D) hat sich die Schalendrüse (*sd*) weiter über den dorsalen Teil des Tieres ausgedehnt. Im hintern Teil ist die Ectodermwucherung, aus welcher das Visceralganglion (*vg*) hervorgeht, deutlicher wahrnehmbar. Die erwähnte Vorwölbung der obern Körperpartie nach beiden Seiten hin ist weiter nach vorn fortgeschritten.

Hat diese Hervorwölbung die mittlern Regionen des Körpers erreicht, so tritt an der ventralen Seite des nach beiden Seiten überragenden Körperteiles eine Verdickung des Ectoderms auf, die in dem hintern Teile beginnt und allmählich nach vorn sich fortpflanzt. Diese seitliche Hervorwölbung der dorsalen Körperpartie, die eine grobe Falte darstellt, ist die erste Anlage des Mantels. Die Zellenwucherung, die an der nach

ventral gekehrten Seite dieser Falte stattfindet, gibt zur Entstehung einer Leiste Veranlassung, welche im hintersten Teile des Tieres am weitesten fortgeschritten und mithin dort am deutlichsten zu sehen ist. Äußerlich erscheint sie durch die überragende Mantelfalte etwas verdeckt. Diese Leiste stellt die erste Anlage der innern Kieme dar. Sie erleidet sehr bald eine Veränderung,

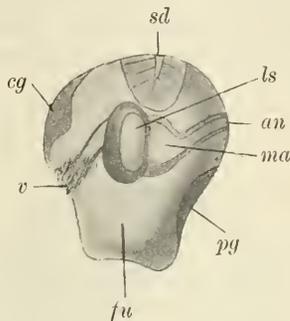


Fig. B.

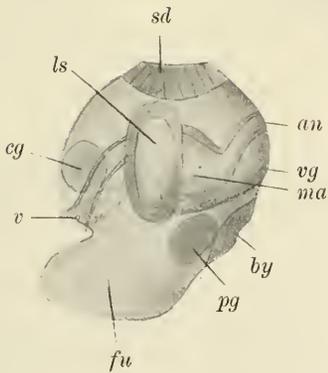


Fig. C.

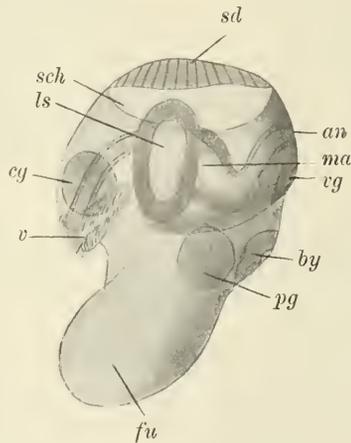


Fig. D.

Fig. B—D.

Junge Entwicklungsstadien von *Cyclas cornea*. (Die Kieme ist noch nicht angelegt.) 128: 1.

Fig. B. Stadium etwas älter als das Trochophorastadium.

Fig. C. Stadium etwas älter als dasjenige der Fig. B.

Fig. D. Stadium mit lateraler Vorwölbung der dorsalen Körperhälfte (erste Anlage der Mantelfalte).

Erklärung der Bezeichnungen — auch für die folgenden Textfiguren — siehe die Tafelerklärung.

indem ihre Zellen in lebhafte Teilung eintreten und infolgedessen das Ganze in der Richtung von vorn nach hinten zu einer Falte auswächst. An gut gefärbten Embryonen ist diese Falte und der ganze Prozeß, durch den sie gebildet wird, besonders dann gut wahrzunehmen, wenn die Tiere auf den Rücken gelegt werden. Die Falte erscheint in dieser Stellung schräg nach außen und oben gerichtet. In Fig. E ist ein Stadium abgebildet, auf welchem die Kiemenfalte unterhalb der Mantelfalte sichtbar ist; vorn in der Gegend der beiden Lebersäckchen geht sie in eine Leiste über. Was

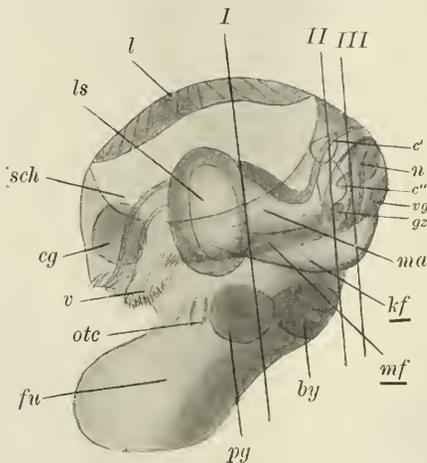


Fig. E.

Stadium von *Cyclos cornea* mit undifferenzierter Kiemenanlage (Ectodermleiste *kf*) an der ventralen Seite des Mantelwulstes (*mf*); die Linien *I*, *II*, *III* geben die Lage der Schnitte in Fig. 1a-c (Taf. 4) an. 128:1.

die allgemeine Organisation dieser Entwicklungsstufe anbetrifft, so zeigt sie sich gegenüber derjenigen von Fig. D äußerlich wenig fortgeschritten. Das Visceralganglion (*vg*) nur ist deutlicher und größer geworden. Der bereits erwähnte, im hintern Teile des Embryos gelegene Zellenkomplex ist etwas nach vorn verlagert und weiter differenziert. Zu beiden Seiten des aufsteigenden Teiles des Enddarmes findet man je 2 miteinander zusammenhängende Bläschen (Fig. E, *c'* u. *c''*), die Cölomsäckchen.<sup>1)</sup> In der untern Wandung

1) Dieselben Bläschen hat MEISENHEIMER (46) als „Perikardialbläschen“ bezeichnet. Die Gründe, welche mich veranlassen, diese Bezeich-

der untern Cölomsäckchen liegen die Geschlechtszellen, deren Gesamtzahl sich auf 6—8 beläuft (s. Taf. 4, Fig. 1 b, c' u. c'', g<sub>z</sub>). Ein anderer Teil der ursprünglichen Zellenmasse hat sich zu einem drüsigen Schlauche entwickelt, der Niere *n* (Fig E u. Fig. 1 c, Taf. 4), welche zwischen Fuß und Kiemenleiste nach außen mündet.

Da die Umwandlung der ursprünglichen Ectodermverdickung zu einer Falte in der Richtung von hinten nach vorn allmählich fortschreitet, so sind auf Querschnittserien in der Richtung von vorn nach hinten verschiedene Stadien des Umwandlungsprozesses anzutreffen. Schnitte einer solchen Serie durch einen Embryo, der ein wenig jünger als das in Fig. E abgebildete Stadium ist, sind in den Figg. 1 a—c (Taf. 4) dargestellt. Schnittrichtung und Lage der Schnitte sind in Fig. E eingezeichnet; Linie I entspricht der Tafelfig. 1 a, Linie II der Tafelfig. 1 b, Linie III der Tafelfig. 1 c. In den beiden letztern Schnitten sind nur die rechten Hälften des Embryos gezeichnet. Während Tafelfig. 1 a einen soliden Zapfen (*kt*) als Anlage der Kieme aufweist, ist in den hintern Schnitten (Tafelfig. 1 c u. 1 b) eine Falte (*kf*) mit deutlichem Lumen an dessen Stelle getreten; diese Falte erscheint weitlumiger als der Mantelwulst (*mf*), der von ihr nur schwach abgesetzt ist. Es sei schon an dieser Stelle bemerkt, daß die Mantelfalte (*mf*) vorn etwas schneller nach unten über die Kieme herabwächst als in ihrem hintern Teile und daher an dieser Stelle die Kieme sehr bald verdeckt; aus den erwähnten Schnittbildern gehen auch diese Verhältnisse klar hervor.

Die gleiche Entstehung der innern Kieme aus einer Ectodermleiste, die zu einer Falte auswächst, ist von HATSCHKE (24) für *Teredo*, von VOINEA (92) für *Anodonta* beschrieben worden. Daß bei der letztern Form nach meinen Untersuchungen auf den folgenden Stadien die Anlage sich ganz anders differenziert, habe ich bereits oben angegeben. ZIEGLER (95) hat die allerersten Stadien der Kiemenentwicklung nicht beschrieben; seine Angaben über die Bildung des Mantels decken sich mit den vorliegenden; nach seinen Ausführungen soll der Bildung des Mantelwulstes in der Linie der Mantelrinne, d. h. des Absatzes, den das lateralwärts vorgewölbte Ectoderm mit dem nicht vorgewölbten bildet, eine Epithelverdickung vorausgehen; in

---

nung fallen zu lassen und die Bläschen als „Cölomsäckchen“ aufzufassen, werde ich weiter unten in dem Abschnitte über die Bildung des Herzens und der Blutbahnen auseinandersetzen.

dieser Epithelverdickung ist die Kiemenleiste, wie sie im vorstehenden beschrieben wurde, leicht zu erkennen.

Das Lumen der Kiemenfalte kommuniziert — wenigstens vorläufig — in seiner ganzen Ausdehnung mit der Körperhöhle und dem Lumen der Mantelfalte. Die Kiemenfalte besteht aus einem einschichtigen Epithel hoher Cylinderzellen, denen im Innern zahlreiche Mesenchymzellen (*me*, Tafelfig. 1 b u. c) anliegen. An der Innenseite der Falte etwas oberhalb vom untern Rande erblickt man auf Schnitten durch die folgenden Stadien eine Flimmerzelle. In ihrer Gesamtheit machen diese Flimmerzellen eine Flimmerlinie aus, welche dem untern Rande der Kiemenfalte parallel läuft. Ihr gegenüber befindet sich in gleicher Höhe eine entsprechende Wimperzone auf dem Fuße, die oberhalb der Byssusdrüse sich hinzieht. Diese letztere Flimmerlinie ist der erstern parallel und in vertikaler Richtung ebenfalls auf eine Zelle beschränkt. Fig. 2 (Taf. 4) diene zur Erläuterung der erwähnten Flimmerzelle (*f*) auf Kieme (*kf*) und Fuß (*fu*). Daß die Flimmern auf der Kiemenfalte erst nach der Bildung der Falte entstehen, ist sicher. Ob sie an den ältesten hintern Teilen zuerst sich entwickeln, konnte ich nicht entscheiden; jedoch ist eine solche Bildung wahrscheinlich. Den erwähnten Flimmerstreifen auf dem Fuße konnte ich an frühern Stadien nicht auffinden; er scheint mir auf den erwähnten Stadien erst zu entstehen, zumal ich feststellen konnte, daß diese Flimmerlinie ursprünglich am Hinterende oberhalb der Byssusdrüse eine Unterbrechung zeigt und erst im weitern Verlaufe der Entwicklung diese Lücke geschlossen wird. Die Flimmern sind zarter als diejenigen des Velums. Bereits ZIEGLER (95) hat eine Bewimperung an der Innenseite der Kiemenfalte und den Flimmerstreifen auf dem Fuße wahrgenommen, konnte aber über die Funktion der beiden nicht ins klare kommen.

Die Kiemenfalte beginnt auf den folgenden Stadien stark nach unten zu wachsen und verliert dabei ihre schräge Stellung gegen die Vertikalebene des Körpers, indem die beiden geschilderten Flimmerlinien wie zwei Bürsten ineinander greifen. Man vergleiche Fig. 3 (Taf. 4). Die Kieme wird durch dieses Ineinandergreifen der Flimmern (*ff*) an den Fuß befestigt. Auf den Zweck und das weitere Schicksal dieser Konkreszenzerscheinung komme ich weiter unten zurück. Sie beruht auf einer eigenartigen Fähigkeit des Acephalengewebes, derartige lockere Verbindungen vermittels Flimmerbürsten herzustellen, die namentlich der Kieme und dem

Mantel zukommt. Es ist dieselbe Art von Verbindung, wie sie zuerst von SABATIER (76), dann von PECK (63) u. a. für einige Filamentkiemen wie bei *Arca*, *Mytilus* als lockere Vereinigung der einzelnen Filamente beschrieben wurde. In der einschlägigen vergleichend-anatomischen Literatur haben PECK (63), JANSSENS (30) die Bezeichnung „Konkreszenz“ nur für solche Prozesse angewandt, bei welchen es zu einem Verwachsen von Geweben kommt, während sie die „Flimmerbürsten“ nur als eine erste Stufe der Konkreszenz bezeichneten. PELSENER (60, p. 339) bezieht auch die Cilienbürsten in den Begriff der „Konkreszenz“ ein, wofür letzteres Beispiel ich mich in meiner Bezeichnungsweise anschließe.

Ich wende mich nunmehr den Differenzierungsprozessen zu, welche an der durch lebhaftes Wachstum vergrößerten Kiemenfalte oder Kiementasche auftreten und durch welche die Kieme in eine Reihe hintereinander gelegener vertikaler, am untern Ende miteinander kommunizierender Röhren zerspalten wird. Dieser Prozeß tritt zuerst am vordern Ende der Kiemenanlage, also an deren jüngsten Teilen, ein. Die Kiemenfalte erstreckt sich nach vorn bis etwa in die Mitte der Lebersäckchen und endet hier in einer von vorn unten nach hinten und oben schräg aufsteigenden Linie gegen den vordern Teil des Körpers, d. h. sie bildet zwei abgrenzende Rinnen in dieser Richtung, die eine mit dem Mantel, die andere mit dem Körper; die erstere, welche nach außen gelegen ist, ist etwas weiter nach vorn geschoben als die letztere. Für das Verständnis der Lagebeziehung dieser beiden Rinnen verweise ich vorläufig auf die Fig. 4a u. b (Taf. 4), die einer longitudinalen Serie durch eine allerdings bereits weitgehender differenzierte Kieme entnommen sind. Aus dem in bezug auf das Alter jüngern Stadium in Fig. F (folgende Seite) gehen die allerersten Differenzierungsprozesse hervor, welche die Kiemenfalte erleidet. Es entstehen nämlich vom untern Rande her in gewissen Abständen Einbuchtungen des äußern Epithels, welche allmählich nach oben fortschreiten. Auf diese Weise werden Rillen gebildet, welche den oben erwähnten Grenzzinnen der Kieme mit Mantel und Körper parallel sind. Die Einbuchtungen treten sehr frühzeitig auf, und fast gleichzeitig bilden sich 2 Einbuchtungen; es bedarf eines großen Materials, um ein Stadium mit nur einer Einbuchtung aufzufinden. Neben einer vordern ersten Einbuchtung findet sich fast stets eine zweite, wenn auch nur schwach angedeutet. Auf der dem Fuße zugekehrten Kiemenseite treten vorderhand noch keinerlei Veränderungen ein. Schnitte durch eine Kiemenanlage, wie sie Fig. F

darstellt, zeigen nichts weiter als Einbuchtungen auf der Außenseite. Die Kiemenanlage enthält auf diesem Stadium im vordern Teile noch ein so geringes Lumen, daß sie hier eher als Leiste denn als Falte zu bezeichnen wäre. Weil die ersten Differenzierungen klarer

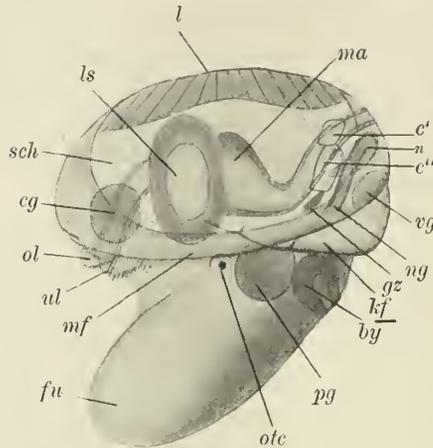


Fig. F.

Stadium wenig älter als Fig. D mit in Differenzierung begriffene Kiemenanlage (*kf*). Schräg aufsteigende Invaginationen auf der Außenseite der Ectodermlaiste, welche in der Richtung von hinten nach vorn zu einer Falte wird. 128:1.

an einem Totalpräparat (Fig. F) zu sehen sind, habe ich davon abgesehen, Schnitte durch ein entsprechendes Stadium abzubilden. Die Organisation der in Frage stehenden Stadien geht ebenfalls aus Fig. F hervor; das durch Invagination entstandene Lumen der Byssusdrüse (*by*) ist ins Innere des Fußes verlagert (s. auch Tafelfig. 1 b). Ein neues Organ, die Otocyste (*otc*), die auf dem Stadium in Fig. E (S. 192) in Form einer vor dem Pedalganglion gelegenen Grube (*otc*) des Ectoderms angelegt war, ist als hohle Kugel ins Innere gerückt.

Ich habe es bisher unterlassen, bei den beschriebenen Stadien die Urniere zu erwähnen. Sie ist auf dem zuletzt geschilderten Stadium noch vorhanden und liegt in der Gegend des linken Lebersäckchens. Ihr Bau ist für *Cyclops cornea* bereits von STAUFFACHER<sup>1)</sup> beschrieben worden; die Darstellung dieses Forschers weicht jedoch

1) STAUFFACHER, H., Die Urniere bei *Cyclops cornea*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63, 1897.

ab von derjenigen, welche für andere Acephalen, z. B. von MEISENHEIMER (45) für *Dreissensia polymorpha*, gegeben wurden. Leider ist es mir bislang nicht gelungen, die Urniere in ihrer ganzen Ausdehnung auf einem Schnitt zu treffen, mir über ihre Zusammensetzung völlig klar zu werden und STAUFFACHER'S Angaben zu kontrollieren. Ich hoffe in nächster Zeit eine besondere Darstellung über den Bau und die Entwicklung der Urniere an anderer Stelle geben zu können. Auf den folgenden Stadien wird dieses Organ zurückgebildet und ist nicht mehr wahrnehmbar.

Auf die Gestaltungsprozesse, welche die Bildung der Velen, des Herzens und der Blutbahnen einleiten, komme ich weiter unten eingehend zu sprechen.

Auf den folgenden Stadien der Entwicklung wachsen den Rinnen auf der äußern Seite der Kiemenfalte von der Innenseite her entsprechende parallel verlaufende, seichtere Einbuchtungen entgegen, und es kommt zu Durchbrechungen. Diese Invaginationen auf der Innenseite nehmen aber nicht, wie ZIEGLER'S Beschreibung vermuten läßt, vom untern Rande ihren Ursprung, sondern beginnen etwa  $15-20\mu$  oberhalb des letztern. Daher kommt es nur an dieser Stelle, also im mittlern Teile der Falte, zu Durchbrechungen, nicht aber am untern Rande. Die Durchbrechung schreitet dann von dem erwähnten Punkte aus nach oben fort. Durchbrechungen sind schon dann vorhanden, wenn die Einkerbungen auf der Außenseite noch nicht den dorsalen Rand, d. h. die Insertionslinie der Kieme, erreicht haben. Die Zerlegung der Kiemenfalte in Röhrchen, oder, besser gesagt, ihre „Durchfensterung“, findet in der Richtung von vorn nach hinten statt. Das Prinzip der Zerlegung geht deutlich hervor aus den in den Figg. 4a—c (Taf. 4) abgebildeten Schnitten. Die Richtung und Lage der Schnitte ist an dem in Fig. G (folgende Seite) in toto dargestellten entsprechenden Stadium eingezeichnet (I entspricht der Fig. 4a, II der Fig. 4b, III der Fig. 4c, IV der Fig. 4d, V der Fig. 4e). Tafelfig. 4a zeigt die Konkreszenz  $\text{ff}$  zwischen Fuß ( $fu$ ) und Kieme ( $kf$ ); Tafelfig. 4a und 4b weisen Einkerbungen auf der Außenseite auf; in Tafelfig. 4c finden wir die erste Durchbrechung, den ersten Interfilamentarspalt ( $issp_1$ ); Schnittfig. 4d geht durch den obern Kiementeil und zeigt, wie die Kieme in den Mantel übergeht; Schnitt 4e ist noch etwas höher gelegen. Sämtliche abgebildeten 5 Schnitte entstammen derselben Serie. Auf dem geschnittenen Stadium ist noch kein eigentliches Filament gebildet außer dem Grenzfilament  $f_0$ . Einen weitern Fortschritt in der Zerlegung der Falte zeigen die in den Figg. 7a

u. b (Taf. 5) dargestellten Schnitte einer longitudinalen, dem untern Kiemenrande parallelen Serie durch die Kieme eines Stadiums, das zwischen die Figg.  $H_1$  u.  $I_1$  (S. 200, 201) einzureihen ist.

Zum Verständnis dieser Schnitte ist es jedoch erforderlich, zunächst einige mittlerweile eingetretene Gestaltungsvorgänge klar zu machen.

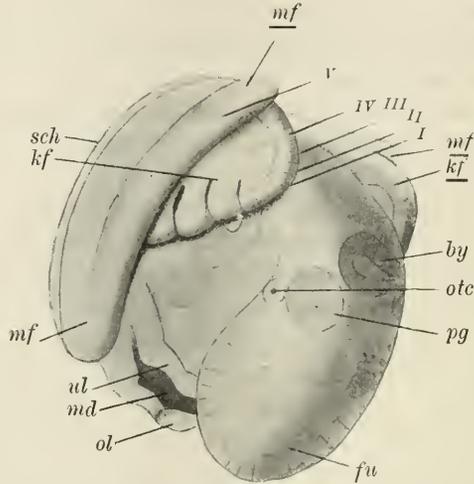


Fig. G.

Embryo, schräg von unten gesehen mit differenzierter, in „Durchfensterung“ begriffener Kiemenanlage (*kf*). 128:1.

Die Linien *I, II, III, IV, V* markieren die Lage der Schnitte in Fig. 4a—e (Taf. 4).

Aus der vorliegenden Darstellung über die Bildung der ursprünglich kontinuierlichen Kiemenfalte geht hervor, daß dieselbe mit der Mantelfalte zusammenhängt. Daß die Mantelfalte in ihrem hintern Teile nicht so schnell über das Respirationsorgan herunterwächst wie im vordern Teile, ist bereits erwähnt worden. Wenn die ersten Differenzierungsprozesse an der Kiemenfalte auftreten, beginnt der hintere Teil, d. h. derjenige, in welchem Kiemenfalte und Mantelfalte noch nicht deutlich gegeneinander abgegrenzt sind, nach hinten zu wachsen. Während dieses Wachstums haben sich allmählich Mantel und Kieme immer deutlicher gegeneinander abgegrenzt, und an dem Teil, welcher dem Mantel zugehört, wird ein an der Innenseite gelegenes Zäpfchen deutlich sichtbar. In Fig. G ist ein Anfangsstadium dieses Prozesses dargestellt; in dieser Figur ist der Embryo schräg von unten gesehen gezeichnet, um die Lagebeziehung zwischen Kieme und Mantel

deutlich zu machen. Im weitem Verlaufe des einseitigen Wachstums nach hinten kommt es zu einer Vereinigung; die Kiemen der beiden Seiten berühren sich; die Zäpfchen der beiden Seiten verschmelzen miteinander und bilden das Intersiphonalseptum. Die Berührung der Kieme findet statt, wenn 3 Durchbrechungen<sup>1)</sup> an der Kieme gebildet sind. Auf einige histologische Einzelheiten, die bei diesem Prozesse besonders in die Augen fallen und zum Teil für den Zusammenhang zwischen innerer und äußerer Kieme bemerkenswert sind, komme ich weiter unten bei der Besprechung der Bildung der Siphonen zurück. Hier mag es vorläufig genügen, festzustellen, daß durch diesen Prozeß eine Scheidung des mittlerweile durch die stark nach unten wachsende Mantelfalte gebildeten Mantelraumes in eine ventral gelegene Atemkammer und einen dorsal liegenden Cloakenraum eingetreten ist. Das gemeinsame Wachstum von Kieme und Mantelfalte nach hinten ist durch die Figg. X<sub>1</sub>—X<sub>5</sub> (S. 245) illustriert, auf die ich hier vorgreifend hinweisen möchte. Die Tiere sind in diesen Zeichnungen von hinten gesehen dargestellt.

In kurzen Worten möge der Fortschritt in der allgemeinen Organisation der Embryonen festgestellt werden, wie er während der beschriebenen Umgestaltungen eintritt. Wenn die beiden Kiemen und die Zäpfchen, welche das Intersiphonalseptum (*es* in Fig. X<sub>3</sub>) bilden, sich berühren, bemerkt man eine Teilung der Lebersäckchen (*ls*), das Visceralganglion löst sich vom Ectoderm ab und wandert ins Innere (s. Fig. H<sub>1</sub> S. 200); die Herzentwicklung ist noch nicht ganz abgeschlossen. Die Geschlechtszellen lagern sich allmählich nach vorn und beginnen aus der untern Wandung der untern Cölomsäckchen (*c''* in Tafelfig. 1b) herauszurücken; sie bildeten bis dahin eine mediane, einheitliche Platte, die jetzt anfängt sich in der Mitte zu spalten und zu zwei getrennten Komplexen zu werden.

Kehren wir nun zu den Schnittfigg. 7 a u. 7 b (Taf. 5) zurück. Sie sind einer Serie entnommen, welche etwas zur Vertikalebene des

1) Es ist nicht von Vorteil, die Zahl der entstandenen Filamente oder der Einkerbungen auf der Kiemenfalte als Charakteristikum für den Entwicklungsgrad der Embryonen zu benutzen, da einer solchen Feststellung namentlich bei ältern Stadien Schwierigkeiten sich bieten. Ich werde soweit wie möglich davon absehen. Bei denjenigen Formen wie z. B. *Dreissensia*, *Anodonta*, *Mytilus*, bei denen die hintersten Filamente sehr klein sind und gegenüber den größern vordern fast verschwinden, ist diese Methode vorteilhafter und von LACAZE-DUTHIERS (38) und WELTNER (93) mit Erfolg angewandt worden.

Körpers geneigt ist und daher sich dazu eignet, auf beiden Seiten verschiedene Entwicklungsgrade der Kiemen zu demonstrieren. Die weitem Schmitte derselben Serie, die nicht gezeichnet sind, zeigen, daß eine Berührung der Kiemen der beiden Seiten eher eintritt als

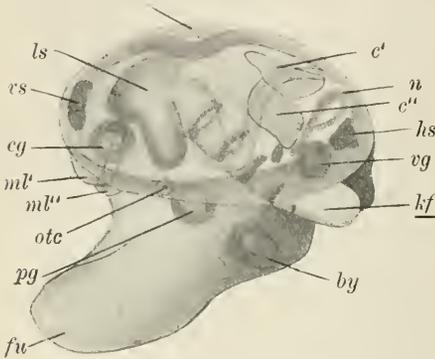
Fig. H<sub>1</sub>.

Fig. H<sub>1</sub>. Stadium mit durchfensterter Kiemenanlage (*kf*) (2 Interfilamentarspalten). 80:1.

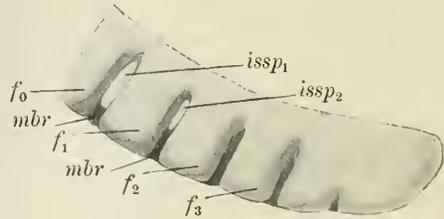
Fig. H<sub>2</sub>.

Fig. H<sub>2</sub>. Kieme aus Fig. H<sub>1</sub> stärker vergrößert dargestellt. (Nach Totalpräparat der Kieme gezeichnet.) Etwa 150:1. *issp*<sub>1</sub> 1., *issp*<sub>2</sub> 2. Interfilamentarspalt. *f*<sub>0</sub>, *f*<sub>1</sub>, *f*<sub>2</sub> Grenzfilament, 1., 2. Filament.

eine Berührung der beschriebenen Zäpfchen bzw. eine Verschmelzung derselben, wie es ja auch aus der Fig. X<sub>3</sub> hervorgeht. Schnittfig. 7a zeigt in ihrer rechten Hälfte die untere Brücke, an welcher an der Innenseite keine Einkerbungen auftreten; die linke Hälfte ist etwas höher gelegen und zeigt die seichtern Invaginationen auf der innern Kiemenseite und den Beginn der Durchfensterung. Die rechte Hälfte der Tafelfig. 7b zeigt einen weitem Fortschritt in dieser Zerlegung, während die höher gelegene linke Seite nur noch einen Interfilamentarspalt *issp*<sub>1</sub> aufweist. In der Fig. 7a sind Teile der Flimmerbürsten (*ff*) zwischen Kieme und Fuß angeschnitten. Aus Schnittfig. 7b geht hervor, daß auch die Kiemenanlagen der beiden Seiten durch Konkreszenz miteinander verknüpft werden (*ff*). Daß die Flimmerlinie auf dem Fuße über der Byssusdrüse sich schließt, ist bereits betont worden. Die Flimmerlinie auf den Kiemen schreitet ebenfalls mit dem Wachstum derselben weiter nach hinten und oben fort. Die Vereinigung der beiden Kiemen durch das Ineinandergreifen der Flimmern findet in der Richtung von unten nach oben statt, denn

auf höher gelegenen Schnitten derselben Serie sind Flimmern zwar auf beiden Kiemenenden vorhanden, aber nicht miteinander verbunden.

Fig.  $H_2$  u.  $I_2$  zeigen die Kiemen der Stadien aus Fig.  $H_1$  u.  $I_1$  stärker vergrößert. In Fig.  $I_2$  ist auch die Flimmerlinie ( $ff$ ) auf

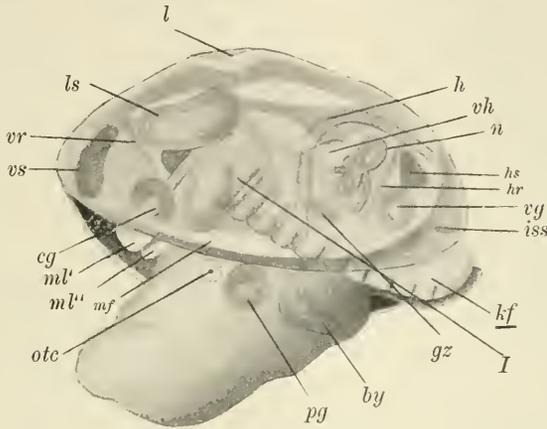


Fig.  $I_1$ .

Stadium mit weiter durchfenstertener Kiemenfalte ( $kf$ ) (6 Interfilamentarspalten). Die Kiemenfalten der beiden Seiten haben sich hinter dem Fuße vereinigt. Die Linie  $I$  kennzeichnet die Lage des Schnittes in Fig. 5 (Taf. 4). 80:1.

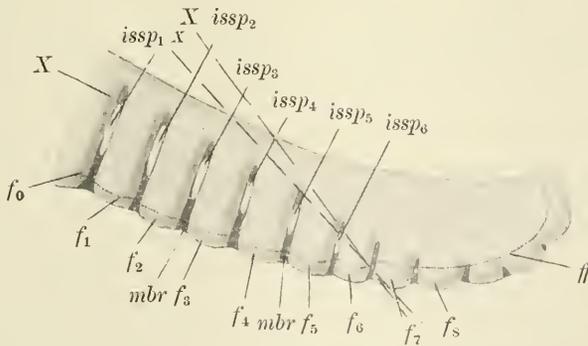


Fig.  $I_2$ .

Kieme aus Fig.  $I_1$  stärker vergrößert. (Nach Totalpräparat der Kieme gezeichnet.)  
Etwa 150:1.

$issp_1, issp_2, issp_3 \dots$  1., 2., 3. Interfilamentarspalt.  $f_0, f_1, f_2, f_3 \dots$  Grenzfilament, 1., 2., 3. ... Filament.

der Kieme schematisch angedeutet, da die Kieme in Fig. I<sub>2</sub> in derselben Lage wie im Totalbilde Fig. I<sub>1</sub> gezeichnet, d. h. die linke Kieme von außen gesehen dargestellt ist; so hat man sich die Flimmerlinie an der nicht sichtbaren Innenseite der Kieme zu denken.

Aus den Tafelfigg. 7 a, b scheint mir auch die Funktion der Konkreszenz einleuchtender zu sein als aus den bisherigen Abbildungen dieser Erscheinung. Vorausgeschickt sei, daß die Bürsten eine verhältnismäßig starke Verbindung herstellen; wurden nämlich gefärbte, in Nelkenöl aufgehellte Embryonen mit der Nadel zerrissen, um die Kieme herauszupräparieren, so blieben häufig Teile der letztern am Fuße hängen, wie auch fast stets die hintersten Enden der Kiemen miteinander zusammenhängend blieben. Die Flimmerbürsten dienen jedenfalls einerseits dazu, die zarten, in Differenzierung begriffenen Kiemenanlagen an den Fuß zu befestigen und ihnen zu einer Zeit, wo die Mantelfalte noch nicht genügend entwickelt ist, einen hinreichenden Schutz gegen Verletzungen zu gewähren, denen bei der Bewegung der Embryonen innerhalb der Brutkapseln diese Organe ausgesetzt sind. Andererseits scheint mir der Konkreszenz wenigstens für *Cyclas* wie auch für *Calyculina* und *Pisidium* noch ein formatives Prinzip zuzukommen. Durch die Befestigung der Kiemenanlage oder besser der Kieme und Mantel darstellenden ursprünglichen Doppelfalte an den Fuß, scheint mir das Wachstum nach hinten und die Vereinigung der Doppelfalten der beiden Körperseiten hinter dem Fuße erst ermöglicht zu sein. Eine dritte Funktion der Flimmerbürsten läßt sich vermuten; sie wirken beim Durchgang des Wassers wie ein Sieb; der Raum zwischen Kieme und Fuß ist dadurch völlig gegen Fremdkörper abgesperrt, da auch, wie weiter unten gezeigt wird, durch die Interfilamentarspalten Fremdkörper nicht eindringen können; dieser Raum aber ist der Bildungsort für die innere Lamelle der innern Kieme, mithin ist auch die Anlage der innern Kiemenlamelle geschützt. Als Fremdkörper sind die zerfallenen Brutkapselzellen anzusehen. Flimmerverbindungen ähnlicher Art sind bisher meines Wissens in der entwicklungsgeschichtlichen Literatur nicht bekannt gemacht worden, abgesehen von einer Bemerkung von HARMS (23), der beobachtete, daß die letzten Papillen der beiden Seiten der Kiemen der Najaden mit ihren Flimmern ineinander greifen.<sup>1)</sup> Das weitere Schicksal der Flimmern auf der Kieme wird

1) Flimmerbürsten fand ich häufig auch an den beiden Mantelrändern

weiter unten bei der Besprechung der Mundlappenbildung mitgeteilt werden; die Flimmerlinie auf dem Fuße scheint später verloren zu gehen.

Mit dem in Fig. I<sub>1</sub> abgebildeten Stadium ist ein gewisser Abschluß erreicht. Die junge Muschel stimmt in den allgemeinen Grundzügen des Baues mit dem erwachsenen Tier überein; es fehlen allerdings noch die äußern Kiemen und der Atemsiphon.

Es möge mir an dieser Stelle gestattet sein, eine in der Literatur herrschende Polemik beizulegen. VOINEA (92, p. 15, 16) macht ZIEGLER (95) den Vorwurf, daß seine „Beschreibung des Entwicklungsmodus der Kieme ganz und gar nicht übereinstimmt mit den Zeichnungen, die er gibt“. VOINEA beruft sich dabei auf ZIEGLER'S fig. 34, welche, einen queren Schnitt durch einen Embryo darstellend, auf horizontal verlaufende Einkerbungen auf der Kiemenfalte schließen lasse. Das von ZIEGLER geschnittene Stadium ist wenig älter als das in unserer Fig. I<sub>1</sub> (S. 201) abgebildete. Durch die vorliegenden Untersuchungen sind aber die Befunde ZIEGLER'S, wie er sie beschreibt, bestätigt, abgesehen von der untern die Filamentköpfchen verbindenden Brücke, die er nicht beobachtet hat. Zur bessern Verständigung ist in Fig. J die strittige Zeichnung ZIEGLER'S kopiert. Bei einer oberflächlichen Betrachtung dieser Figur, an der ZIEGLER übrigens nicht die Bildung der Kiemen, sondern die Entwicklung des Herzens demonstrieren wollte, mag VOINEA'S Einwand berechtigt erscheinen. Daß an der auch schon im Wachstum und in der Differenzierung weit fortgeschrittenen Kieme zahlreiche Punkte vorkommen, in ihrem obern und untern Teile, an welchen zwar Einkerbungen, aber keine Durchbrechungen vorhanden sind, geht aus den oben stehenden Ausführungen hervor. Schräg geführte Schnitte, wie sie z. B. in Fig. I<sub>2</sub> (S. 201) durch die Linien X eingezeichnet sind,

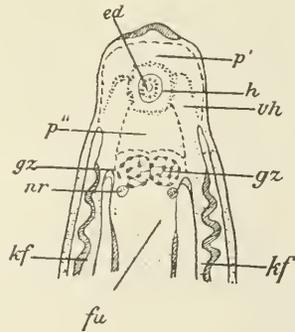


Fig. J.

Kopie von ZIEGLER'S fig. 34.  
Querschnitt durch einen Embryo  
etwa auf dem Stadium der  
Fig. I<sub>1</sub>.

der ältern Embryonen, sowohl bei *Cyclas* als auch *Dreissensia*. Über ihre Funktion vermag ich nichts genaueres anzugeben.

würden Bilder ergeben, welche keine Einkerbungen auf der Innenseite zeigen und, was die Außenseite anbetrifft, horizontale Invaginationen vermuten lassen würden. Einen solchen schrägen Schnitt stellt ZIEGLER's Figur dar. VOINEA's Einwand ist damit hinfällig.

Die gleiche Durchfensterung einer Kiemenfalte, wie sie im Vorstehenden für *Cyclas* dargestellt wurde, ist von HATSCHEK (24), BERNARD (1) und BOURNE (2) beschrieben worden (s. d. Einleitung).

Oftmals fand ich, daß der Grad der Entwicklung und der Differenzierung der Kiemenfalte auf beiden Seiten des Embryos verschieden war. Ich fand z. B. auf der linken Seite an der Kieme 3 scharfe Rillen, während an der rechten Kiementasche nur eine Invagination auf der Außenseite vorhanden war. Weniger ausgeprägt ist der Unterschied in der Tafelfig. 1a in bezug auf die beiden Zapfchen *kl*; der rechte Zapfen ist weniger deutlich, trotzdem der Schnitt symmetrisch durch das Tier geht. Bei den jüngern Stadien mögen derartige Verschiedenheiten leicht bemerkbar sein, bei den spätern Stadien, wo viele Kiemenröhrchen gebildet sind, aber weniger in die Augen fallen. Ich schreibe diese Verschiedenheiten Druckerscheinungen innerhalb der Brutkapseln zu, da mehrere Embryonen in einer solchen zusammen liegen und durch ihre Bewegungen der eine oder andere leicht in eine beengte Lage kommen kann.<sup>1)</sup>

### β) Histologisches über die Ausbildung der entstandenen Filamente.

Bevor ich mich den weitem Entwicklungsstufen der innern Kieme zuwende, schicke ich eine Besprechung der Differenzierungsprozesse voraus, welche die durch Zerfall der ursprünglichen Kiementasche entstandenen Röhrchen zu wirklichen Kiemenfilamenten<sup>2)</sup> machen.

Sie betreffen die Ausbildung und Anordnung gewisser Zellen und Zellelemente, welche auch die erwachsene Kieme charakterisieren.

1) Aus denselben Druckerscheinungen erklären sich auch die Anomalitäten gewisser Individuen, bei denen z. B. der Mantel an einer scharf abgegrenzten, anscheinend von einem andern Embryo bedeckt gewesenen Stelle sehr dünn erschien.

2) Der Ausdruck „Filament“ ist nur aus praktischen Rücksichten gewählt und soll vorläufig keine phylogenetische Bedeutung in sich schließen. Indem später die Filamente sich nach innen erweitern und durch die interfilamentaren Brücken miteinander vereinigt werden, entstehen aus ihnen die Segmente.

In Fig. 5 (Taf. 4) ist ein Teil eines Schnittes stark vergrößert dargestellt, welcher die Filamente senkrecht trifft; die Lage des Schnittes ist in der Fig. I<sub>1</sub> (S. 201) durch die Linie *I* eingezeichnet. An den 3 Filamenten  $f_0, f_1, f_2$  sind die beiden Seitenzellen *sz* mit ihren Flimmern leicht zu erkennen; das Protoplasma dieser Zellen färbt sich etwas heller als dasjenige der übrigen. Die Seitenzellen dienen einerseits dazu, das Wasser innerhalb der Brutkapsel in Bewegung zu setzen und damit den Gasaustausch innerhalb der Kiemen zu erhöhen, andererseits wirken sie als Sieb und lassen keine Fremdkörper in den Raum zwischen Fuß und Kieme eindringen. Die Seitenzellen differenzieren sich sehr frühzeitig in den äußern Rillen zu einer Zeit, wo noch keine Durchbrechungen der Kiementasche vorhanden sind. Die Ausbildung der Seitenzellen scheint für die einzelnen Filamente von der Mitte der Kiemenfalte aus nach dorsal und ventral vor sich zu gehen; im übrigen bilden sie sich zuerst an den vordersten Kiemenspalten und allmählich an den folgenden. Im Innern der Filamente (Fig. 5 [Taf. 4],  $f_0, f_1, f_2, f_3$ ) bemerken wir die auf diesem Stadium erst deutlich werdenden Stäbchen (*st*) des Stützgerüsts. Sie sind jedenfalls als Produkt mesenchymatischer Zellen (*me*), des lacunar tissue PЕCK's, aufzufassen. Vorläufig bestehen sie noch aus 2 Teilen, die erst später miteinander verschmelzen, massiger werden und die Form annehmen, wie sie für die erwachsene Kieme auf S. 187 in Fig. A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> (*st*) gezeichnet ist. Die Flimmern der Höhen- und Eckzellen bilden sich erst auf den postembryonalen Stadien (s. Fig. 12, Taf. 5). Die Höhenzellen (*hz*), vor allem aber die Eckzellen (*ez*) sind in vertikaler Richtung kürzer als die Seitenzellen *sz*; sie beginnen in dieser Beziehung schon frühzeitig erkennbar zu werden. Man vergleiche die Fig. 8 (Taf. 5), welche einer sagittalen Schnittserie durch ein Stadium der Fig. K (S. 208) entnommen ist und die Kiemenfilamente oberflächlich angeschnitten zeigt. Die interfilamentaren Verbindungen treten erst gegen Ende der Embryonalzeit auf.

Die frühzeitige Entstehung des Stützgerüsts wurde von RYDER (75) bereits für *Ostrea virginiana* festgestellt. Doch waren diese postlarvalen Stadien RYDER's verhältnismäßig viel älter und entwickelter als die von mir untersuchten *Cyclas*-Embryonen.

7) Die spätern Stadien in der Entwicklung der äußern Lamelle der innern Kieme.

Wollte man die Entwicklungsstadien der Kieme ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge nach darstellen, so müßte an dieser Stelle die Ent-

wicklung der innern Lamelle der innern Kieme behandelt werden. Das in Fig. I<sub>1</sub> abgebildete Stadium bedeutet nicht nur aus den oben (S. 203) angeführten Gründen eine bemerkenswerte Stufe in der gesamten Organogenese, sondern gibt auch den ungefähren Zeitpunkt für die Entstehung der innern Lamelle der innern Kieme an. Auf Stadien, welche nur wenig älter als das Stadium der Fig. K (S. 208) sind, wird die Anlage dieser Lamelle zum ersten Male deutlicher sichtbar. Jedoch schicke ich eine Beschreibung der spätern Stadien in der Entwicklung der äußern Lamelle voraus, weil ohne die Kenntnis der spätern, endgültigen Differenzierungsprozesse der äußern Lamelle zahlreiche Einzelheiten bei der Bildung der innern Lamelle unverständlich bleiben würden.

Allerdings bieten die spätern Stadien der äußern Lamelle nichts wesentlich Neues. Die ursprünglichen Kiementaschen, welche wir auf dem Stadium verließen, als die linke und die rechte Kieme vermittels der Cilienbürsten sich hinter dem Fuße vereinigt hatten, setzen noch weiter ihr Wachstum fort, indem sie etwas nach oben wachsen, so daß die hintern Enden der beiden Falten hinter das Siphonalseptum zu liegen kommen. Im übrigen wird die gesamte Kiementasche bei fortschreitendem Wachstum des Tieres in vertikaler Richtung verlängert, ohne jedoch den übrigen Teilen des Körpers in dieser Beziehung voranzueilen. Aus dem hintern, undifferenzierten Teile der Kieme, welcher durch zahlreiche Kernteilungsfiguren auch auf postembryonalen Stadien noch deutlich als embryonale Zone sich zu erkennen gibt, differenzieren sich in der Richtung von vorn nach hinten neue Filamente heraus nach genau demselben „Modus der Durchfensterung“, wie er für die jüngsten Stadien eingehend beschrieben wurde. Bei dieser Vermehrung der Filamente bleiben aber die Invaginationen auf der Außenseite der Kiemenfalte nicht den früher gebildeten parallel, sondern gehen allmählich in eine mehr senkrechte und schließlich in eine horizontale Lage über, welche letztere sie noch überschreiten, so daß die letzten Invaginationen schräg von oben hinten nach vorn unten geneigt sind. Über diese Verhältnisse geben die Totalbilder (Fig. K, L, M, Q [S. 208 bis 210, 212]) Aufschluß. Die Invaginationen auf der Innenseite nehmen selbstverständlich dieselben beschriebenen Richtungen an. Die früher gebildeten Einkerbungen auf der Außenseite schreiten allmählich nach oben fort und erreichen auf dem in Fig. Q abgebildeten Stadium den Insertionsrand der Kiemenfalte, hier machen sie jedoch in ihrer

Bildung nicht halt, sondern gehen, wie bereits ZIEGLER beobachtete, noch etwas weiter nach dorsal, indem sie kleine, ins Innere des Körpers hineinragende Kuppen bilden, wie sie für die erwachsene Kieme bereits in Fig. A<sub>3</sub> (S. 187) gezeichnet wurden und welche nun — zum wenigsten für die äußere Lamelle der innern Kieme — ihre entwicklungsgeschichtliche Erklärung finden.

Die Konvergenz der Filamente und der sie trennenden Spalten nach dorsal hin macht es unmöglich, in einer Serie alle Filamente genau transversal zu schneiden. In einer transversalen Serie ist nur ein geringer Bruchteil der Schnitte zur histologischen Untersuchung brauchbar. Steht die Schnittebene nicht genau senkrecht auf der Medianebene des Tieres, d. h. für unsere Totalbilder senkrecht zur Zeichenebene, so ergeben sich noch weitere Komplikationen, indem verschiedene hintereinander liegende Filamente auf einem Schnitt getroffen und daher kaum auseinander zu halten sind. Für longitudinale Schnitte senkrecht zu den Filamenten ergibt sich derselbe Übelstand wie für Transversalschnitte; für die letzten hintersten Filamente sind auch hier besondere Schnittserien anzufertigen. Im übrigen erhellt aus dem Gesagten, daß man auf Schnitten longitudinaler Serien von vorn nach hinten gehend immer weniger differenzierte Stadien in der Kiemenentwicklung verfolgen kann.

Die Konvergenz der Filamente nach oben hat RICE (73) auch für die Papillen von *Mytilus* beschrieben. Ein Abkürzungsprozeß bei der Entwicklung der hintern Filamente, wie RICE ihn bei der erwähnten und einigen mit ihr verwandten Formen fand, kommt bei *Cyclas cornea* nicht vor. Die Bemerkung RICE's (73, p. 71), daß der von ihm gefundene Abkürzungsprozeß für die Lamellibranchiaten im allgemeinen wahrscheinlich sei, ist mithin nicht zutreffend.

Auch einige histologische Einzelheiten mögen hier vorweggenommen werden. Auf spätern Stadien sind die Kiemen der beiden Seiten hinter dem Fuße nicht mehr durch einen Spalt getrennt, sondern an Stelle der Konkreszenz tritt eine Verbindung durch zelliges Gewebe an der innersten Partie. Auf diese Verbindung komme ich später in anderm Zusammenhange noch zurück. Auf dem Stadium der Fig. K (S. 208) findet man eine allmähliche Verstärkung des innern Insertionsrandes der Kieme, der innern Membrana suspensoria. Ich verweise hier auf Textfig. N (S. 211) u. Fig. 13 (Taf. 6). Über das Gewebe der Filamente und seine histologische Differenzierung mögen ebenfalls einige Notizen gestattet sein. Auf dem Stadium der Fig. L auf S. 209 bemerken wir zum ersten Male eine Verdünnung des

subfilamentaren Gewebes, welche allmählich weiter fortschreitet (s. Fig. 9, Taf. 5, *subs. gew.*). Auf Schnitten durch ältere Stadien treten dabei die Filamentköpfchen, besser „Segmentköpfchen“, immer deutlicher hervor (Fig. 10, Taf. 5). Auf die interfilamentaren Brücken

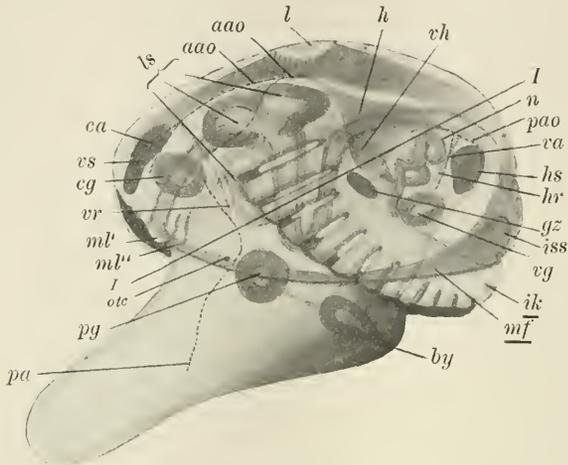


Fig. K.

Mittleres Stadium (älter als dasjenige der Fig. I<sub>1</sub>) kurz vor dem Auftreten der äußern Kieme. Die marginale Brücke (*mbr*), welche die ventralen Enden der Filamente verbindet, dehnt ihr Lumen zum Fuße hin aus und beginnt nach oben zu wachsen (Anlage der innern oder reflektierten Lamelle der innern Kieme). Die Linie *I* bezeichnet die Lage des Schnittes der Fig. 13 (Taf. 6). 60:1.

komme ich weiter unten eingehend zu sprechen. Die Verdünnung des subfilamentaren Gewebes (*subs. gew.*) scheint für die einzelnen Filamente von einem mittlern Teile aus nach oben und unten fortzuschreiten; für die gesamte Kieme findet dieser Verdünnungsprozeß in der Richtung von vorn nach hinten statt. Durch diese Verdünnung wird das Lumen der Filamente vergrößert. Weitere Einzelheiten sind schon erwähnt und gehen auch aus den Figuren deutlich hervor. Für die am hintern Teile der Kieme allmählich sich bildenden Filamentchen gilt in bezug auf die histologische Differenzierung und auf die Anordnung ihrer Elemente (Seitenzellen, Chitingerüst) genau dasselbe, was für die frühern Filamente in einem der vorstehenden Abschnitte angegeben wurde.

δ) Die Bildung der aus dem marginalen Teile der äußern Lamelle hervorgehenden, nach oben wachsenden „innern Lamelle der innern Kieme“.

Die Tatsache, daß die aus der Falte entstehenden Filamente ventral von vornherein miteinander verschmolzen sind, kann bei einer oberflächlichen Betrachtung der *Cyclas*-Embryonen nicht ohne weiteres als selbstverständlich gelten. Bei andern Formen, bei welchen die Filamente weiter auseinander liegen, mag die Brücke, welche die Filamentköpfchen miteinander verbindet, auch wenn sie wie beim Papillenmodus erst sekundär durch laterales Verschmelzen der Filamentenden entsteht, deutlicher sichtbar sein. Diese marginale Brücke ist der Bildungsort für die innere Lamelle der innern Kieme.

Ursprünglich enthält die Brücke, welche die ventralen Enden

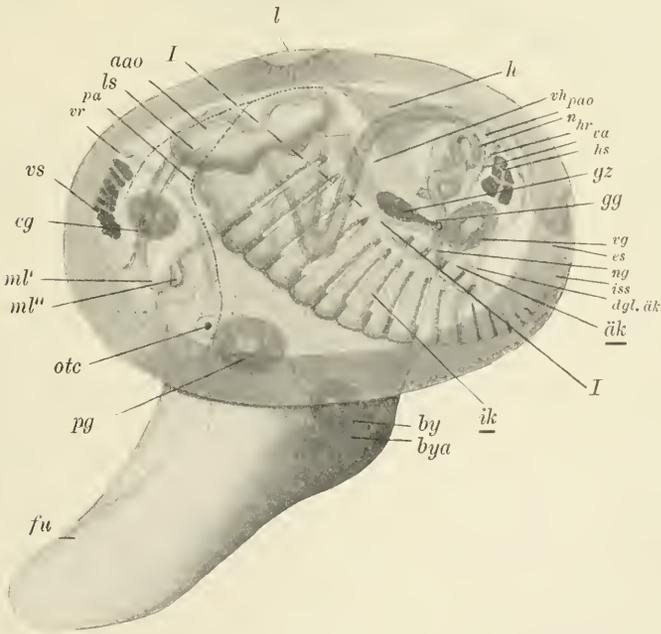


Fig. L.

Stadium mit nur wenig differenzierter Anlage der äußern Kieme (*äk*). Die äußere Kieme besteht aus einer am Insertionsbezirke der innern Kieme befestigten, nach dorsal ragenden Ectodermverdickung, welche zu einer Falte wird und auf deren Außenseite Invaginationen auftreten. Die Linie *I* markiert die Lage des Schnittes der Fig. 20 (Taf. 7). 60:1.

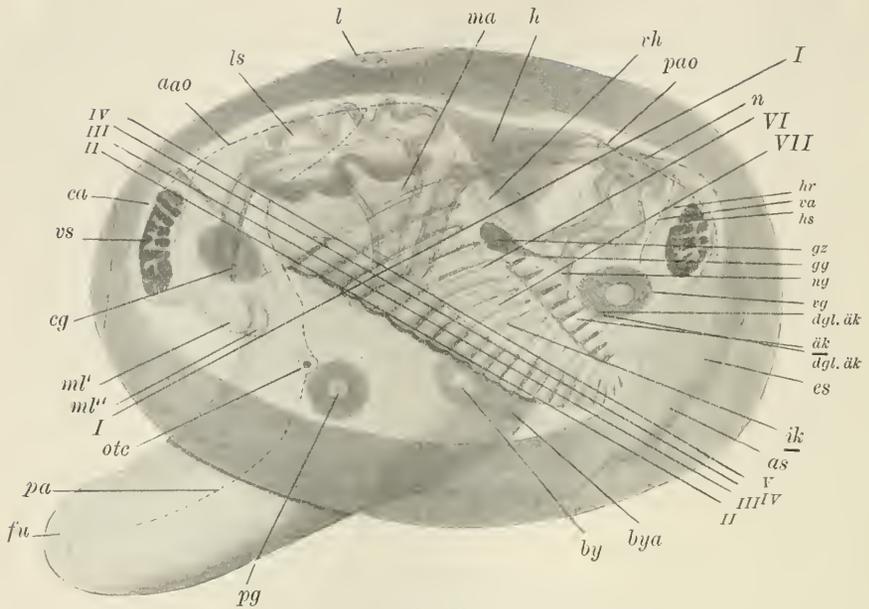


Fig. M.

Stadium älter als dasjenige der Fig. L. Die Falte, welche die äußere Kieme darstellt, wird durchfenstert. Über die innere Lamelle der innern Kieme siehe den Text. Die Linie *I* markiert die Lage des Schnittes der Textfig. N, die Linien *II*, *III*, *IV*, *V* diejenige der Textfigg.  $O_1$ — $O_4$  (S. 216, 217), die Linien *VI* und *VII* diejenige der Schnitte der Fig. 19 (Taf. 6) und 19a (Taf. 7). 60:1.

der Kiemenfilamente miteinander verbindet, im Innern keinen einheitlichen Hohlraum, da sie mit mesenchymatischen Zellen dicht erfüllt ist. Die schon erwähnten Longitudinalschnitte in den Tafelfigg. 4a u. 7a weisen darauf hin. Auf dem in Fig. M dargestellten Stadium ist jedoch im Innern ein Hohlraum deutlich wahrzunehmen, der dadurch zustande kommt, daß der marginale Bezirk der Kiemenfalte, welcher noch kontinuierlich ist, etwas nach innen zum Fuße hin sich ausdehnt. Der so entstehende, nach innen gelegene Vorsprung beginnt fast gleichzeitig etwas in die Höhe zu wachsen. Die Schnittfig. 13 (Taf. 6) veranschaulicht das Gesagte, die Lage des darin wiedergegebenen Transversalschnittes ist in Fig. K durch die Linie *I* eingezeichnet. Das begommene Wachstum in dorsaler Richtung nimmt auf den folgenden Stadien noch zu und ist deutlicher wahrnehmbar auch in den Textfigg. N u. R (S. 211, 213), welche beide transversale Schnitte durch die innere Kieme darstellen. Fig. N entspricht der Schnittlinie *I* in Fig. M, Fig. R der Linie *I* in Fig. Q.

Die hier in Betracht kommenden ventralen Teile beider Schnitte sind in den Figg. 14 u. 15 (Taf. 6) stärker vergrößert dargestellt. Der ganze Wachstumsprozeß läuft hinaus auf eine Reflexion der ursprünglichen Kiemenfalte. Diese Reflexion erfolgt nach innen zum

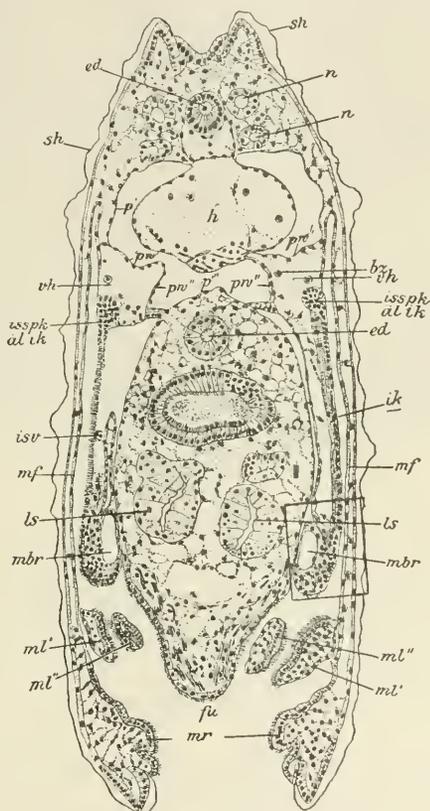


Fig. N.

Transversaler Schnitt durch das Stadium der Fig. M (Linie I in Fig. M), der reflektierte, umrahmte Teil der rechten inneren Kieme ist in Fig. 14 (Taf. 6) stark vergrößert dargestellt. 80:1.

Fuße hin und nach dorsal. Sie erscheint ermöglicht zu sein durch die Cilienbürsten, welche die Kiemenanlage an den Fuß befestigen und gleichzeitig für den nach oben wachsenden reflektierten Teil eine Stütze abgeben. Daß die Konkreszenz zwischen Kieme und Fuß außerdem die Anlage der inneren Lamelle der inneren Kieme schützt, ist bereits erwähnt worden. Das erwähnte Lumen tritt

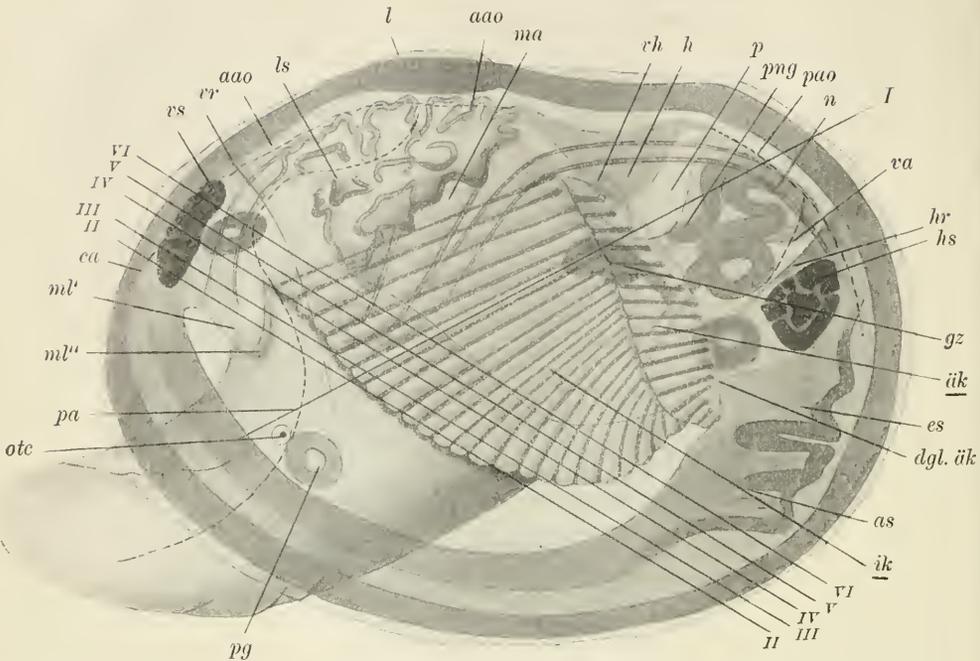


Fig. Q.

Stadium aus dem Ende der Embryonalzeit. Innere und äußere Kieme sind in ihrer Entwicklung weiter fortgeschritten. Über den Entwicklungsgrad der innern Lamelle der innern Kieme geben die schematischen Longitudinalschnitte in Textfig. S<sub>1</sub> bis S<sub>5</sub> (S. 220, 221) Aufschluß, welche letztere durch die Linien II, III, IV, V, VI markiert sind. Die Zäpfchen, in welchen die Filamente der bis dahin aus einer Lamelle bestehenden äußern Kieme in der an den Insertionsbezirk der innern Kieme befestigten Partie endigen, beginnen nach ventral zu wachsen. Linie I markiert die Lage der Schnittfig. R des Textes. 40:1.

zuerst in den vordern Kiemenfäden in die Erscheinung. An den beiden vordersten Filamenten  $f_1$  u.  $f_2$  der angewandten Nomenklatur scheint die Brücke nicht frei zu sein; ihr Epithel liegt hier so dicht demjenigen des Fußes an, daß beide aller Wahrscheinlichkeit nach miteinander fusioniert sind. An dem allervordersten Filament  $f_0$  hängt die Brücke mit dem Körper zusammen, und ihr Lumen kommuniziert hier mit der Körperhöhle. Die nach oben wachsende, sekundäre Falte, welche die Anlage der innern Lamelle darstellt, findet an dieser Stelle einen zweiten Aufhängepunkt. Am 1. und 2. Filament scheint nur eine beschränkte Ausdehnung der Filamentbrücke, wie ich weiterhin der Kürze halber die marginale Brücke benennen möchte, nach oben hin einzutreten, jedenfalls

hält sie hier mit dem Wachstum in den mittlern Zonen der Kieme nicht gleichen Schritt, sodaß die dorsale Begrenzungslinie der sekundären Falte nach vorn zu sich etwas senkt. Diese Grenzlinie ist in den beigegebenen Totalbildern (Fig. L, M, Q, V [S. 209, 210, 212,

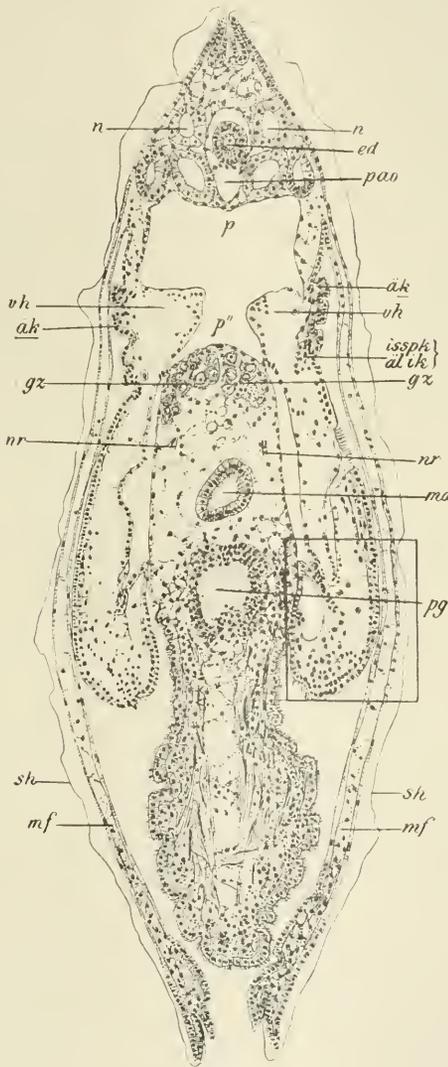


Fig. R.

Transversaler Schnitt durch das Stadium der Fig. Q. Der ventrale reflektierte umrahmte Teil der innern Kieme ist in Fig. 15 (Taf. 6) stärker vergrößert abgebildet. 70:1.

231]) deutlich zu erkennen. Da im übrigen die Reflexion der innern Kiemenfalte in der Richtung von vorn nach hinten vor sich geht, so nimmt in den hintern Partien des Körpers die Höhe des reflektierten Teiles wieder ab. Aus diesem Grunde stellt die dorsale Begrenzungslinie der sekundären Falte in ihrer Gesamtheit sich als eine gebogene, nach oben konvexe Linie dar. Man vergleiche die bereits erwähnten Textfiguren.

Die sekundären Falten der innern Kiemen bleiben hinter dem Fuße nicht durch einen Spalt voneinander getrennt. Auf einem Stadium, wie es Fig. M zeigt, ist der Spalt, welcher die Kiemen der beiden Seiten voneinander trennt, zwar noch vorhanden, späterhin zeigt sich jedoch, daß in diesem Spalte am innersten und untersten Teile, wie bereits betont, eine Verbindung der beiderseitigen Kiemen durch zelliges Gewebe in der Richtung von ventral nach dorsal zustande kommt. Diese Verbindung macht nun dieselben Umwandlungen durch wie die Filamentbrücke. So kommt es, daß die sogenannte „innere Lamelle“ der innern Kieme, welche an den vordern Filamenten  $f_0$  an den Körper befestigt ist, rings um den Fuß umschließt. Sie gibt der gesamten Kieme eine größere Festigkeit. Die Cilienbürsten sind nicht mehr notwendig; die bis dahin ineinander verschlungenen Flimmern weichen auseinander, und auf spätern Stadien ist die Konkreszenz zwischen Kieme und Fuß nicht mehr aufzufinden.

Hinter dem Fuße hat die sekundäre Falte der innern Kieme nicht die steile Richtung wie an den Seitenteilen, sondern ist etwas mehr geneigt. Ihr Lumen erscheint daher auf transversalen Schnitten hier am größten zu sein und ist hier am leichtesten konstatierbar. Der obere Rand der Falte hängt hier häufig etwas nach unten über, so daß auf Längsschnitten, welche parallel zum marginalen Rande der Kieme geführt sind, die Falte nur oberflächlich angeschnitten wird. Auf postembryonalen Stadien scheint dieses Überhängen der innern Kiemenlamelle in schwächerem Maße auch den Seitenteilen zuzukommen.

Die Figg. 14 u. 15 (Taf. 6) zeigen kein einheitliches Lumen innerhalb der sekundären Falte, sondern am Grunde derselben, d. h. im marginalen Teile der innern Kieme, liegen zahlreiche Zellen (*me*). Das Lumen, welches im obern Teile der Falte liegt, wird, wie aus der Fig. N (S. 211) und der Fig. 15 (Taf. 6) hervorgeht, allmählich weiter nach dorsal verlagert. Es stellt in seiner Gesamtheit einen longitudinalen Hohlraum dar und wird zu einem zuführenden Blutgefäß; gegen

Ende der Embryonalzeit sind in ihm zahlreiche Blutzellen zu finden. Weitere histologische Einzelheiten werden erst klar werden, wenn über die Differenzierung der sekundären Falte Genaueres mitgeteilt worden ist.

An Totalpräparaten ist die sekundäre Falte als Umschlag der äußern Kiemenlamelle deutlich wahrnehmbar. Ihr Lumen ist jedoch so gering, daß sie, auch wenn die Kieme aus dem Tier herauspräpariert wird, als eine Lamelle = Membran erscheint. Vorderhand sei hier auf die Figg. U u. V auf S. 229 hingewiesen, welche Kiementeile (Fig. T linke, Fig. U rechte Kieme) von innen gesehen darstellen. Meine Befunde decken sich daher vollständig mit denjenigen von LACAZE-DUTHIERS. Dieser Forscher sah nur eine Lamelle, un repli membraneux; er konnte das im Innern der Falte liegende Lumen mit den damaligen Hilfsmitteln der mikroskopischen Technik, welche noch der Schnittmethode entbehrte, nicht feststellen. RICE (43) hat seine Befunde bestätigt, aber ebenfalls ein Lumen nicht gesehen; auch er hat, wie es scheint, im wesentlichen mit Totalpräparaten sich begnügt. BOURNE beschrieb für *Jousseauxmiella* ebenfalls als Anlage der innern Kiemenlamelle eine Membran.

Nun ist aber nicht direkt einzusehen, wie aus einer Filamentreihe und einer nach oben wachsenden Membran, welche so durchfenstert wird, daß die Durchbrechungen den Spalten zwischen den Filamenten entsprechen, 2 Filamentreihen entstehen sollen. Handelt es sich tatsächlich um eine Lamelle, so müßte sich doch der Prozeß haben feststellen lassen, durch welchen dieselbe zu einer Filamentreihe werden kann. Jedenfalls ist eine ganze Reihe von derartigen Prozessen denkbar. Z. B. ist es möglich, daß die Membran Invaginationen erleidet, d. h. sich in Falten legt, am Grunde der Invaginationen kleinere laterale Invaginationen sich bilden, welche mit den benachbarten verwachsen, und das Ganze in eine Reihe hintereinander gelegener Röhrchen zerfällt. Von einem derartigen Prozeß berichtet LACAZE-DUTHIERS nichts; er hat nur eine Durchfensterung der Membran beobachtet. Es ist leicht zu erkennen, daß die sekundäre Falte, wie sie oben beschrieben wurde, nur analog der primären durchfenstert zu werden braucht, um eine Filamentreihe zu bilden. Es ist zweifellos berechtigt, LACAZE-DUTHIERS' sekundäre Lamelle = Membran als eine Falte aufzufassen. Übrigens ist auch für *Mytilus* die innere Lamelle der innern Kieme vor dem Erscheinen der äußern Kieme konstatiert worden.

ε) Die Differenzierung der innern „Lamelle“ zu Filamenten.

In ihren Einzelheiten sind die Differenzierungsprozesse, welche der reflektierte Teil der innern Kieme erleidet, nicht so leicht festzustellen, wie es bei einer oberflächlichen Betrachtung der Totalpräparate der Kieme erscheinen möchte. Diese Prozesse laufen allerdings auf eine Durchfensterung der sekundären Falte hinaus, jedoch gehen die Filamente, welche dabei entstehen, mit der frühern äußern Filamentreihe Verbindungen ein, welche aus den Totalpräparaten nicht zu entnehmen sind. Es ist daher eine eingehende Darstellung notwendig. Die in Frage stehenden Differenzierungen sind nur an Schnittserien zu studieren, welche dem marginalen Rande der Kieme parallel laufen.

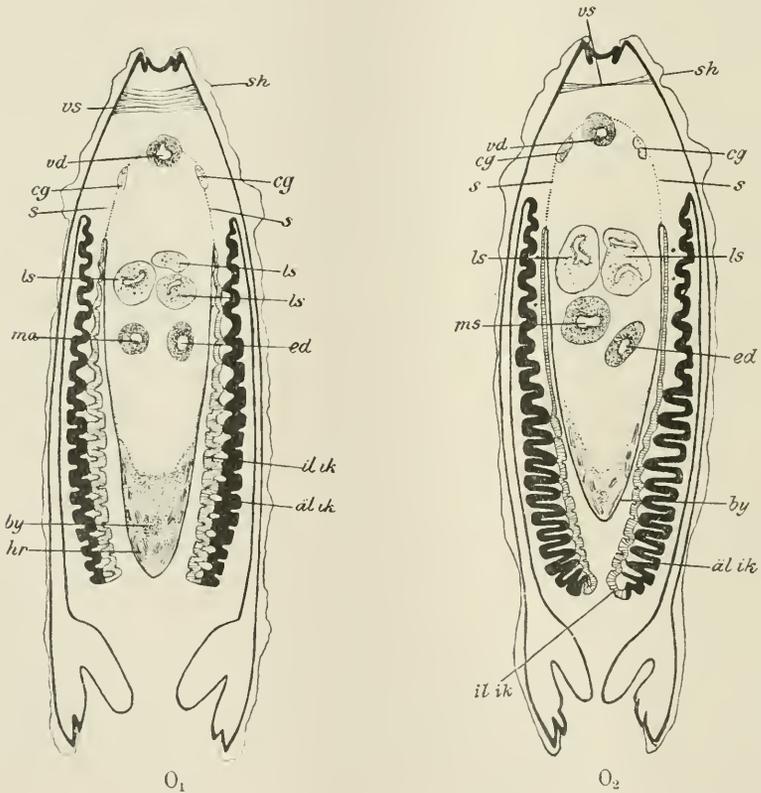
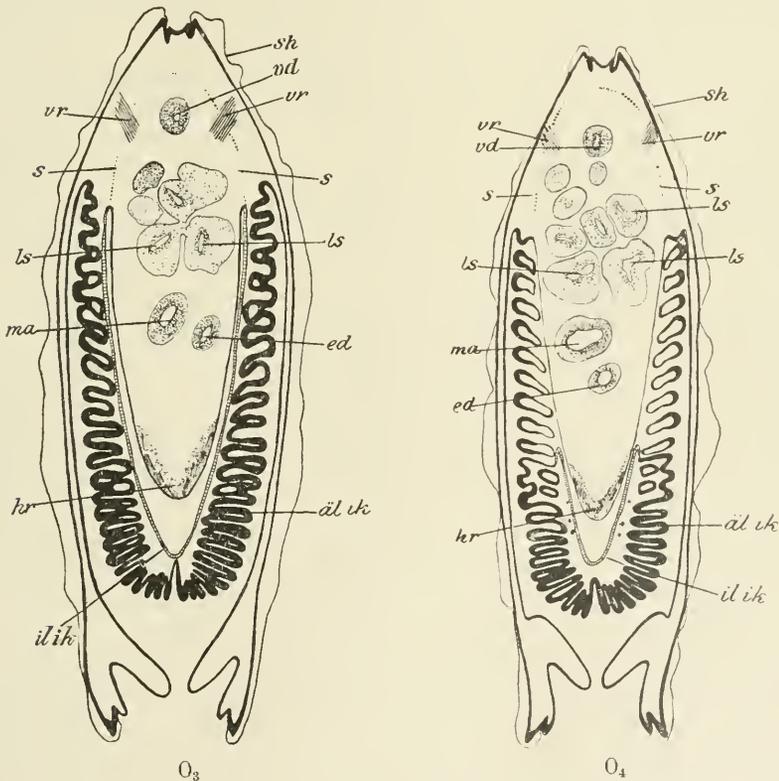


Fig. O<sub>1</sub>—O<sub>4</sub>. Schematische, longitudinal, dem marginalen Rande parallel verlaufende Schnitte durch die innere Kieme des Stadiums der Fig. M (Linie II, III,

Auf dem Stadium der Fig. L (S. 209) ist die Brücke, welche die Filamentköpfchen verbindet, abgesehen davon, daß sie einen Hohlraum aufweist und letzterer nach oben etwas erweitert ist, noch völlig intakt. Nur auf Longitudinalschnitten, welche in der Höhe der Linie *x* in der Fig. 13 (Taf. 6) liegen, findet sich nach innen von den Filamenten der noch schwach erkennbare reflektierte Falteanteil. Ist indessen das in Fig. M (S. 210) abgebildete Stadium erreicht, so beginnen auf der Innenseite der sekundären Falte in gewissen Abständen von vorn nach hinten kontinuierlich fortschreitend vertikal gerichtete Invaginationen aufzutreten. Die Abstände entsprechen der Breite der Filamente der äußern Lamelle, d. h. die Invaginationen liegen den Interfilamentarspalten gegenüber und sind letztern ungefähr parallel. Die Textfigg. O<sub>1</sub>—O<sub>4</sub> stellen horizontale Schnitte durch ein

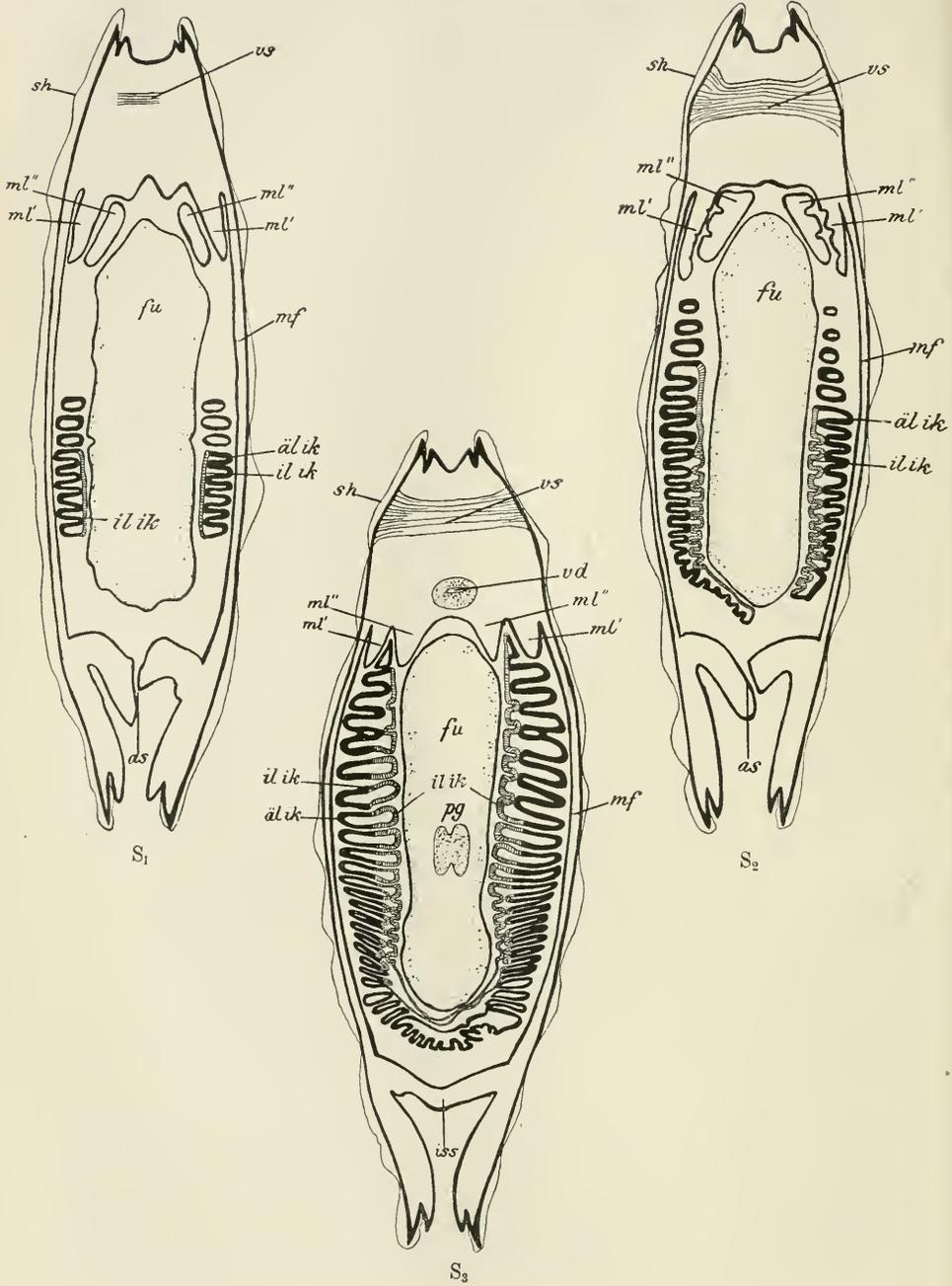


IV, V in letzterer Figur). Die innere Lamelle ist schraffiert, die äußere durch eine schwarze Fläche dargestellt. 60:1.

entsprechendes Stadium in schematischer Vereinfachung dar. Die Lage dieser Schnitte ist in Fig. M (S. 210) durch die Linien *II*, *III*, *IV*, *V* eingezeichnet. *II* entspricht dem Schnitte der Fig.  $O_1$ , *III* der Fig.  $O_2$ , *IV* der Fig.  $O_3$ , *V* der Fig.  $O_4$ .

Die Invaginationen an dem reflektierten Teile der Kieme beginnen nicht an dem am weitesten ventral gelegenen Rande der Kiemenfalte, sondern etwas oberhalb derselben. Die Invaginationen setzen sich daher nicht von der Außenseite der Falte auf deren Innenseite fort. Die Einkerbungen bilden sich von dem ventralen Bezirk aus und steigen dorsalwärts auf. Aus den Figg.  $O_1$ — $O_4$  geht hervor, daß die Invaginationen auf dem Stadium der Fig. M noch nicht zu Durchbrechungen geführt und die dorsale Region des reflektierten Teiles der innern Kieme noch nicht erreicht haben. Fig.  $O_4$  zeigt diese letztere Region angeschnitten, und in ihrem Lumen sind Blutzellen wahrzunehmen. Figg.  $O_1$  u.  $O_2$  zeigen außerdem, wie dieses Lumen mit dem Körperinnern an dem Filament  $f_0$  kommuniziert. Auf genauere Einzelheiten komme ich weiter unten bei der Besprechung der Entwicklung des Circulationssystems zurück. Um innere und äußere Lamelle der Kieme zu unterscheiden, ist in den erwähnten schematischen Figuren die erstere Lamelle durch eine schraffierte, letztere durch eine schwarze Fläche dargestellt. Streng genommen kann der ventralste Teil der Kieme nicht als reflektiert oder sekundär aufgefaßt werden; er ist nichts weiter als die erweiterte Filamentbrücke. Da aber die zum Fuße hin liegende Epithelwand der letztern später der innern Lamelle angehört, so ist auch dieser Teil der Anschaulichkeit wegen schraffiert gezeichnet. In den Figg.  $O_1$ — $O_4$  ist einem Prozesse nicht Rechnung getragen, der eigentlich schon auf dem entsprechenden Stadium begonnen hat, aber erst auf der Entwicklungsstufe der Fig. Q (S. 212) deutlicher hervortritt. Er ist in Fig.  $O_1$ — $O_4$  weggelassen, um die Übersichtlichkeit nicht zu beeinträchtigen. Die nach innen, zum Fuße hin gelegenen etwas zugespitzten Ränder der Kiemenfilamente der äußern Reihe verschmelzen nämlich mit dem nach außen gelegenen, ihnen zugekehrten Epithel des reflektierten Falteanteils, d. h. das Lumen der Filamente tritt durch Fusion in Verbindung mit dem Lumen der sekundären Falte. Dieser Verwachsungsprozeß, den wir im Sinne der vergleichenden Anatomie der Acephalenkieme als Konkreszenz bezeichnen dürfen, findet naturgemäß in der Richtung von unten nach oben statt. Der ventrale Teil der Kieme, welcher beiden Kiemenlamellen gemeinsam ist, wird in Segmente zerlegt, indem die

Invaginationen auf Innen- und Außenseite immer mehr entgegengewachsen und schließlich eine Durchbrechung erfolgt. Die Invaginationen auf der Innenseite des reflektierten Falteiles sind mittlerweile weiter nach oben fortgeschritten und haben die Höhe erreicht, wo die Filamente der äußern Reihe mit letztem verschmolzen sind. Auch diese Zone wird nun in Segmente zerlegt, indem am Grunde der Filamente, d. h. an der Stelle, wo sie ins äußere Epithel des umgeschlagenen Teiles übergehen, die sie trennenden Interfilamentarspalten weiter nach innen zum Fuße hin sich ausdehnen und schließlich auf die Invaginationen auf der Innenseite des reflektierten Teiles stoßen. Das Gesagte wird anschaulich werden aus den Figg.  $S_1$ — $S_5$  (folgende Seite), welche schematische Längsschnitte durch das in Fig. Q (S. 212) dargestellte Stadium zeigen. Die Lage dieser Schnitte ist markiert durch die Linien *II*, *III*, *IV*, *V*, *VI* in letzterer Figur. Der Schnitt der Fig.  $S_1$  liegt in der Höhe der sogenannten marginalen Rinne, welche dadurch zustande kommt, daß die ventralen Enden der Filamente der äußern Reihe nach unten zu etwas vorwachsen. (Ich verweise auf Schnittfig. R des Textes S. 213). Schnittfig.  $S_2$  zeigt die Invaginationen, Schnittfig.  $S_3$  die Durchbrechungen, welche letztere oberhalb des ventralen Teiles eintreten. Am ventralen Rande bleiben die Filamente beider Reihen stets untereinander verschmolzen. In Schnittfig.  $S_4$  zeigen sich die äußern Filamente mit der reflektierten Falte verschmolzen, und es wird deutlich, wie die Interfilamentarspalten sich vergrößern. Schnittfig.  $S_5$  liegt etwas höher und zeigt die Fusionszone zwischen äußerer Filamentreihe und dem hier noch nicht differenzierten, reflektierten Falteile. Die innere Lamelle ist wiederum schraffiert, die äußere durch eine schwarze Fläche dargestellt. Der gesamte Prozeß der Verschmelzung der äußern Filamente mit der umgeschlagenen Falte und der Zerlegung des fusionierten Teiles in Segmente ist in einer und derselben Serie longitudinaler Schnitte zu verfolgen, wenn man die Schnitte von dorsal nach ventral gehend studiert. Die Figg. 16a—c (Taf. 6) stellen Teile einer solchen Schnittreihe dar (Stadium der Fig. Q). Sie sind nach dem Gesagten ohne weiteres verständlich. Der Schnitt der Fig. 16c liegt am weitesten dorsal, es folgt dann nach unten zu Schnitt 16b und endlich der Schnitt in Fig. 16a. Die besprochenen Differenzierungsprozesse kommen während der Embryonalzeit zum Abschluß. Die reflektierte Falte stellt, sobald sie ungefähr ein Drittel der Höhe der äußern Filamente erreicht hat, ihr dorsales Wachstum ein. (Wenn auf postembryonalen Stadien das Verhältnis



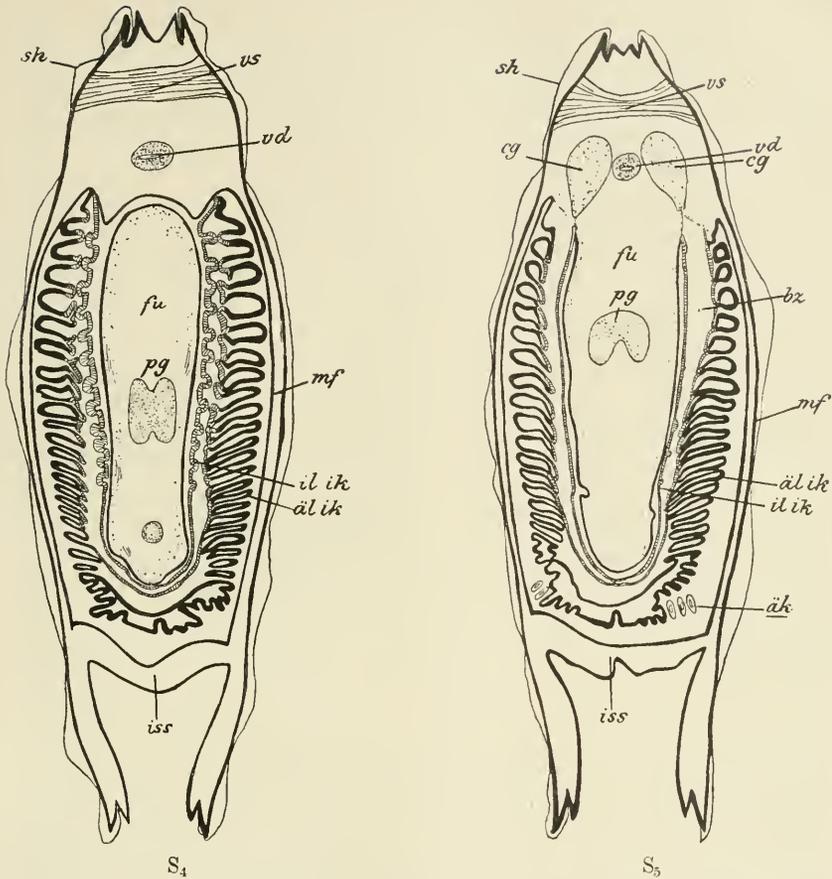


Fig. S<sub>1</sub>—S<sub>5</sub>. Schematische, dem marginalen Rande der Kieme parallel laufende Longitudinalschnitte durch die innere Kieme des Stadiums der Figur Q (Linie II bis VI). Die innere Lamelle ist schraffiert gezeichnet. Die äußere durch eine schwarze Fläche dargestellt. Einzelheiten siehe Text. 53:1.

zwischen reflektiertem und ursprünglichem Falteinteil ein größeres zu sein scheint, so rührt dies daher, daß beide am ventralen Teile gemeinsam miteinander nach ventral wachsen.) Die Invaginationen auf der Innenseite des reflektierten Falteinteiles hören auf und bilden kleine Kuppen, die ins Innere des zuführenden Gefäßes hineinragen, welches wir am dorsalen Ende der innern Kiemenlamelle finden. Die Fig. 17 (Taf. 6) gibt einen Teil eines in dieser Höhe geführten Longitudinalschnittes durch die innere Kieme aus dem Ende der Embryonalzeit wieder.

Es bleibt noch zu erwähnen, daß an dem reflektierten Teile der innern Kieme, dessen Entwicklung nunmehr klargestellt ist, Seitenzellen und Stützgerüst frühzeitig zur Ausbildung kommen. Sowohl Seitenzellen wie Chitinstäbchen bilden sich von einer mittlern Zone aus nach dorsal und ventral, für die gesamte Kieme in der Richtung von vorn nach hinten.

Derartige Prozesse, wie sie für die Entwicklung der innern Lamelle der innern Kieme beschrieben wurden, waren bisher nicht bekannt. Vielleicht hat BOURNE für *Jousseaumicella* etwas Richtiges im Sinne gehabt, wenn er bemerkt, daß „as the reflected lamella grows upwards, the fenestrae of the direct lamella extend into it“ (2, p. 252). Die Verschmelzung der Kiemenfilamente am untern Rande hat JACKSON (29, p. 304) als eine erste Interfilamentarverbindung angesprochen. Aus den weitem Ausführungen wird ersichtlich werden, daß die sogenannten interfilamentaren Verbindungen in ganz anderer Weise entstehen.

Eine Abweichung stellen die beschriebenen Prozesse im Vergleich zu denjenigen, durch welche die ursprüngliche Falte in Filamente zerlegt wird, nicht dar; nur wird die reflektierte Falte erst durchfenstert, nachdem sie mit der äußern Filamentreihe verschmolzen ist.

## 2. Äußere Kieme.

### a) Anlage und deren Differenzierungen.

Der Untersuchung der Entwicklung der äußern Kieme bieten sich zahlreiche Schwierigkeiten. Ihre Anlage ist zwischen mehrere Organe eingezwängt. Innere und äußere Kieme sind, was die Filamente und den ventralen Rand betrifft, nicht einander parallel gerichtet. Die äußere Kieme steigt mehr nach vorn dorsal an als die innere, und ihre Filamente weisen eine schrägere Lage auf. Es sind daher für die äußere Kieme besondere Schnittserien anzufertigen.

Die äußere Kieme entsteht etwa auf einem Stadium, welches 0,65 mm lang und 0,40 mm hoch ist und ungefähr dem in Fig. L auf S. 209 abgebildeten Tiere entspricht. An der innern Kieme sind zu diesem Zeitpunkt bereits 13—14 Filamente entwickelt. Auch die Anlage der äußern Kieme stellt in Übereinstimmung mit derjenigen der innern ursprünglich eine Epithelverdickung dar, welche alsbald zu einer Falte auswächst.

Um die Lagebeziehung dieser Falte klarzustellen, müssen vorderhand einige Bemerkungen über den Mantelraum eingeschaltet werden.

Im Mantelraume aufgehängt erscheint die innere Kieme, welche, wie bereits früher angegeben wurde, vorn zwei Grenzlinien bildet, die in den beigegebenen Totalbildern von unten links nach oben rechts ansteigen: eine nach vorn gelegene äußere Grenzrinne mit dem Mantel, eine etwas weiter nach hinten gelegene innere Grenze mit dem Fuße. Außerdem bildet die innere Kieme zwei longitudinal verlaufende, dorsal gelegene Rinnen, welche von vorn dorsal nach hinten ventral verlaufen: wiederum eine nach außen gelegene mit dem Mantel, eine nach innen gelegene mit dem Fuße. Die beiden letztern Grenzrinnen sind ungefähr einander parallel. Jedoch ist die Grenzlinie zwischen Kieme und Mantel etwas höher gelegen als diejenige zwischen Kieme und Fuß. Auch stellt die erstere keine gerade Linie dar, sondern verläuft in einem schwach gewölbten, nach unten offenen Bogen, so daß sie in dem etwas vor dem Visceralganglion gelegenen Bezirke am weitesten dorsalwärts aufsteigt.

Es bildet sich nunmehr an der Außenseite der innern Kieme, etwas vor dem Visceralganglion in einer Höhe, welche ungefähr der Grenzrinne zwischen Kieme und Visceralmasse entspricht, eine Epithelverdickung, die bereits erwähnte ursprünglichste Anlage der äußern Kieme. Diese Verdickung des Epithels schreitet allmählich von dem erwähnten Bezirke aus gleichzeitig nach vorn und hinten fort. Sie bildet sich, wenn die vertikal verlaufenden Invaginationen auf der Außenseite der innern Kiemenfalte noch nicht die obere Insertionslinie derselben erreicht haben. In der mittlern und der hintern Region erreichen diese Invaginationen überhaupt nicht den obern Rand, sondern machen an der Anlage der äußern Kieme halt. Vorn gehen sie dagegen bis an die Grenzlinie zwischen Kieme und Mantel hinauf (s. Fig. Q S. 212). Wir dürfen den oberhalb der Grenzlinie zwischen Kieme und Fuß gelegenen Teil der ursprünglichen Kiemenfalte in der hintern Körperregion kaum noch als einen Teil der Kieme auffassen, da Teile des Visceralganglions in diesen Bezirk des Faltenlumens verlagert sind. Die erwähnten Verhältnisse lassen sich am besten durch die abgerundete und verkürzte Gestalt von *Cyclas cornea* erklären. Diese „abgerundete und verkürzte Gestalt der *Cyclas cornea*“ selbst läßt sich einerseits auf eine Erweiterung des zwischen der Kieme und der Mantelfalte gelegenen Raumes in dorsaler Richtung in der Gegend des Visceralganglions, andererseits auf eine verstärkte Aus-

dehnung des gesamten Mantelraumes in lateraler Richtung zurückführen. Der Mantelraum erscheint daher stark ausgehöhlt. Es ist wohl berechtigt, die Stelle, an welcher die Anlage der äußern Kieme erscheint, als die äußere Insertionslinie der innern Kieme und gleichzeitig als Insertionsrand der äußern Kieme anzusehen. Bei der größern Zahl der Acephalen ist diese Insertionslinie mit der Grenzlinie zwischen Kieme und Mantel identisch. Daß die abgerundete Körperform von *Cyclas* eine sekundäre, abgeleitete ist, darauf deutet der Umstand, daß die jüngsten Stadien in Übereinstimmung mit den übrigen Acephalen eine ellipsoidische Schale, JACKSON'S „prodissoconch“, aufweisen. Man vergleiche in dieser Hinsicht die jüngern Stadien der Figg. K, L, M (S. 208—210) mit dem postembryonalen Tiere der Fig. V (S. 231).

Unter lebhaften Zellteilungen wächst die ursprünglichste Anlage der äußern Kieme nach dorsal und wird alsbald zu einer Falte. Ehe noch ein eigentliches Lumen in ihr wahrzunehmen ist, geht die Epithelverdickung bereits Differenzierungen ein, welche eine Zerlegung in Filamente zur Folge haben und auf die ich weiter unten zu sprechen komme. Vorläufig sei auf die Textfig. L (S. 209) verwiesen. An ihren ältesten Teilen wird die äußere Kieme zuerst zur Falte. Sie ist an diesen Teilen am weitesten in ihrem dorsalen Wachstum fortgeschritten. Daher kommt es, daß ihre dorsale Begrenzung eine nach unten offene bogenförmige Linie darstellt, welche auf den beigefügten Totalbildern (Fig. L, M, Q, V s. o.) deutlich sichtbar und mit *dgl. äk* bezeichnet ist. Die nach oben wachsende Falte legt sich in den ältesten Teilen der Körperwand an. Dieser Prozeß findet entsprechend der ganzen Entstehung von der mittlern, in der Gegend des Visceralganglions liegenden ältesten Zone aus nach vorn und hinten statt. Serien transversaler Schnitte durch die Anlage der äußern Kieme zeigen daher von vorn nach hinten gehend, zunehmend jüngste Stadien bis zu den ältesten, dann wieder abnehmend jüngere. An den hintersten Teilen der innern Kieme tritt die Epithelverdickung und Faltenbildung genau in derselben Weise ein wie an den vordern. Irgendwelche Abkürzungsprozesse, wie RICE (73) sie für *Mytilus* beschrieb, kommen bei der äußern Kieme ebensowenig wie bei der Bildung der innern vor. Die vorstehenden Angaben werden erläutert durch die Totalbilder in den Figg. L, M, Q (S. 209, 210, 212) und durch die Schnittfigg. 18a, 18b u. 19 (Taf. 6) und Fig. 19a (Taf. 7). Bei den Totalfiguren muß von den Differenzierungen, welche an der Falte mittlerweile eingetreten sind, abgesehen werden. Die in Rede

stehenden Bilder zeigen dann, daß die Anlage der äußern Kieme vom Insertionsbezirke der innern Kieme aus nach dorsal — siehe die Verschiebung der dorsalen Grenzlinie *dgl. äk* — und gleichzeitig von einer mittlern Zone nach vorn und hinten stattfindet. Schnittfig. 18a u. 18b (Taf. 6) entstammen einer transversalen Serie durch ein Stadium, das etwas jünger ist als das in Fig. L (S. 209) dargestellte. Der Schnitt in Fig. 18a ist am weitesten nach vorn gelegen, er zeigt die Anlage der äußern Kieme in Gestalt einer nach oben ragenden Epithelverdickung (*äk*) und die Endigungen der Invaginationen auf der Außenseite der innern Kieme (*isspk. ä. ik*); die Nierenmündung (*ng*) ist angeschnitten; derselbe Schnitt illustriert auch die Lagebeziehung der Anlage der äußern Kieme (*äk*) zu der Mantelrinne bei *mvr*. Der Schnitt in Fig. 18b liegt weiter nach hinten. Die Anlage der äußern Kieme (*äk*) hat sich der Körperwand angelegt, wodurch ein Teil des Mantelraumes von dem ursprünglichen abgetrennt und zwischen Visceralmasse und äußere Kieme zu liegen kommt. Es ist das Visceralganglion (*vg*) angeschnitten; bei *nr* befindet sich ein Nervenstrang, welcher, soweit ich feststellen konnte, vom Visceralganglion ausgeht und nach hinten in die Kieme sich erstreckt. Die Schnittfigg. 19 (Taf. 6) u. 19a (Taf. 7) entstammen einer transversalen Serie durch ein Stadium der Fig. M (S. 210) in der auch ihre Lagen durch die Linien *VI, VII* markiert sind. In Schnittfig. 19 zeigt sich die äußere Kieme noch in Anlage als eine dorsalwärts gerichtete Epithelverdickung (*äk*) am obern Ende der innern Kieme (*ik*). Es sind außerdem die Niere (*n*) und die Geschlechtsorgane (*gz*) angeschnitten. Der Schnitt in Fig. 19a liegt weiter nach hinten in der Gegend der Nierenmündung, welche letztere bei *ng* angeschnitten ist. Der betreffende Schnitt zeigt deutlicher noch wie Fig. 18b (Taf. 6), daß die nach dorsal wachsende Falte (*äk*) sich dem Epithel der Visceralmasse anlegt und dadurch zwischen der letztern und der äußern Kieme ein hypobranchialer Raum (*hpbv*) vom allgemeinen Mantelraum abgetrennt wird.

Die Bildung der äußern Kieme aus einer Falte ist bisher in der Literatur bei keiner Form beschrieben worden.

Es wurde bereits betont, daß Differenzierungsprozesse an der Anlage der äußern Kieme schon sehr frühzeitig auftreten. An dem in den dorsalen Teil des Mantelraumes hineinragenden Zellenwulst treten in gewissen Abständen Invaginationen auf der Außenseite ein, welche am ventralen Rande beginnen und allmählich nach dorsal

aufsteigen. Auf diesem Stadium (Totalfig. L S. 209) sind weitere Einzelheiten nicht wahrnehmbar. Fig. 20 (Taf. 7) stellt einen Teil eines Schnittes dar, wie ihn die Schnittlinie *I* in Fig. L ergeben würde. Auf diesem Schnitte sind 4 Einkerbungen *issp. ül. ik* sichtbar. Das Zäpfchen *ik* stellt den allervordersten Teil der äußern Kieme dar. Außerdem zeigt der Schnitt das typische, etwas schwer zu verstehende Bild der Schnitte durch die äußere Kieme in dieser Höhe, auf denen auch Teile der innern Kieme (*ik*) angeschnitten sind. Letzteres ging schon aus dem Verlauf der zugehörigen Schnittlinie in Fig. L hervor. Auf den Schnitten, welche höher liegen als der in Fig. 20 abgebildete, verlieren sich die Einkerbungen allmählich in einem Zellenwulst, welcher in seinen dorsalen Teilen dem Epithel der Visceralmasse dicht anliegt. Die erwähnten Invaginationen treten zuerst an den ältesten Teilen auf und bilden sich von der ältesten Zone aus nach vorn und hinten. Auf den folgenden Stadien der Entwicklung, welche etwa der Fig. M (S. 210) entsprechen, treten Invaginationen auch auf der der Visceralmasse zugekehrten Seite der Falte ein.

Diese Invaginationen entsprechen denjenigen auf der Außenseite und laufen ihnen parallel. Sie bilden sich etwas oberhalb der dorsalen Insertionslinie der äußern Kiemenfalte. In Schnittfig. 19a (Taf. 7) ist die Lage dieser letztern Insertionslinie mit *d. isl. ik* bezeichnet und ohne weiteres verständlich. Etwas später kommt es zu Durchbrechungen, indem den seichtern Invaginationen auf der Innenseite diejenigen der Außenseite immer mehr entgegenwachsen. Die Durchbrechungen treten in dem mittlern, ältesten Teile der äußern Kieme zuerst ein. Die nebenstehenden schematischen Figg.  $P_1 - P_4$ , welche Longitudinalschnitte durch die äußere Kieme eines Stadiums der Fig. M (S. 210) darstellen, geben über die beschriebenen Prozesse Aufklärung. Durch den in Rede stehenden Prozeß zerfällt die ursprüngliche nach dorsal gerichtete Falte bereits in Filamente, während sie selbst noch dorsalwärts wächst. Gegen Ende der Embryonalzeit hat sich ihr dorsaler Teil bis nahezu in die Rinne zwischen Mantel und Kieme vorgeschoben. Dieser dorsale Teil wird nicht durchbrochen, sondern bleibt stets kontinuierlich. Er verschmilzt später vorn und in der Mitte mit der Visceralmasse, hinten mit letzterer und dem Intersiphonalseptum. Die Invaginationen auf der Außenseite der Falte endigen in Kuppen, welche in diesen dorsalen kontinuierlichen Bezirk hineinragen.

Was die histologische Differenzierung der durch Zerlegung der

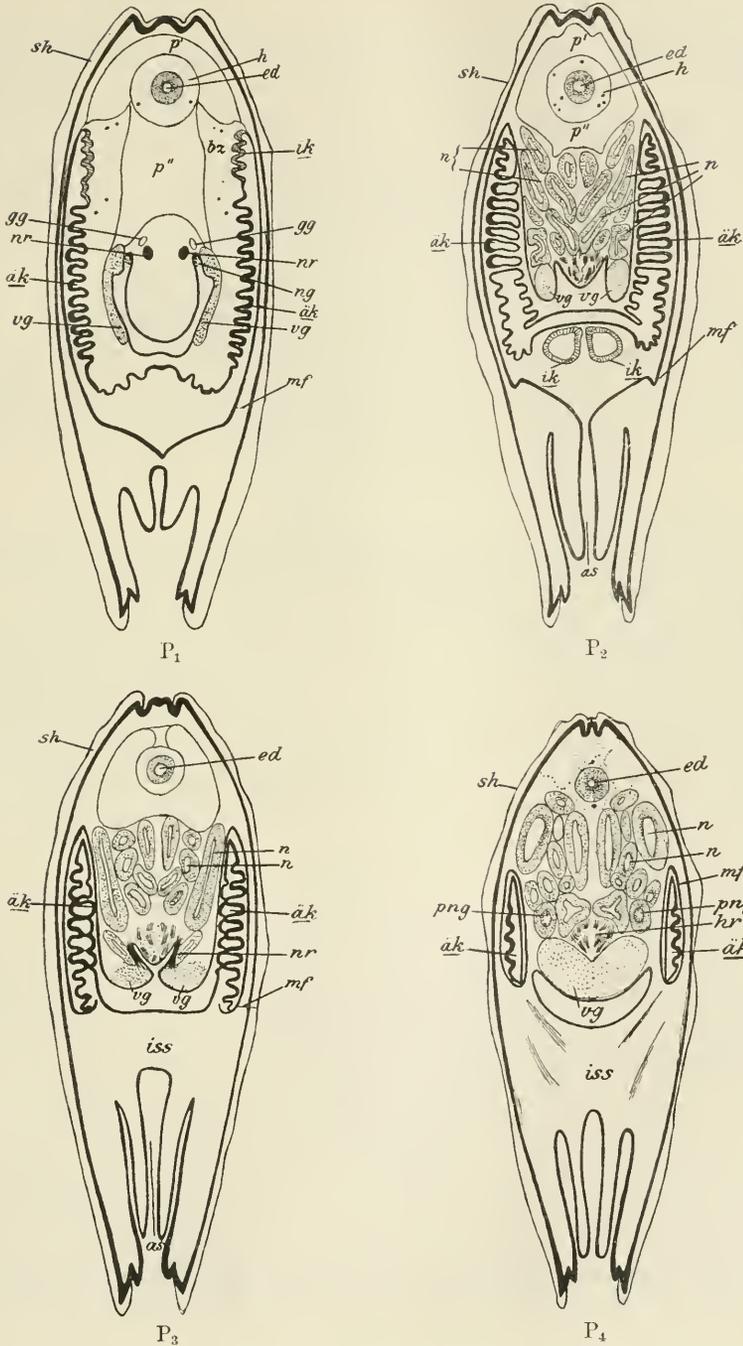


Fig. P<sub>1</sub>—P<sub>4</sub>. Schematische longitudinale Schnitte durch die äußere Kieme auf dem Stadium der Fig. M (S. 210); die äußere Kieme ist durch eine schwarze Fläche dargestellt, Teile der innern sind (in Fig. P<sub>1</sub> u. P<sub>2</sub>) schraffiert gezeichnet. 60:1.

Falte entstandenen Filamente anbelangt, so stimmt sie im Prinzip mit derjenigen, welche an der Anlage der innern Kieme auftritt, überein. Die Seitenzellen treten zuerst in der Mitte der entstandenen Interfilamentarspalten auf und zwar nur auf der Außenseite. Ihre Entwicklung schreitet dann weiter nach ventral und dorsal fort. Für die ganze äußere Kieme findet dieser Prozeß von der mittlern, ältesten Zone aus nach vorn und hinten statt. Analoges gilt für die Ausbildung des Stützgerüsts.

RICE (73) hat gegenüber LACAZE-DUTHIERS betont, daß bei *Mytilus* die ältesten, am weitesten entwickelten Filamente etwas hinter dem Mittelpunkt der äußern Kieme liegen. Diese Angabe würde auch für *Cyclas cornea* zutreffen, bei welcher die ältesten Filamente etwas hinter der Mitte des Visceralganglions gelegen sind.

Bei 4 Filamenten ist das 3. das größte.

„ 12	„	„	7.	„
„ 18	„	„	10.	„

Daß aber später auf postembryonalen Stadien eine Verschiebung eintritt, ist mit Sicherheit festzustellen, denn wie aus einem Vergleich der Figg. Q, V (S. 212, 231) hervorgeht, ist der vordere Endpunkt der äußern Kieme in bezug auf den gesamten Körper des Tieres nicht mehr verschoben worden, während weiter nach hinten noch neue Filamente sich anlagern. Die beschriebenen Entwicklungsvorgänge sind im Prinzip genau dieselben wie bei der innern Kieme, jedoch mit dem Unterschiede, daß die Falte, welche die Anlage darstellt, nach dorsal gerichtet ist und die Invaginationen von den Insertionsrändern aus beginnen.

β) Bildung der sogenannten zweiten Lamelle der äußern Kieme.

Würden wir die äußere Kieme auf dem zuletzt behandelten Stadium der Fig. M (S. 210) verlassen, so würde sie als aus nur einer nach dorsal gerichteten Lamelle bestehend sich darstellen. Bei der Besprechung der erwachsenen Kieme wurde aber betont, daß im ventralen Teile dieses Organs 2 sogenannte Lamellen deutlich sich unterscheiden lassen, von denen allerdings die innere sehr kurz ist. Es bleibt mithin festzustellen, wie dieser Aufbau aus 2 Lamellen in diesem Teile zustande kommt. Die Vorgänge, welche dabei eine Rolle spielen, sind im Grunde genommen einfacher Natur und nicht mit denjenigen zu vergleichen, welche bei der Bildung der innern Lamelle der innern Kieme auftreten. Die Invaginationen auf der

Außenseite der äußern Kiemenfalte nehmen nicht ganz von der ventralen Insertionslinie derselben [in Fig. 19a (Taf. 7) mit *v. isl. ik* bezeichnet] ihren Ursprung, sondern etwas oberhalb dieser Linie. Sie

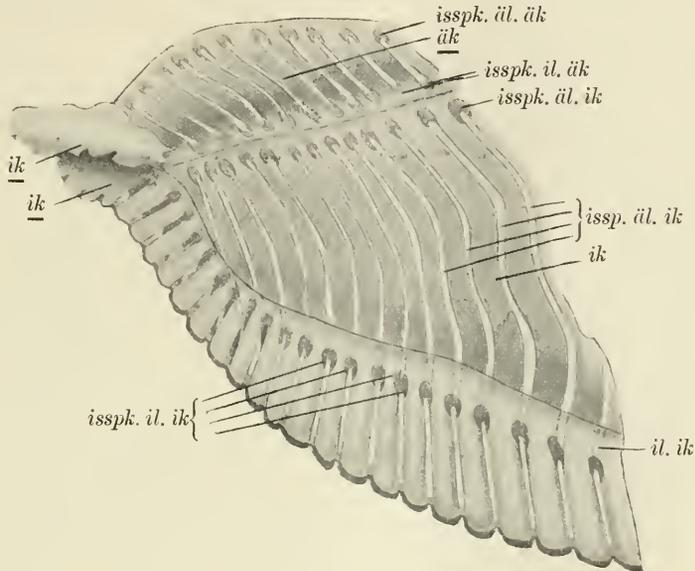


Fig. T.

Rechter Kiemenapparat des Stadiums der Fig. Q, stärker vergrößert dargestellt, zeigt den Zusammenhang zwischen innerer und äußerer Kieme. 60:1.

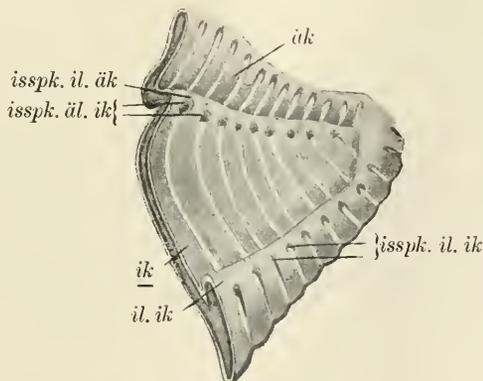


Fig. U.

Hinterer Teil des linken Kiemenapparats eines etwas ältern Stadiums. Die äußere Kieme ist bereits über die innere etwas heruntergewachsen. 60:1.

schreiten dann gleichzeitig auf der Außenseite nicht nur nach dorsal, sondern auf der ventralen Seite auch zur ventralen Insertionslinie (*v. isl. ik* in Fig. 19 a Taf. 7) fort. Die letztere überschreiten sie noch, und es kommt zu der bereits mehrfach erwähnten Kuppenbildung. Die entsprechenden Kuppen ragen in den obern Teil der ursprünglichen Kiemenfalte hinein, welcher äußerer und innerer Kieme gemeinsam ist. Sie sind in der Fig. 21 (Taf. 7) angeschnitten und auch in den Textfigg. T u. U (S. 229) sichtbar und sind durchgehend mit *isspk. il. ik* bezeichnet. Durch den beschriebenen Prozeß sondern sich aus dem ventralen Teile der äußern Kiemenanlage ventrale Zäpfchen heraus, welche nichts weiter als die Köpfchen der Filamente darstellen. Gegen Ende der Embryonalzeit beginnt der mittlere Teil der Filamente sich etwas nach lateral vorzuwölben. Die Figg. T u. U (S. 229), welche herauspräparierte Kiemen von innen gesehen darstellen, veranschaulichen zwei Stadien dieses Prozesses. Man beachte die mit *ik* bezeichneten Teile. Gleichzeitig beginnen die besprochenen Filamentköpfchen stark ventralwärts zu wachsen, so daß sie die äußere dorsale Insertionslinie der innern Kieme etwas überdecken. Letzteres geht bereits aus Fig. U hervor, wenn auch dieses Überdecken erst auf postembryonalen Stadien deutlicher in die Augen fällt. Es sei in dieser Beziehung auf das postembryonale Stadium in Fig. V verwiesen. Es ergeben sich auf diese Weise auf transversalen Schnitten Bilder, wie es Fig. 21 (Taf. 7) für ein Stadium kurz vor dem Ausschlüpfen aus den Brutkapseln zeigt. Der in Rede stehende Schnitt geht durch den hintern Teil der äußern Kieme. Er zeigt, daß die Falte, welche die ursprüngliche Anlage der äußern Kieme darstellt, sich nach dorsal bis in die Rinne *mvr* zwischen Visceralmasse und Mantelfalte (*mf*) vorgeschoben hat. Die Invaginationen auf der Außenseite dieser Falte endigen in den Kuppen *isspk. il. ik*. Indem die Invaginationen, wie bereits oben betont wurde, auch zur ventralen Insertionslinie der äußern Kieme hin fortschreiten, kommen Kuppen (*isspk. il. ik*) zustande, welche die Intersegmentarspalten<sup>1)</sup> der innern Lamelle der äußern Kieme begrenzen. Diese letztern Kuppen (*isspk. il. ik*) liegen lateral von denjenigen, in welchen die Intersegmentarspalten<sup>1)</sup> der äußern

1) Die Bezeichnung „Intersegmentarspalten“ ist angewandt, weil auf den in Rede stehenden Stadien die Kieme von *Cyclus cornica* bereits als eine Lamellenkieme aufgefaßt werden muß. Siehe weiter unten den Abschnitt über Entwicklung der Interfilamentar(Intersegmentar)-verbindungen.

Lamelle der innern Kieme endigen (*isspk. ül. ik*). Die Überschiebung der äußern Kieme über die innere geht nur bis zu einem Grade vor sich, wie ihn Fig. V zeigt. Ein weiteres Wachsen der Filamentköpfechen in ventraler Richtung findet nicht

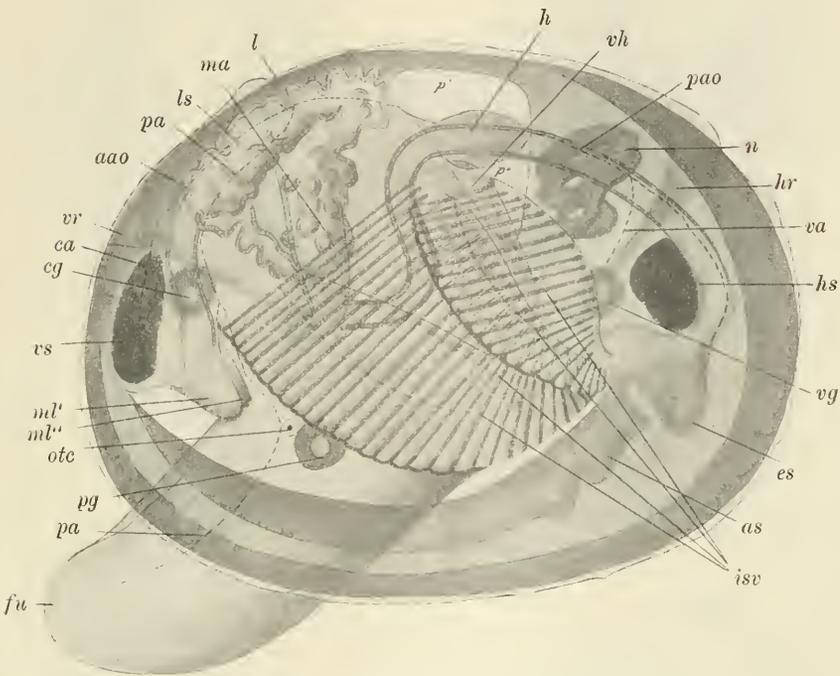
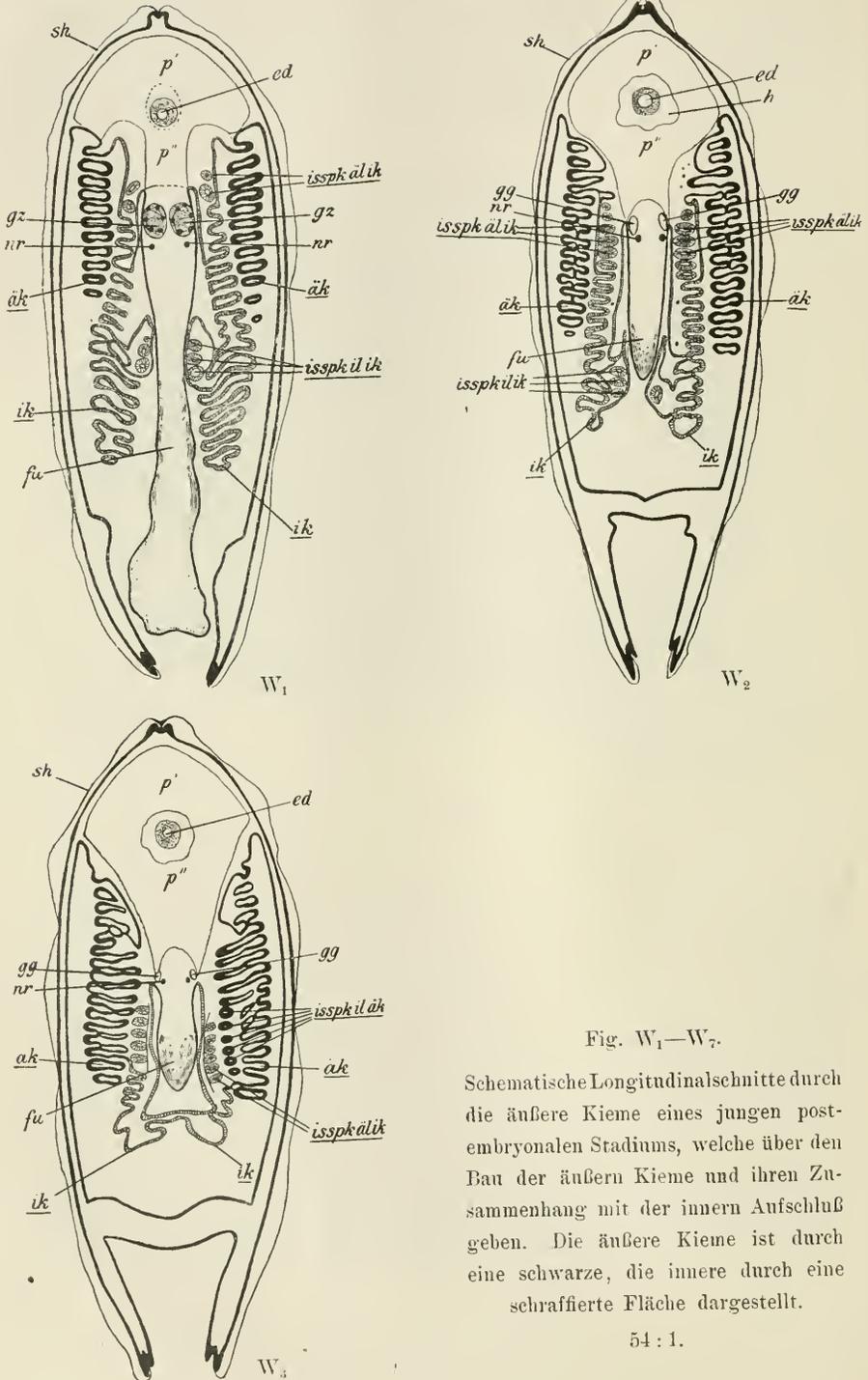


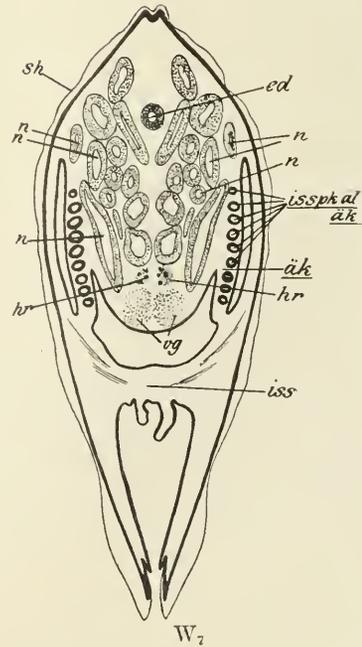
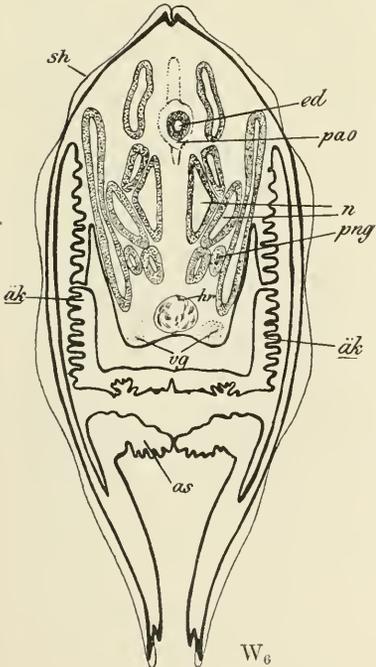
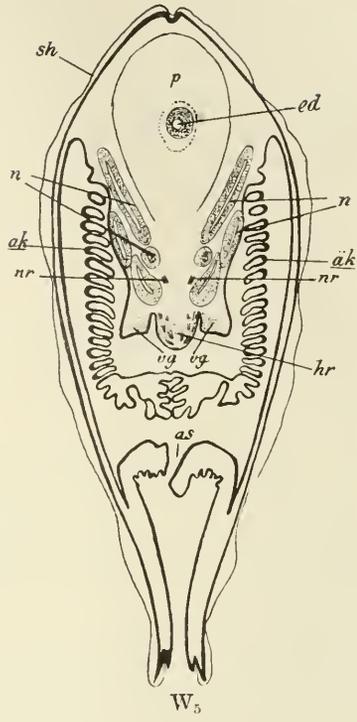
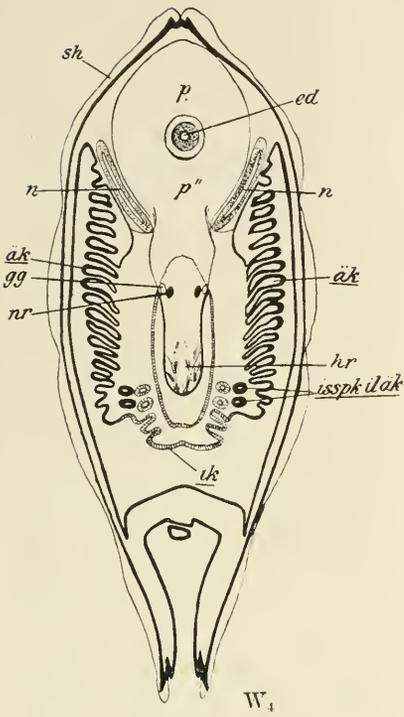
Fig. V.

Postembryonales Stadium von *Cyclas cornea* (von 3,2 mm Länge). 23:1.

statt. Die ventrale Partie der äußern Kieme erweist sich schon auf Totalpräparaten als embryonale Zone; sie erscheint dunkler als die obere Partie, da sie im Innern zahlreichere Mesenchymzellen aufweist. Die Köpfechen der Filamente sind, wie bereits betont, ursprünglich völlig frei voneinander, später erst werden sie durch Intersegmentarverbindungen miteinander verknüpft. Die schematischen Figg. W<sub>1</sub>—W<sub>7</sub> (S. 232, 233) veranschaulichen den Bau der äußern Kieme und den Zusammenhang derselben mit der innern Kieme auf einem postembryonalem Stadium, wie er nach Longitudinalschnitten sich darstellt; das geschnittene Stadium entspricht ungefähr dem in Fig. V abgebildeten. Die äußere Kieme ist durch eine schwarze Fläche von der schraffierten innern Kieme unterschieden. Der

Fig.  $W_1$ — $W_7$ .

Schematische Longitudinalanschnitte durch die äußere Kieme eines jungen post-embryonalen Stadiums, welche über den Bau der äußeren Kieme und ihren Zusammenhang mit der inneren Aufschluß geben. Die äußere Kieme ist durch eine schwarze, die innere durch eine schraffierte Fläche dargestellt.



Schnitt in Fig.  $W_1$  trifft horizontal den ventralen Rand der äußern Kieme, Fig.  $W_2$  liegt etwas höher hinauf, Fig.  $W_3$ ,  $W_4$  zeigen die Zone, in welcher die äußere Kieme mit dem dorsalen Teile der innern zusammenhängt. Fig.  $W_5$  u.  $W_6$  finden ihre Erklärung in den weiter oben beschriebenen Entwicklungsvorgängen und decken sich mit den Figg.  $P_2$  u.  $P_3$  (S. 227); Fig.  $W_7$  zeigt die Kuppen (*isspk. ül. ük*), in welchen die Intersegmentarspalten der äußern Lamelle der äußern Kieme endigen. An den nach unten wachsenden Teilen der Filamente, der äußern Kieme, die beiden Lamellen gemeinsam sind, differenzieren sich auf innerer wie äußerer Seite in der Richtung von dorsal nach ventral Schalt-, Eck- und Höhenzellen heraus, und es kommt in ihnen ein Stützgerüst zur Ausbildung.

### 3. Verbindung zwischen innerer und äußerer Kieme.

Die schematischen Figg.  $W_1$ — $W_4$ , die Fig. U und die Fig. 21 (Taf. 7) geben auch Aufschluß über die Verbindung zwischen innerer und äußerer Kieme, die hier noch einmal kurz hervorgehoben werden soll. Die Insertionszone ist beiden gemeinsam. Die Kuppen (*isspk. ül. ük*), in welchen die Intersegmentarspalten der Außenlamelle der innern Kieme endigen, liegen unmittelbar neben denjenigen, welche die Interfilamentarspalten auf der Innenseite der äußern Kieme dorsal begrenzen, und sind durch eine gemeinsame Intersegmentarverbindung (*isv*) in Fig. 21 (Taf. 7) untereinander verbunden. Eine andere Verbindung als die letztere tritt nicht ein. Vor diesen Kuppen liegt nach außen hin ein schmaler Epithelwandstreifen (*e*) in Fig. 21 (Taf. 7), welcher, wie bereits STENTA (88) angab, Flimmern trägt. Dieses schmale Flimmerband führt weiter nach vorn zu den Velen, indem es vom vordern Endpunkte der äußern Kieme über den Lebersäckchen in dem vor dem Filamente  $f_0$  gelegenen Bezirke nach ventral führt. Die erwähnte Flimmerlinie ist an den regelmäßig angeordneten Kernen der sie bildenden Zellen auch an Totalpräparaten erkennbar, jedoch in den Totalfiguren nicht eingezeichnet, um die Bilder nicht allzuschwer verständlich zu machen. Der dorsale Teil der allerursprünglichsten Kiemenfalte, der beiden Kiemen gemeinsam ist, wird, wie weiter unten näher ausgeführt werden soll, im hintern Teile zu einem zuführenden, in der vordern Region, in welcher er mit den Vorhöfen in Kommunikation tritt, zu einem abführenden Gefäß.

#### 4. Der Interlamellarraum, die interlamellaren Brücken und die interfilamentaren Verbindungen.

Es soll nunmehr die Bildung einiger histologischen Elemente der Kieme verfolgt werden, über deren Ursprung in der vergleichenden-anatomischen wie auch in der entwicklungsgeschichtlichen Literatur keine übereinstimmenden Angaben vorhanden sind.

##### Der Interlamellarraum.

Die Entwicklung des Interlamellarraumes ist in den bereits gemachten Angaben über die Kiemenentwicklung enthalten. Um Wiederholungen zu vermeiden, sollen zunächst die Angaben früherer Autoren über die Entstehung des Interlamellarraumes diskutiert und in diese Besprechung die eigenen Befunde kurz eingeflochten werden.

Nach der Auffassung von LACAZE-DUTHIERS (38) soll der Interlamellarraum allgemein durch eine Reflexion der Kiemenfilamente zustande kommen. In neuerer Zeit hat VOINEA (92) an dieser Meinung eine Kritik ausgeübt, auf deren einzelne Punkte ich hier eingehen möchte.

VOINEA setzt das Lumen, welches LOVÉN (43) im Ursprungsstrange der Kiemen z. B. bei *Montacuta* vermutete (s. d. Einleitung S. 180), dem Interlamellarraume gleich. Ein solcher Hohlraum findet sich, wie wir weiter unten sehen werden, auch in der Kiemenanlage der Najaden. Hier kann dieser Raum nach seiner Lage und nach dem ganzen Bildungsmodus der Kiemen bei diesen Formen nur zu einem Blutgefäß werden. Es ist daher sehr unwahrscheinlich, daß er bei andern Formen, bei denen er in gleicher Ausbildung vorkommt, zum Interlamellarraume wird. VOINEA (92, p. 40) gibt ferner an, „daß bei den Najaden die Kiemenlamellen niemals nach oben zurückkehren, um den interlamellaren Hohlraum hervorzubringen, wie dies LACAZE-DUTHIERS für *Mytilus* beschreibt“. Für die äußere Najadenkieme hat VOINEA zwar gezeigt, daß durch eine longitudinale Invagination ein Hohlraum ins Innere der ursprünglichen Epithelverdickung, welche die Anlage der äußern Kieme darstellt, verlagert und dieser Raum zum Interlamellarraume wird (s. d. Einleitung S. 180). Jedoch ist er den Beweis schuldig geblieben, daß auch bei der innern Kieme der Interlamellarraum in ähnlicher Weise zur Ausbildung gelangt. SCHIERHOLZ (78) und HARMS (23) beobachteten, daß die Köpfchen der Papillen, welche die Anlage der innern Kieme darstellen, sich nach innen zum Fuße hin umschlagen. Diese letztere Beobachtung würde

sogar gegen die oben (S. 235) zitierte Bemerkung VOINEA's (92, p. 40) sprechen. Jedenfalls ist der Zweifel, den VOINEA (92, p. 16—18) an den Befunden von LACAZE-DUTHIERS ausübt, nicht berechtigt. Immerhin ist zuzugeben, daß es nicht als ein Gesetz hingestellt werden darf, daß der Interlamellarraum stets das Resultat einer Reflexion der ventralen Enden der Kiemenfilamente ist. VOINEA hat aber mit KORSCHOLT u. HEIDER (35, p. 964—966) dieses Zurückknicken der Filamente überhaupt für unwahrscheinlich gehalten. Meine Untersuchungen zeigen, daß in der Tat bei *Cyclas cornea* eine Reflexion der ursprünglichen Kiemenfalte stattfindet. LACAZE-DUTHIERS' Angabe, daß der Interlamellarraum durch das Zurückknicken einer ursprünglichen Filamentreihe entsteht, würde auch für die von mir hauptsächlich untersuchte Form völlig zutreffen. Bei *Cyclas cornea* bilden die Lumina der ursprünglichen Kiemenfalten, insbesondere die von dem subfilamentaren Gewebe umschlossenen Lumina der Filamente, einen Teil des Interlamellarraumes, der in seiner Gesamtheit dadurch zustande kommt, daß diese Lumina mit dem Lumen des umgeschlagenen Faltenteiles verschmelzen. Nun ist es denkbar, daß diese Verschmelzung nicht stattfindet und aufsteigender, sekundärer und absteigender, primärer Faltenteil zwar in Filamente zerfallen, aber aufsteigender und absteigender Filamentschenkel nicht miteinander verwachsen. In einem solchen Falle würde der Interlamellarraum einen kontinuierlichen Teil des Mantelraumes darstellen. Wie wir weiter unten sehen werden, ist bei *Dreissensia* ein solcher Modus der Entstehung des Interlamellarraumes gegeben, indessen mit dem Unterschiede, daß in bestimmten Abständen bei einzelnen Filamenten eine Verbindung des auf- und absteigenden Schenkels eintritt.

Die vorstehenden Angaben beziehen sich nur auf die innere Kieme von *Cyclas cornea*. Bei der äußern Kieme ist ein Interlamellarraum nur in dem kurzen ventralen Teile vorhanden, welcher über den dorsalen Bezirk der innern Kieme herunterhängt. Der Interlamellarraum entsteht in diesem Teile dadurch, daß in den ursprünglich massiven, nach ventral wachsenden Zäpfchen oder Köpfchen der Filamente, wie wir sie weiter oben kennen lernten, unter lebhaften Zellteilungen ein Hohlraum zur Ausbildung kommt, während gleichzeitig 2 Kiemenlamellen an diesen Köpfchen sich herausdifferenzieren.

## Die interlamellaren Brücken.

Die interlamellaren Brücken sind ihrem morphologischen Bau nach schon früher bei der Beschreibung der erwachsenen Kieme kurz charakterisiert worden. Es sind jene Paare vertikal gestellter Querwände, welche je 2 einander entsprechende Segmente einer innern und einer äußern Kiemenlamelle miteinander verbinden und durch welche die Kiemen in eine Reihe vertikaler, hintereinander gestellter Kämmerchen zerfallen. Zwischen je 2 solchen Kämmerchen liegt ein Spaltraum. In Fig. A<sub>1</sub> (S. 187) ist ein Querschnitt durch 2 nebeneinander liegende Kammern oder Segmente gezeichnet, um den Verlauf und den anatomischen Bau der interlamellaren Brücken (*ib*) zu demonstrieren. Die interlamellaren Brücken kommen natürlich nur in den ventralen Teilen der innern und äußern Kieme vor, wo eben beide Organe 2 Lamellen aufweisen. Weiter dorsalwärts, in denjenigen Kiementeilen, in denen nur eine Lamelle vorhanden ist, setzten sich die Kämmerchen in die länglichen vom subfilamentaren Gewebe und den Segmentköpfen umschlossenen Lumina der äußern Lamelle fort (s. S. 187, Fig. A<sub>2</sub>, *subf. gew. ül. ik*). Diese Verhältnisse erklären sich aus der ganzen Bildungsweise der Kiemen, wie sie weiter oben eingehend beschrieben wurde.

Im marginalen Teile der innern Kieme, der beiden Lamellen von vornherein gemeinsam ist, entstehen die interlamellaren Brücken einfach dadurch, daß den Invaginationen auf der Außenseite der Falte Invaginationen auf der dem Fuße zugekehrten Seite des erweiterten marginalen Faltenbezirkes entgegenwachsen und es zu Durchbrechungen kommt. Weiter dorsalwärts entstehen die interlamellaren Brücken durch Verschmelzung des subfilamentaren Gewebes der absteigenden Filamente mit dem äußern Epithel des nach oben wachsenden Falteiles und nachträgliche Durchbrechung. Die letztere kommt dadurch zustande, daß auf der Innenseite des reflektierten Falteiles Rillen auftreten und mit diesen die zum Fuße hin sich ausdehnenden Interfilamentarspalten sich vereinigen. Dieser Prozeß ist weiter oben eingehend erörtert und durch die Figg. 16a—c (Taf. 6) und die Textfigg. S<sub>1</sub>—S<sub>3</sub> (S. 220. 221) illustriert worden, auf welche auch in diesem Zusammenhange noch einmal hingewiesen sei. In Fig. 16a (Taf. 6) sind die Interlamellarbrücken bereits entstanden und entsprechend der Fig. A<sub>1</sub> (S. 187) mit *ib* bezeichnet. An der äußern Kieme entstehen die interlamellaren Brücken aus den einander zugekehrten Wänden der ursprünglich massiven, nach ventral

wachsenden, bereits mehrfach erwähnten Zäpfchen, welche eine Verlängerung der Filamente darstellen. Innerhalb einer Interlamellarbrücke und innerhalb der Segmente sind die sogenannten intersegmentaren Brücken ausgespannt (*me* in Textfig. A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> (S. 187), Fig. 16a—c, Taf. 6); es sind Zellen mesenchymatischer Natur, welche wir von vornherein in großer Zahl innerhalb der Kiemenanlage finden.

JANSSENS (30) hat für *Cyclas cornea* eine Untersuchung der interlamellaren Brücken angekündigt, doch ist meines Wissens eine Publikation seinerseits bisher nicht erfolgt. RICE (73) beobachtete, daß bei *Mytilus* aufsteigender und absteigender Schenkel eines Filamentes ursprünglich im ventralen Teile durch eine „continuous membrane“ (p. 72) miteinander verbunden sind, welche letztere später vertikal durchschlitzt wird, wobei nur in gewissen Höhen Reste als Interlamellarverbindungen stehen bleiben. Da der ursprüngliche, zuerst erwähnte Zustand der Filamente sich bei *Modiola* zeitlebens findet, konnte RICE in der Entwicklung der Kieme von *Mytilus* ein *Modiola*-Stadium feststellen. Dergleichen spätere Modifikationen kommen an den Interlamellarbrücken von *Cyclas* nicht vor.

#### Die interfilamentaren Verbindungen.

Wichtiger als die in diesem Kapitel bisher beschriebenen Einzelheiten ist die Entstehung der interfilamentaren Brücken. Denn es verbindet sich mit der Frage nach ihrer Entstehung die alte, unstrittene Frage, ob der Filamenttypus oder der Lamellentypus der ursprüngliche ist. Eine theoretische Erörterung dieser Frage wollen wir vorläufig zurückstellen. Es soll nur die Theorie POSENER'S (66, 67) angeführt werden, nach welcher der Filamenttypus durch Zerschlitzung der Lamellenkieme entstanden sein soll. POSENER führt als Beweis seiner Auffassung die ursprünglich kontinuierliche, später durchbrochene Kiemenfalte der *Cyclas*-Embryonen an. Aus seiner Theorie würde folgen, daß die interfilamentaren Verbindungen Reste dieser ursprünglichen Falte darstellen. Es ist mithin zu entscheiden, ob die Interfilamentarverbindungen von vornherein vorhanden sind oder ob sie erst später sekundär entstehen. Mit diesem Entscheid steht und fällt die POSENER'SCHE Theorie, so weit eine entwicklungsgeschichtliche Begründung durch den Faltenmodus für sie in Betracht kommt.

Bevor wir diesen Entscheid treffen, wollen wir uns über einige histologische Details klar werden. Die interfilamentaren Verbindungen stellen bei *Cyclas cornea* epitheliale Brücken zwischen den

subfilamentaren Geweben der einzelnen Filamente (Segmente) dar, in deren Innerm Mesenchymzellen und ein faseriger Strang deutlich sichtbar sind. Ich verweise auf die Figg. 10—12 (Taf. 5) und Fig. 16a (Taf. 6); Fig. 11 (Taf. 5) stellt einen Querschnitt, die übrigen Figuren stellen Längsschnitte durch eine interfilamentare Verbindung (*isv*) dar. Die ganzen Lagebeziehungen deuten darauf hin, daß die Fibrillen (*fib. s* in Fig. 11, Taf. 5) nicht das Produkt der sie umschließenden Epithelzellen sind, sondern mesenchymatischen Zellen, dem lacunar tissue PECK's, entstammen. Dieselbe Lagebeziehung fanden wir zwischen Mesenchymzellen und dem Stützgerüst (*st*), das wir ebenfalls als Produkte der erstern auffassen mußten. Es sei hier auf Fig. 5 (Taf. 4), Fig. 9, 10, 12 (Taf. 5) und die Textfigg. A<sub>1</sub> u. A<sub>2</sub> (S. 187) verwiesen.

Die interfilamentaren Verbindungen treten zuerst auf dem in Fig. M (S. 210) dargestellten Stadium auf in einer Höhe, welche etwa der Mitte des dorsal gelegenen Lebersäckchens (*ls*) entspricht. Auf frühern Stadien waren in dieser Höhe die Interfilamentarspalten völlig durchgehende. Auf dem erwähnten Stadium bilden sich an den einander zugekehrten Wänden der Filamente Erweiterungen, welche miteinander verschmelzen, und im Innern der so entstandenen Verbindungen werden sehr schnell die oben erwähnten Fibrillen sichtbar. Auf Sagittalschnitten durch die in Rede stehenden Stadien zeigt sich oft, daß die vordersten Filamente bereits miteinander durch Interfilamentarbrücken verbunden, die hintern Filamente aber noch völlig frei sind. Die Bildung der Interfilamentarbrücken geht mithin in der Richtung von vorn nach hinten vor sich. Da die interfilamentaren Verbindungen stets in einer bestimmten Höhe der Filamente auftreten, letztere aber nach hinten zu an Höhe abnehmen, so bilden sie, wie aus der Totalfig. V (S. 231) hervorgeht, von vorn dorsal nach hinten ventral verlaufende, nach oben konkave Linien (*isv*). Später entstehen sie auch weiter ventralwärts von der zuerst entstandenen Verbindung. Auch an der innern Lamelle der innern Kieme sind sie frühzeitig wahrzunehmen. An den Kuppen, in welchen die interfilamentaren Spalten jeder Kiemenlamelle dorsal endigen, treten ebenfalls frühzeitig interfilamentare Verbindungen auf, welche den dorsalen Abschluß des gitterartigen Gerüsts bilden, welches wir in jeder Kiemenlamelle finden (s. *isv* in Textfig. A<sub>2</sub> [S. 187], Fig. 17 [Taf. 6] u. Fig. 21 [Taf. 6]). Das erwähnte Gitterwerk kommt dadurch zustande, daß die interfilamentaren Verbindungen (*isv*), wie bereits früher betont, mit den vertikal verlaufenden Stützstäbchen

(st) der Filamente verschmelzen (s. Fig. 10, Taf. 5; Fig. 12, Taf. 5 u. Fig. 16a, Taf. 6).

Meine Befunde sprechen gegen die Theorie POSENER's. Bei dem Papillenmodus, bei welchem die Papillen ursprünglich völlig frei sind, können die interfilamentaren Verbindungen nicht anders als durch seitliches, sekundäres Verschmelzen der Filamente entstehen. JACKSON's falsche Auffassung über die Entstehung der interfilamentaren Brücken ist bereits weiter oben (S. 222) moniert worden. Die frühzeitige Ausbildung der interfilamentaren Verbindungen an den Kuppen, welche die dorsalen Endigungen der Interfilamentarspalten darstellen, sah BOURNE (2) auch bei *Joussecaumiella*. Von dem Stadium der Fig. M (S. 210) ab können wir die Kieme nicht mehr als eine Filamentkieme auffassen. Wir müßten die Filamente als Segmente bezeichnen; um die Darstellung nicht unnötigerweise noch verwickelter zu machen, ist jedoch von einer solchen Bezeichnung so weit wie möglich abgesehen worden. Um auch die Übersichtlichkeit der Totalbilder nicht zu beeinträchtigen sind in diesen die interfilamentaren Verbindungen außer in Fig. V (S. 231) nicht eingezeichnet.

## 5. Das Wachstum der Kiemen.

### (Die embryonalen Zonen.)

An den Kiemen kommen folgende Wachstumszonen vor. Sowohl bei der innern wie bei der äußern Kieme finden wir eine hintere Zone, aus welcher in der Richtung von vorn nach hinten allmählich neue Filamente sich herausdifferenzieren. Eine zweite Zone, welche eine Vergrößerung in vertikaler Richtung bewirkt, findet sich im marginalen Teile beider Kiemen; bei der äußern Kieme stellt diese Zone auf den jüngern postembryonalen Stadien ihre Tätigkeit ein. Eine obere dorsale Embryonalzone finden wir an der innern Lamelle der innern Kieme in dem nach oben wachsenden reflektierten Falteanteil. Hier kommt die Wachstumstätigkeit gegen Ende der Embryonalzeit zur Ruhe. Bei der äußern Kieme ist außer der hintern noch eine vordere Zone vorhanden, aus der von hinten nach vorn Filamente entstehen. Diese Zone kommt, wie bereits weiter oben bemerkt, schon für die spätembryonalen Stadien nicht mehr in Betracht, da sie alsbald ihr Wachstum einstellt.

## 6. Die Korrelation der Kiemen mit andern Organen.

Im Zusammenhange mit den Kiemen wurde die Entwicklung derjenigen Organe untersucht, welche mit den Kiemen zu charakteristischen Organsystemen sich verbinden. Unter diesem Gesichtspunkte wurde sowohl die Entwicklung der Velen und der Siphonen als auch die Entwicklung des Pericards, des Herzens und der Blutbahnen studiert. Erstere bilden mit den Kiemen einen Planctonorganismen zum Munde strudelnden Zuleitungsapparat, der in vergleichend-anatomischer und physiologischer Beziehung namentlich von STENTA (88) und THIELE (91) untersucht worden ist; letztere vereinigen sich mit den Kiemen zum Circulationsorgan. Ebenso wurde die Korrelation der Kiemen mit der Niere und den Geschlechtsorganen in den Grundzügen festgestellt. Eine Untersuchung der Entwicklung aller dieser Organe war um so fruchtbarer, als die meisten von ZIEGLER (95) für die spätern Stadien nicht untersucht wurden und in bezug auf einzelne Punkte ihrer Entwicklungsgeschichte Widersprüche in der Literatur vorhanden sind.

### α) Die Anhangsorgane der Kiemen.

(Die Entwicklung der Velen und der Siphonen.)

#### Die Velen.

Die Velen entstehen aus dem Wimperfelde, welches auf den Trochophorastadien den Mund umgibt. Auf beiden Seiten läuft dieses Wimperfeld in einen spitzen Zipfel aus, der bis zu den Lebersäckchen sich hinaufzieht (s. die Textfigg. B—D [S. 191]). Die ersten Gestaltungsprozesse, welche die Entwicklung der Velen einleiten, sind von ZIEGLER richtig beobachtet und in seiner Fig. 29b dargestellt worden. Die Oberlippe wächst auf dem Stadium der Figg. E u. F (S. 192, 196) etwas nach ventral vor, so daß, wie ZIEGLER (95, p. 559) bemerkt, der laterale Mundrand, der früher auf dem Stadium der Fig. D „schräg nach (vorn) oben aufstieg, eine horizontale Lage (s. Fig. F) annimmt“. Gleichzeitig bildet sich vom Munde aus auf beiden Seiten des Velarfeldes in dessen Mittellinie eine Rinne, welche das gesamte Wimperfeld in 2 Teile zerlegt, einen dorsalen, welcher der Oberlippe (*ol*) angehört, und einen ventralen, der zur Unterlippe (*ul*) wird (s. Fig. F). Auf dem Stadium der Fig. G (S. 198) ist eine in der Medianlinie der Oberlippe liegende Rinne sichtbar geworden, welche die Oberlippe in 2 Teile zerlegt; diese beiden Teile stellen 2 kleine, nach ventral

hängende Wülste dar. Indem diese letztern ventralwärts in die Länge wachsen, bilden sie die beiden äußern Velarlappen. Während dieses Wachstum eintritt, ist die Mantelbildung, wie sie früher beschrieben wurde, weiter nach vorn fortgeschritten, und die Mantelfalte beginnt die in Entwicklung begriffenen äußern Mundsegel zu verdecken. Man vergleiche die Totalbilder der Textfigg. E, F. u. H (S. 192, 196, 200). Etwas später, auf dem Stadium der Fig. I<sub>1</sub> (S. 201), tritt auch an der mittlerweile ebenfalls stark nach ventral vorgeschobenen Unterlippe ein medianer Einschnitt auf, und es tritt auch an ihr eine Zerlegung in 2 Läppchen ein, welche letztere ebenfalls in die Länge wachsen und dabei die innern von den äußern etwas überdeckten Velarlappen liefern. ZIEGLER hält es nun für schwierig festzustellen, wie das flimmernde Velarfeld der Larve auf die Innenfläche des äußern und die Außenfläche des innern Läppchens übertritt. Eine solche Schwierigkeit besteht nicht; der Prozeß, durch welchen die Flimmern auf die erwähnten Seiten der Mundlappen verlagert werden, ist von Anfang an ein einfacher. Die lebhaftesten Zellteilungen finden, wie aus Schnittserien an der Lage der Kernteilungsfiguren zu erkennen ist, nicht innerhalb der beschriebenen Wülste statt, in welche die Lippen zerfallen, sondern bei der Oberlippe am dorsalen, bei der Unterlippe am ventralen Wulstrand. Dadurch kommt eine Überschiebung der neugebildeten Teile über die ältern zustande. Infolge dieser Überschiebung kommen die Flimmern auf die einander zugekehrten Seiten der Mundlappen zu liegen. — Auf einen Punkt, welcher ZIEGLER entgangen ist, möchte ich an dieser Stelle aufmerksam machen. Auf den spätern Stadien, etwa von dem Stadium der Fig. K (S. 208) ab, wird deutlich sichtbar, daß der oberhalb der eigentlichen Velen liegende flimmernde, früher spitzwinklig zulaufende Teil des Velarfeldes und die dorsal an ihn sich anschließende Körperpartie sich stark lateral vorwölbt. An diesem vorgewölbten Teil ist eine Flimmerzone zu verfolgen, welche bis zu den Kiemen hinaufreicht. Fig. 6 (Taf. 5) stellt einen longitudinalen Schnitt durch die in Rede stehende Körperregion dar. Ich konnte jedoch nicht entscheiden, ob die Flimmern (*f*), wie die erwähnte Figur sie zeigt, einen Rest des ursprünglichen Velarfeldes darstellen oder ob letzteres in dorsaler Richtung sich ausdehnt. Jedenfalls ist durch die beschriebene Flimmerlinie schon frühzeitig eine flimmernde Verbindung zwischen der Kieme und den Mundlappen hergestellt. Sobald die Konkreszenz zwischen Fuß und Kieme gelockert wird, tritt die Flimmerlinie am marginalen Rande der Kieme mit der vorhin erwähnten Flimmerlinie

an dem vorgewölbten Teile in Verbindung und mündet so auf jeder Körperseite in den Raum zwischen den beiden Mundlappen. Daß die Lagebeziehung zwischen Velen und Kiemen von den jüngern Stadien an keine wesentlichen Verschiebungen erfährt, geht aus einem Vergleich der beigefügten Totalbilder in Fig. I, K, L, M (S. 201, 208 bis 210) hervor. Später wird der lateral stark vorgewölbte Bezirk der Mundregion mit in die Velarbildung einbezogen, indem die laterale Rinne, welche die Mundlappen einer Seite voneinander trennt, sich in dorsaler Richtung ausdehnt. So kommt es, daß auf den ältesten Stadien der Embryonalentwicklung die Velen dieselbe Lage zur Kieme aufweisen wie beim erwachsenen Tier, bei welchem der marginale Teil direkt an die Velen grenzt und die marginale Rinne unmittelbar in die Intervelarfurche mündet (s. Fig. Q [S. 212] und Fig. S<sub>2</sub> [S. 220]).

Die Ausbildung histologischer Einzelheiten, z. B. der Sinneszellen, habe ich nicht verfolgt. Erst auf den spätembryonalen und postembryonalen Stadien treten auf den einander zugekehrten, bewimperten Seiten der Mundlappen jene queren, leistenförmigen, dem Insertionsrande parallel laufenden Erhebungen auf, welche die erwachsenen Mundsegel charakterisieren (s. Fig. S<sub>2</sub>, S. 220).

Schon frühzeitig war man auf die Verbindung der Kiemen mit den Mundlappen aufmerksam geworden und hatte diese letztern Gebilde wohl auch als „Nebenkiemen“ bezeichnet. Man war dabei der Ansicht, daß sie vorwiegend der Respiration dienten. Die zahlreich in ihnen verlaufenden Gefäße schienen diese Auffassung zu rechtfertigen. Die Abhängigkeit der Mundsegel von der Kieme, wie sie in der Bezeichnung „Nebenkieme“ ausgesprochen ist, führte dazu, beide auch in entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang zu bringen. Nach RYDER (75, p. 787) sollen Kieme und Mundlappen aus denselben Anlagen, „longitudinal folds“, entstehen. Bisher ist jedoch für keine Form der endgültige Beweis erbracht worden, daß die Mundlappen aus einem Teil der Kiemenanlage hervorgehen, vielmehr stellen dieselben nach neuern Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Acephalen stets modifizierte Teile des mehr oder minder reduzierten Velums der Trochophora dar. Schon LOVÉN (43) hatte diesen Zusammenhang vermutet. Physiologisch ist allerdings der Konnex zwischen Mundlappen und Kiemen ein so inniger, daß z. B. bei manchen Septibranchiern mit der Reduktion der Kieme eine Reduktion der Mundlappen Hand in Hand geht [DALL (9), PELSENER (57, 59)]. Diese letztere Beobachtung widerspricht scheinbar der Bemerkung RIDGEWOOD'S (74, p. 158), daß trotz der Ver-

schiedenheit im morphologischen Bau der Kiemen die Mundsegel eine große, durchgängige Konstanz zeigen und daher schon aus diesem Grunde nicht als ein Teil der Kieme angesprochen werden dürfen. In Anbetracht des Unterschiedes zwischen Filamentkieme und Lamellenkieme und des Umstandes, daß beide Typen mit Mundlappen gleichen Baues verbunden sein können, ist jedoch RIDWOOD'S Bemerkung in beschränktem Sinne zutreffend.

Die Befunde früherer Autoren in bezug auf die Mundsegel von *Cyclas cornea* sind bereits von ZIEGLER (95, p. 560) diskutiert worden und kommen hier nicht weiter in Betracht.

### Die Siphonen.

Die Entstehung der Siphonen ist bisher für *Cyclas cornea* nicht untersucht worden. Die Siphonen bilden sich, wie nach ihrem morphologischen Verhalten zu erwarten war, durch Verschmelzen der Mantelränder. Einige Einzelheiten in ihrer Entwicklung mußten bereits bei Besprechung der Kiemenanlage angegeben werden und mögen hier kurz zusammengefaßt werden. Der Gesamtverlauf der Siphonenentwicklung wird illustriert durch die Figg. X<sub>1</sub>—X<sub>5</sub> u. Y<sub>1, 2</sub> (S. 247), welche aufeinander folgende Stadien von hinten gesehen darstellen. Das Stadium der Fig. X<sub>1</sub> ist etwas älter als das in Fig. G (S. 198) abgebildete Tier. Fig. Y<sub>2</sub> entspricht dem Stadium der Fig. M (S. 210).

Wie wir früher sahen, wachsen Mantelfalte und Kiemenfalte von einem gewissen Stadium ab beide nach hinten. Es wurde auch bereits erwähnt, daß sich dabei aus der Mantelfalte ein nach innen gelegenes Zäpfchen (*es* in Fig. X<sub>3</sub>) herausdifferenziert und daß die Zäpfchen der beiden Seiten zum Intersiphonalseptum miteinander verschmelzen (*iss* in Fig. X<sub>4</sub>). Die Bildung der Mantelfalte schreitet nun nicht nur nach vorn, sondern auch nach hinten und nach dorsal fort. Daher findet man im hintern dorsalen Teile des Tieres zu beiden Seiten in der Aftergegend jederseits eine Falte (s. Fig. X<sub>1</sub>). Weiter dorsalwärts stoßen diese beiden Falten zusammen; dieser dorsale Grenzteil schiebt sich etwas nach ventral vor, während gleichzeitig von dieser Stelle aus eine Verschmelzung der beiderseitigen Falten von dorsal nach ventral stattfindet. Diese Verschmelzung geht vor sich bis zu einem Punkte, welcher etwas ventral vom After gelegen ist. Die Figg. X<sub>1</sub>—X<sub>5</sub> erläutern das Gesagte. Durch diesen Prozeß wird an dem hintern Körperteil des Embryos eine Kammer gebildet, welche durch die Aftersiphonöffnung mit der Außenwelt in Kommunikation steht. Während der be-

schriebenen Prozesse wächst der hintere Teil der Kiemen etwas in die Höhe, so daß, wie bereits betont, die hintern Enden der Kiemen hinter das Intersiphonalseptum zu liegen kommen.

Einen Punkt in der Morphologie der Kieme, welcher bei den

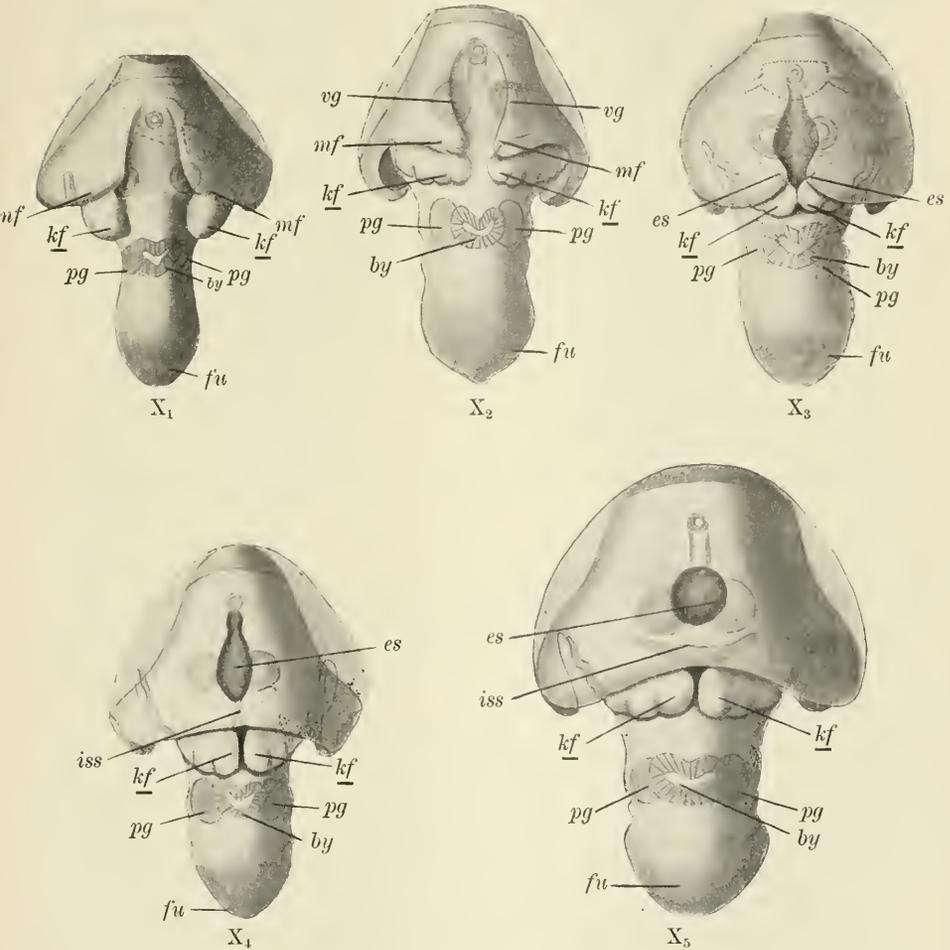


Fig. X<sub>1</sub>—X<sub>5</sub>.

Jüngere Stadien von hinten gesehen (Bildung des Aftersiphos), Mantel- und Kiemfalte wachsen nach hinten, wobei sie sich immer schärfer gegeneinander abgrenzen (Fig. X<sub>1</sub> u. X<sub>2</sub>). Aus den Mantelfalten differenzieren sich 2 nach innen liegende Zäpfchen heraus (*es* in Fig. X<sub>3</sub>), welche zum Intersiphonalseptum miteinander verschmelzen (*iss* in Fig. X<sub>4</sub>). Letzteres erweitert sich (Fig. X<sub>5</sub>). Genaueres siehe den Text. 80:1.

bisherigen Ausführungen über die Entwicklung der Kieme nicht erwähnt wurde, um die ohnehin verwickelten Bildungsvorgänge nicht unnötig noch komplizierter zu machen, möchte ich an dieser Stelle nachholen. Ursprünglich stellt die Kieme eine einfache Falte an der ventralen Seite des Mantels dar. In dem Teil der Mantel- und Kiemenfalte, welcher nach hinten wächst, sind beide ursprünglich nicht voneinander unterschieden, heben sich aber allmählich deutlich gegeneinander ab; mit andern Worten: die Kiemen verlängern sich nach hinten in kurze, am Ende geschlossene Röhren, welche unter der Mantelfalte gelegen sind. Die Kiemenden, d. h. die Enden der röhrenartigen Verlängerungen der Kiemenfalten, kommen, wie bereits mehrfach erwähnt, hinter das Intersiphonalseptum zu liegen, mit welchem letztem sie verschmelzen. Die Kiemenfalte ist also im vordersten und mittlern Teile im Mantelraume an der dorsalen Körpermasse, in ihren hintersten Enden am Intersiphonalseptum aufgehängt. Nach dem Gesagten ist im hintersten Teile vor den Kiemenden eine — allerdings sehr kurze — Zone vorhanden, an welcher die Kieme nicht aufgehängt ist und an welcher der Mantelraum mit dem Cloakenraum kommuniziert. Wenn später die äußere Kieme entsteht, dann kommuniziert der zwischen äußerer Kieme und Körpermasse gelegene hypobranchiale Raum an der erwähnten Zone mit dem Cloakenraume, der erstere selbst wieder durch die Intersegmentarspalten der äußern Kieme mit dem eigentlichen Mantelraum. Auch wird dann in dieser Zone der ganze Kiemenapparat einer Seite aufgehängt, indem der dorsale Teil der Falte, aus welcher die äußere Kieme entsteht, sowohl mit dem Körper als auch mit dem Intersiphonalseptum verschmilzt.

Die spätern Vorgänge bei der Bildung der Siphonen nehmen von dem Intersiphonalseptum ihren Ausgang. Letzteres dehnt sich nach hinten stark aus und wächst über die Kiemenden herunter. Es erscheint dann von hinten gesehen breiter als auf den frühern Stadien (s. *iss* Fig. X<sub>5</sub>, vorige Seite). Unterdessen ist der Mantel stark ventralwärts vorgewachsen. An den Stellen, an welchen das Intersiphonalseptum ventral in den Mantel übergeht, treten auf dem Stadium der Fig. Y<sub>1</sub> 2 Zäpfchen oder Läppchen (*as*) deutlich hervor, welche später in der Medianlinie des Körpers miteinander verschmelzen und die Branchialsiphonöffnung umschließen (*as* in Fig. Y<sub>2</sub>). Diese Verschmelzung schreitet noch etwas weiter nach vorn fort. Die Ränder der beiden entstandenen Siphonalöffnungen (*as* u. *es* der Fig. Y<sub>2</sub>) stülpen sich nach außen vor, und es kommt zu einer röhrenartigen Ver-

längerung. After- und Atemröhre verschmelzen später ihrer gesamten Länge nach miteinander. Eine Erörterung der bei der Siphonenbildung auffallenden Einzelheiten (Innervation, Muskulatur) würde hier zu weit führen. Zum Verständnis der Fig.  $Y_1$  u.  $Y_2$  sei

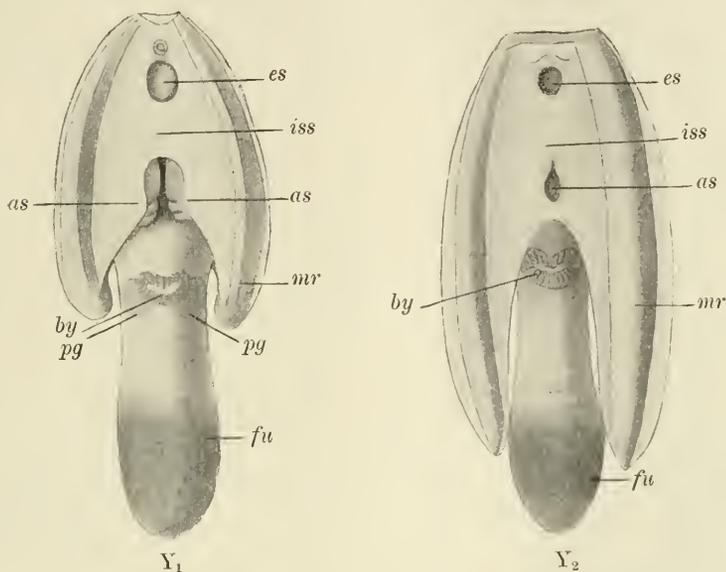


Fig.  $Y_1$ ,  $Y_2$ . Mittlere Stadien von hinten gesehen (Bildung des Atemsiphos). Die Zäpfchen *as* in Fig.  $Y_1$  verschmelzen miteinander und umschließen mit dem Intersiphonalseptum *iss* den Atemsiphon *as* in Fig.  $Y_2$ . 60:1.

nur noch erwähnt, daß mit der Vergrößerung der Schale die Seitenteile des Mantels sich als sogenannter Mantelrandwulst (*mr*) etwas über die Siphonanlagen hinausschieben und letztere dadurch etwas ins Innere zu liegen kommen.

Das Wasser strömt durch den Atemsiphon in den Mantelraum, umspült die innere Kieme und gelangt durch die Intersegmentarspalten der äußern Kieme in den Teil des Mantelraumes zwischen der letztern Kieme und der Visceralmasse. Dieser Raum steht nach dem oben Gesagten mit dem eigentlichen Cloakenraum in Kommunikation. Durch den Aftersiphon wird das verbrauchte Wasser nach außen entleert.

β) Die Circulationsorgane (Pericard, Herz, Vorhöfe, Blutbahnen).

Pericard und Herz.

Was die Entwicklung von Herz und Pericard anbetrifft, so stimmen meine Beobachtungen ganz mit denjenigen MEISENHEIMER'S (46) überein. Jedoch habe ich keine Untersuchungen darüber angestellt, ob der Zellenkomplex, welcher die ursprüngliche Anlage von Pericard, Herz, Niere und Geschlechtszellen darstellt, wie MEISENHEIMER angibt, durch eine Wucherung des Ectoderms entstanden ist, von welcher letztere er sich alsbald lösen soll. Meine Beobachtungen setzen erst dann ein, wenn die Geschlechtszellen innerhalb der gemeinsamen Anlage sichtbar geworden sind und die Niere sich abgelöst hat. In den beiden zurückbleibenden Zellenmassen, die links und rechts vom aufsteigenden Enddarm liegen, treten jederseits zwei Lumina auf, die bereits erwähnten „Pericardialhöhlen“ MEISENHEIMER'S (s. Tafelfig. 1 b, c' u. c''). Die Geschlechtszellen treten aber nicht aus der gesamten Anlage heraus, sondern liegen vorderhand noch in der untern Wandung der Pericardialbläschen. Bevor noch weitere Differenzierungen eintreten, ist bereits die Niere in ihren Hauptbestandteilen gebildet; sie besitzt schon auf dem Stadium der Fig. G (S. 198) einen in die untern „Pericardialbläschen“ mündenden, flimmernden Trichter (s. Tafelfig. 4e, *pmg*), einen mittlern drüsigen Teil und einen Ausführungsgang.

Gründe, welche dafür sprechen, daß die gemeinsame Anlage von Genitalzellen, Niere, Pericard und Herz nicht nach der Ansicht MEISENHEIMER'S als eine direkte Primitivanlage aufzufassen, sondern auch cölomatischer Natur ist, sind von TÖNNIGES u. OTTO (55, p. 488—492) angegeben worden. Speziell für die Lamellibranchiaten hat sich HARMS (23, p. 369) dieser Begründung angeschlossen. Es erübrigt sich diese Gründe hier weiter auseinanderzusetzen, da die von TÖNNIGES angeführten Beweise auch für die Entwicklung der in Rede stehenden Organe bei *Cyclas* ihre Gültigkeit haben. TÖNNIGES (55) hat den Einwand, daß die ectodermale Entstehung der ursprünglichen Wucherung der Auffassung der cölomatischen Natur derselben im Wege stehe, dadurch widerlegt, daß er auf ganz ähnliche Bildungen bei den Annulaten hinwies, „die zweifellos die sekundäre Leibeshöhle aus sich entstehen lassen und welche ebenfalls ihren Ursprung am hintern Ende des Embryos nehmen“. HARMS (23, p. 370) ist der Ansicht, daß die Entstehung der Genitalzellen aus dem Pericard die Auffassung des letztern als eines Restes

einer „sekundären Leibeshöhle“ noch erhärten könnte. Er weist jedoch darauf hin, daß bei *Cyclas* die Genitalzellen bereits früher als die Pericardialbläschen auftreten. Wie wir gesehen haben, liegen aber die Genitalzellen völlig in der untern Wandung der „Pericardialbläschen“. Erst später rücken sie aus derselben heraus, bleiben aber stets der untern Pericardwand dicht anliegend. Da die Geschlechtszellen in der Bläschenwand liegen, die Bläschen von einem deutlichen Epithel begrenzt sind und durch die bereits gebildete Niere nach außen münden, so sind sie zweifellos, im Sinne der Beweisführung von TÖNNIGES auch bei *Cyclas cornea* mehr als ein Pericard. Es ist daher berechtigt, sie als Reste eines Cöloms aufzufassen. Erst wenn die Geschlechtszellen aus der Bläschenwand herausrücken, könnte man diese Hohlräume als Pericard bezeichnen; denn es sind zu diesem Zeitpunkt bereits Differenzierungen eingetreten, welche die Entwicklung des Herzens einleiten.

Die Bildung des Herzens verläuft in folgender Weise: Wie aus der Fig. H<sub>1</sub> (S. 200) hervorgeht, erstrecken sich die dorsalen Cölomsäckchen *c'* etwas weiter nach vorn als die ventralen *c''*. Die obern Cölomsäckchen *c'* der beiden Körperseiten verschmelzen völlig miteinander, ebenso die untern *c''*. Außerdem tritt eine Verschmelzung der beiden Bläschen jeder Körperseite (*c'* und *c''*) in einer vordern und einer hintern Partie ein; in der Mitte bleibt jederseits zwischen den verschmolzenen Bläschen ein horizontaler Strang bestehen, an welchem keine Verschmelzung eintritt. In bezug auf die Einzelheiten dieser Prozesse verweise ich auf MEISENHEIMER's (46) Beschreibung und Figuren. Die ursprünglichen 4 Bläschen vereinigen sich zu einem Gebilde, das man sich in schematischer Vereinfachung etwa in folgender Weise vorstellen kann: ein kurzer Zylinder mit doppelter Wandung ist horizontal gelegt, und es sind auf beiden Seiten die Wandungen für eine kurze wagerecht verlaufende Zone miteinander verschmolzen. Die innere Wandung des Zylinders würde den Ventrikelraum umschließen. Die Totalfiguren geben im übrigen Aufschluß über die Form des Herzventrikels. Die Entwicklung des Herzens ist auf dem Stadium der Fig. I<sub>1</sub> (S. 201) bereits vollendet.

#### Die Vorhöfe.

Es bleibt nunmehr noch festzustellen, wie der vom Darm durchbohrte Herzventrikel, der noch nach vorn und hinten offen ist, mit den Kiemen in Verbindung tritt. Der obere Teil des Pericards, welcher den dorsalen Cölomsäckchen (*c'* in Fig. 1b [Taf. 4]) ange-

hörte, erweitert bedeutend sein Lumen, indem er sich nach ventral und nach den Seiten hin ausdehnt, während das ventrale Pericard nur eine schwächere Vergrößerung seines Lumens durchmacht. Die Ausdehnung des obern Pericards nach ventral findet vorn und hinten in stärkstem Maße statt, in der Mitte ist sie schwächer. Auf diese Weise entsteht auf jeder Körperseite ein Raum, welcher von der äußern lateralen Wand des untern Pericards, von der ventralen Wand des dorsalen Pericardteils und vom Körperepithel begrenzt ist und der von der Seite gesehen dorsal von einer bogenförmigen, nach oben gekrümmten Linie abgeschlossen erscheint. In Fig. N (S. 211) ist zwar ein transversaler Schnitt durch ein bereits ausgebildetes Herz gezeichnet, doch lassen sich die erwähnten Verhältnisse noch deutlich erkennen. Die laterale Wand des ventralen Pericards ist mit *pw''*, die ventrale Wand des dorsalen Pericardlumens mit *pw'*, der Raum der zwischen diesen Wänden und dem Körperepithel liegt, mit *vh* bezeichnet. Dieser Raum kommuniziert, wie aus Fig. N (rechte Seite) sich ergibt, nach ventral mit dem Lumen der Kiemenfalte, welche die ursprüngliche Anlage der innern Kieme darstellt. Die beiden beschriebenen auf jeder Seite des Körpers liegenden Räume bilden die Vorhöfe, deren dorsale bogenförmige Begrenzungslinie auf den beigegebenen Totalbildern (Fig. K, L, M, Q, V [S. 208—210, 212, 231]) deutlich zu erkennen ist. An der oben erwähnten Stelle, an welcher die Cölomsäckchen einer Körperseite nicht miteinander verschmolzen, ist mittlerweile eine Verdünnung des Gewebes eingetreten; es bleibt nur noch eine dünne trennende Membran übrig, die schließlich einreißt. Die Vorhofräume treten auf diese Weise mit dem Herzventrikel in Kommunikation, so daß das Blut aus den Kiemen durch die Vorhöfe ins Herzinnere fließen kann (s. Fig. N, *ik*, *vh*, *h* auf der rechten Seite).

Frühere Befunde über die Entwicklung des Acephalenherzens sind von HARMS (23) diskutiert worden, und nach meinen Untersuchungen stimme ich damit überein.

In dem Stadium der Fig. F (S. 196) ist die Kieme bereits angelegt und differenziert, das Herz dagegen noch nicht ausgebildet. Die Kieme entsteht mithin früher als das Herz. Schon von VOINEA (92) ist für die Najaden, von WILSON (94) für *Ostrea* auf diesen Punkt aufmerksam gemacht worden.

#### Die Blutbahnen.

Im vorigen Abschnitt ist nur die Entwicklung der Wege beschrieben worden, auf denen das Blut aus der Kieme ins Herz ge-

langt (abführende Kiemengefäße oder Kiemenvenen). Um die Beschreibung der Entwicklung des Circulationssystemes zu vervollständigen, soll nunmehr auch die Bildung der Blutbahnen verfolgt werden, in denen das Blut vom Herzen in die sinösen Körper Räume und aus den letztern wieder in die Kiemen fließt. Die Blutbahnen im einzelnen sind namentlich auf jungen Stadien nicht ganz leicht festzustellen, zumal Injektionen der Embryonen nicht vorgenommen werden können. Auf den spätern Entwicklungsstadien sind Herz, Aorten und Arterien mit einem feinen Gerinnsel erfüllt und auf Schnitten leicht erkennbar, während die venösen Blutbahnen stets schwierig zu verfolgen bleiben. Meine Untersuchung beschränkte sich darauf, die Entstehung der Hauptstämme des Circulationssystemes festzustellen. Da eine spezielle Untersuchung des Gefäßsystems der Cycladiden bisher meines Wissens nicht vorliegt, war eine solche Untersuchung auch vom anatomischen Standpunkte aus wünschenswert. Für das gestellte Problem war sie von vornherein erforderlich, da MÉNÉGAUX die Verbindung zwischen Kieme, Herz und Blutgefäßen als wichtig für die Beurteilung der Phylogenie der Acephalen bezeichnet und die Berechtigung dieser Auffassung in mehreren Arbeiten dargetan hat (48—52).

Die Entstehung des Blutgefäßsystems beginnt bei *Cyclas cornea* sehr frühzeitig. Auf den jüngsten Stadien pulsiert die Blutflüssigkeit, soweit eine solche vorhanden ist, jedenfalls in den mesenchymatischen Lückenräumen des Körpers. Sobald jedoch das Herz in Bildung begriffen ist, etwa auf dem Stadium der Fig. G (S. 198), wird auch die Bildung des Aortensystems eingeleitet. Bevor ich jedoch auf dieselbe eingehe, soll eine histologische Einzelheit erörtert werden.

Schon auf dem Stadium der Fig. G (S. 198) ist auf Schnitten innerhalb der Körperhöhle ein Septum wahrzunehmen, das in der vordern Hälfte des Embryos ausgespannt ist. Von dem vordern Ende der „Pericardbläschen“ geht auf beiden Körperseiten nach vorn eine dünne, kontinuierliche Zellenwand aus, welche vertikal ausgespannt ist. Sie reicht nach dorsal bis in die Nähe des Schlosses; weiter ventral inseriert sie an der vertikalen Linie, welche das vorderste Filament ( $f_0$  unserer Nomenklatur) mit dem Epithel des Fußes bildet. Noch weiter ventralwärts vereinigen sich die Membranen der beiden Körperseiten, indem sie gemeinschaftlich etwas ventral von der Unterlippe an der Linie sich anheften, in welcher der Fuß von der Lippenpartie sich absetzt. Dieser dadurch gebildete Septenteil ist schräg ausgespannt; er steigt von vorn dorsal nach der zu-

letzt erwähnten Linie ab. Vorn inseriert er am Körperepithel etwas dorsal vom vordern Schließmuskels. Der letztere wie auch das Visceralganglion liegen also unterhalb des Septums. Die Lage des Septums (*s*) ist deutlich erkennbar in den Figg. 4a—e (Taf. 4). Auch in den Figg. 7a, 7b, 9, 10, 12 (Taf. 5) kehrt dieses Septum (*s*) wieder. Die Lage des schräg oberhalb des Schließmuskels ausgespannten und vom Ösophagus durchbohrten Septenteils geht auch aus den schematischen Textfigg. O<sub>1</sub>—O<sub>4</sub> (S. 216, 217) deutlich hervor. Durch dieses Septum wird im vordern Teile der Körperhöhle eine Scheidung der nach außen gelegenen Teile (Mantelfalte, Lumen des Grenzfilaments, Innenraum der Velen), in denen das Blut sich mit Sauerstoff beladet, von denjenigen innern Teilen vollzogen, in denen das Blut venös wird.

In dem mittlern Teile des Embryos ist eine gleiche Scheidung durch die Vorhöfe bewirkt, welche die Kiemen- und Mantelfalte gegen die Körperhöhle absperren. Noch weiter nach hinten kommunizieren, wie wir weiter sehen werden, die Kiemen und das Lumen der Mantelfalte mit dem Teil des Körperlumens, in welchem die Niere gelegen ist.

Auf dem Stadium der Fig. G (S. 198) sind oberhalb des Vorderdarms vor der vordern Öffnung, welche der Herzventrikel nach dem oben Gesagten aufweist, zahlreiche Mesenchymzellen wahrzunehmen, welche alsbald zu einer Röhre sich zusammenschließen. Indem diese Röhre sich an die vordere Mündung des Herzventrikels ansetzt, entsteht die vordere Aorta (Aorta anterior, *aa* der Totalbilder in Fig. K, L, M, Q, V [S. 208—210, 212, 231]). Die Wandung der sie bildenden mesenchymatischen Zellen weist sehr bald eine festere Begrenzung auf. An eben dieser festern Begrenzung werden die Hauptarterienstämme frühzeitig erkennbar. In Tafelfig. 4a sind die ursprünglich auftretenden Mesenchymzellen *me* angeschnitten; in Fig. 7b (Taf. 5) ist bereits ein von ihnen begrenztes Lumen (*aa*) deutlich erkennbar (die Schnittebene liegt schräg zur Medianebene des Körpers; daraus erklärt sich die unsymmetrische Lage des Lumens *aa* in dieser Figur).

Die vordere Aorta verlängert sich allmählich nach vorn, wobei sie stets oberhalb des Vorderdarmes verläuft. Etwas über der Mitte der Leber gibt sie eine Arterie ab, die Arteria pedalis (*pa* in Fig. K, L, M, Q, V [S. 208—210, 212, 231]), die, unterhalb des Ösophagus verlaufend, Magen und Leber versorgt und in den Fuß geht; unterhalb der Lebersäckchen (*ls*) gibt die letztere einen größern Ast ab, der in die innern Velarlappen eintritt. Schon frühzeitig teilt sich die vordere Aorta in ihrem vordersten Teile in zwei Arteriae cephalicae, welche

dem vordern Schließmuskel, dem vordern Retractormuskel und dem Cerebralganglion Blut zuführen (*ca* in Fig. K, L, M, Q, V, s. o.).

Wenig später als die vordere bildet sich die schwächere, hintere Aorta, Aorta posterior, nach genau demselben Modus wie die vordere. Sie verläuft ventral vom Enddarm und spaltet sich alsbald in 2 Arterien, welche zu den Siphonen hinziehen. Vorher gibt sie jedoch eine Arteria visceralis ab, welche den hintern Schließmuskel, den hintern Retractormuskel und das Visceralganglion versorgt. Zur Erläuterung des Gesagten vergleiche man die Totalfiguren (K, L, M, Q, V, s. o.; *pao* hintere Aorta; *va* Arteria visceralis).

Daß die arteriellen Blutgefäße aus Zellen mesenchymatischer Natur entstehen, indem sie zu Röhren zusammentreten und ihre Wandung eine festere Begrenzung erhält, ist bereits betont worden. Die Ansicht MÉNÉGAUX' (52), daß diese Gefäße durch ein Auswachsen des Herzventrikels entstehen, ist nicht haltbar.

Im Gegensatz zu den Hauptarterienstämmen ist die Abgrenzung der Venen keine deutliche. Die Entwicklung des Venensystems ist daher äußerst schwierig festzustellen und bedarf einer besonderen Untersuchung. Am deutlichsten erkennbar ist ein großer Längssinus, welcher hinter den Geschlechtsorganen unterhalb der ventralen Wand des Pericards verläuft und durch welchen das Blut aus den sinösen Lückenräumen des Fußes in das Venensystem der Niere fließt. Dieses Venensystem der Niere mündet aber in den dorsalen Bezirk der ursprünglichen Kiemenfalte, soweit derselbe hinter den Vorhöfen (*vh*) gelegen ist. Dieser hintere dorsale Teil der Kiemen wird zu einem Gefäß, das den Kiemen Blut zuführt (zuführendes Kiemengefäß oder Kiemenarterie). Gefäße gleicher Funktion sind außerdem gegeben einerseits in dem dorsalen Teil des Lumens der reflektierten Falte, welche die innere Lamelle der innern Kieme darstellt und ringsum den Fuß umschließt, andererseits in dem dorsalen Restteil des Lumens der dorsalwärts wachsenden Falte, welche zur äußern Kieme wird. Das erstere führt das Blut aus dem vordern Mantelfaltenraume und dem Innenraum der Velen in die innere Kieme (s. d. Textfigg. O<sub>1</sub>—O<sub>4</sub> [S. 216, 217]), das letztere das Blut aus den Siphonen in die äußere Kieme. Es ist schwer zu entscheiden, ob das zuletzt erwähnte Gefäß auch noch mit dem Venensystem der Niere in Verbindung tritt. Der ganze Blutkreislauf ist ziemlich verwickelt, wenn er auch im allgemeinen mit den von MÉNÉGAUX für andere Formen gemachten Angaben übereinstimmt. Über den Weg des Blutes in den Kiemen,

innerhalb deren keine eigentlichen Gefäße vorhanden sind, kann ich keine Angaben machen. Diese sowie die bereits betonten Lücken müssen einer speziellen Untersuchung vorbehalten bleiben.

Was den Blutkreislauf angeht, so kann ohne Injektionen mit Sicherheit nur konstatiert werden, daß das Blut aus dem Herzen durch die vordere und hintere Aorta und die Arteria pedalis zum Teil in den Fuß, zum Teil in die Mantelfalte, Velen und Siphonen gelangt. Aus dem Fuß strömt es durch den vorhin erwähnten, in den Totalfiguren nicht eingezeichneten Längssinus in das Nierenvenensystem und von dort in die Kieme zurück. Aus den andern Körperräumen wird es durch die oben beschriebenen Kiemenarterien den Kiemen wieder zugeführt.

Wird der hintere Retractormuskel ausgedehnt, so wird der Längssinus im hintern Teile des Fußes zusammengedrückt. Es kann dann kein Blut mehr aus dem Fuße in die Nierenvenen fließen. Die Blutmenge staut sich innerhalb des Fußes, und letzterer wird turgescent. — Es sei noch bemerkt, daß ich, ebensowenig wie andere Autoren, welche in neuerer Zeit das Gefäßsystem der Acephalen studierten [JANSSSENS (30) u. a.], weder ein Endothel noch ein Endocard finden konnte.

#### γ) Die Excretionsorgane.

Die Niere mündet zwischen dem Fuß und der Falte, welche die ursprüngliche Anlage der innern Kieme darstellt, nach außen. Diese Mündung ist eher vorhanden als die Kiemenfalte selbst. Die Lagebeziehung zwischen Kieme und Niere erleidet auch späterhin keine Verschiebungen (s. d. Fig. 18a [Taf. 6]). Der Ausführungsgang der Niere ist etwas nach hinten gekrümmt. Etwa auf dem Stadium der Fig. M (S. 210) mündet in diesen Endteil (*ny*) der Geschlechtsausführungsgang (*yg*). Die Entstehung der Niere im einzelnen bedarf einer besondern Darstellung, die ich hier nicht unternehmen kann.

#### δ) Die Geschlechtsorgane.

Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane sind weiter oben bereits einige Angaben gemacht worden. Sie entwickeln sich in jenem Zellenkomplex, der oberhalb des aufsteigenden Enddarmes gelegen ist und den MEISENHELMER als eine direkte Primitivanlage von Herz, Pericard, Niere und Geschlechtszellen auffaßt. Daß die Geschlechtszellen am frühzeitigsten in diesem Komplex sichtbar werden und in der untern Wandung der später auftretenden ventralen

Cölomsäckchen liegen, ist schon erwähnt. Ebenso wurde schon betont, daß sie später aus dieser Wandung herausrücken. Die Genitalzellen, die ursprünglich eine mediane Patte bilden, spalten sich später in 2 links und rechts unter dem Pericard gelegene Gruppen. Es tritt in diesen symmetrischen Komplexen von Geschlechtszellen sehr bald ein Lumen auf, das in einen Ausführungsgang (*gg* in Textfig. L, M, Q,  $W_2$ — $W_4$  [S. 209, 210, 212, 232—233]) sich fortsetzt, welch letzterer wieder in den Nierenausführungsgang mündet.

Die weitem Entwicklungsprozesse habe ich im einzelnen nicht untersucht. Doch scheint mir eine frühzeitige Differenzierung der männlichen und weiblichen Elemente einzutreten, indem die kleinern männlichen Zellelemente in dem äußern und nach vorn gerichteten Teil der noch nicht entwickelten Drüse liegen, die größern weiblichen dagegen nur in dem nach innen und zum Ausführungsgang hin gelegenen Teil vorhanden sind. Diese Lagen entsprechen den spätern männlichen und weiblichen Keimbezirken der ausgebildeten Zwitterdrüse.

#### 7. Anhang: Die Kieme als Brutraum.

Da die Kieme nicht bloß Respirations- und Strudelungsorgan ist, sondern bei *Cyclas cornea* auch in den Dienst der Brutpflege tritt, so mögen einige kurze Angaben über die Ausbildung der Brutkapseln gestattet sein. Diese Brutkapseln finden sich bei *Cyclas cornea* stets im vordern Teile der innern Kieme etwas oberhalb der Mitte der innern Lamelle und reichen dorsalwärts bis in die Gegend der Geschlechtsorgane hinauf. Über den Modus ihrer Ausbildung sind von frühern Autoren im allgemeinen übereinstimmende Mitteilungen gemacht worden. Sie sollen stets in einer Intersegmentarspalte zur Ausbildung kommen und zwar dadurch, daß die beiden den Intersegmentarspaltraum begrenzenden Epithelien zweier benachbarter Interlamellarbrücken Wucherungen bilden und in einer ringförmigen Zone um ein zwischen sie geratenes, in Furchung begriffenes Ei so miteinander verschmelzen, daß das Ei ins Innere des entstehenden Säckchens zu liegen kommt. Ein direkter Beweis für diesen Bildungsmodus der Brutkapseln ist bisher nicht geführt worden. Er wird sich auch für *Cyclas cornea* schwer erbringen lassen, weil bei dieser Form stets mehrere Brutsäcke von ganz verschiedenem Alter vorhanden sind, deren Ausbildung nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist; das Auffinden eines Stadiums, in welchem eine Brutkapsel noch nicht völlig ausgebildet

ist, bleibt daher vom Zufall abhängig. Nichtsdestoweniger glaube ich für *Cyclas cornea* einige Punkte anführen zu können, die geeignet sind, die ausgesprochene Vermutung über Ursprung und Entwicklung der Brutkapseln noch zu erhärten. Ein wesentlicher Unter-

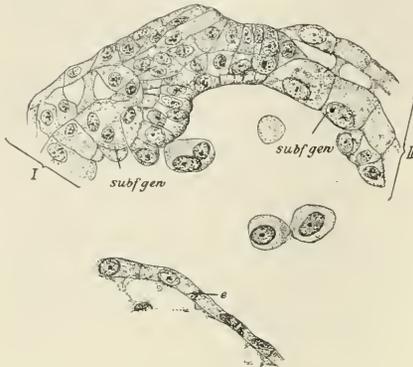
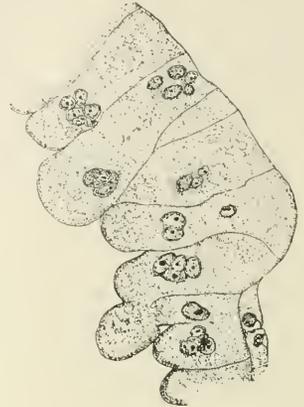
Fig. Z<sub>1</sub>.Fig. Z<sub>2</sub>.

Fig. Z<sub>1</sub>. Teil eines Schnittes durch eine junge, oberhalb der innern Kiemenlamelle gelegene Brutkapsel mit abgelösten Zellen im Innern. Es ist ein Teil des Schnittes ausgewählt, in welchem die innern Ränder zweier benachbarter Segmente I u. II mit ihrem subfilamentären Gewebe miteinander verschmolzen sind. *e* Embryo. 200:1.

Fig. Z<sub>2</sub>. Teil eines Schnittes durch eine alte Brutkapsel (große, blasig aufgetriebene Zellen mit Kernkonglomeraten). 200:1.

schied besteht zwischen alten und jungen Brutsäcken. In den ältern sind im allgemeinen die Zellen groß, blasig aufgetrieben, von einem groben Inhalte erfüllt (s. Fig. Z<sub>2</sub>) und weisen im Innern Konglomerate von Kernen auf; die Zellen der Wandung junger Brutkapseln sind viel weniger aufgetrieben, enthalten keine Kernkonglomerate und gleichen vollständig dem Epithel der Interlamellarbrücken (s. Fig. Z<sub>1</sub>). Zwischen ältesten und jungen Brutkapseln lassen sich alle Übergänge finden. Dieselben Unterschiede wie die erwähnten findet man an den Zellen der einzelnen Bezirke einer alten Brutkapsel; während in ihrer mittlern, d. h. ältesten Zone die Zellen den für die ältern Bruttaschen angegebenen Charakter aufweisen, finden sich an den Randbezirken, d. h. an denjenigen Stellen, an welchen die Brutkapsel wächst und ihr Lumen vergrößert, Zellenlagen, deren Zellen immer weniger aufgetrieben sind und die allmählich ins Epithel der Interlamellarbrücken übergehen.

Werden die Wandungen der Brutkapseln bei der Reife der Embryonen gesprengt, so können die jungen Tiere nach außen entweichen, ohne das eine Verletzung der Kiemen eintritt. ZIEGLER (95) gab an, daß die ältern Brutkapseln stets mehrere Embryonen von nahezu gleicher Entwicklungsstufe enthalten und daß man, falls mehrere Brutkapseln vorhanden sind, von vorn nach hinten gehend, immer jüngere Stadien trifft. Dieser Umstand läßt auf eine gewisse Periodizität im Reifen der Geschlechtsprodukte schließen. Meine Befunde stimmen mit denjenigen ZIEGLER'S überein. Das Verhalten der Bruttaschen ist dadurch zu erklären, daß mehrere junge Kapseln miteinander verschmelzen und daß die aus mehreren kleinern Säckchen entstandenen Bruttaschen ausschließlich in der Richtung nach vorn sich ausdehnen. Die Möglichkeit einer solchen Verschmelzung ist bereits von STEPANOFF (90) angegeben worden. Mit der Verschmelzung müßte aber gleichzeitig eine Auflösung einzelner Kapselwände verbunden sein. Daß eine Auflösung oder ein Zerfall der Wände tatsächlich möglich ist, wird einleuchten, wenn man die folgenden Angaben über die Funktion der Brutkapseln in Betracht zieht.

Schon STEPANOFF (90) beobachtete, daß Zellen von der innern Oberfläche der Brutkapseln sich ablösen und von den Embryonen gefressen werden. ZIEGLER (95) fand im Vorderdarm und im Magen der Embryonen zahlreiche gefressene Zellen und bestätigte STEPANOFF'S Angaben. Meine Schnittserien zeigten in der Tat im Vorderdarm und im Magen und zwischen den Mundlappen zahlreiche Zellen; da dieselben zum Teil deutliche Kernkonglomerate aufwiesen, so konnte an ihrer Identität mit abgelösten Brutkapselzellen wohl kaum gezweifelt werden. Schnitte durch alle Stadien von Brutkapseln zeigten mir, daß nicht immer ganze Zellen sich ablösen, sondern manche Zellen völlig zerfallen oder nur ein Teil des Protoplasmas der Zellen sich abspaltet. Im letztern Falle legen sich die zurückbleibenden Kerne denjenigen einer Nachbarzelle an. Daraus erklären sich die bereits mehrfach erwähnten Kernkonglomerate. Siehe Fig. Z<sub>1</sub> u. Z<sub>2</sub>.

Die abgelösten Zellen und Zellpartikelchen schwimmen in der Flüssigkeit, welche die Brutkapseln erfüllt und welche wohl ihrem Hauptbestandteile nach aus Wasser und den in Wasser löslichen Bestandteilen zerfallener Zellen besteht. Durch die Wände der Bruttaschen findet zweifellos ein Austausch des Wassers mit demjenigen des Intersegmentarspaltraumes statt. Die frühzeitige Ausbildung der Kiemen und der sie charakterisierenden Flimmerzellen und Flimmerlinien läßt sich auf zwei Funktionen dieser Elemente

zurückführen. Sie genügen einerseits dem erhöhten Sauerstoffbedürfnis des wachsenden Embryos, indem sie eine verstärkte Bewegung des Wassers innerhalb der Brutsäcke erzeugen, andererseits gehen die Flimmerlinien, welche die marginalen Rinnen der innern Kiemen bekleiden, so frühzeitig eine für sie charakteristische Verbindung mit den Velen ein, daß der Schluß nahe liegt, daß sie auch physiologisch frühzeitig mit den Velen zusammenwirken und die Nahrung herbeistrudeln. Daß ein solcher Schluß nicht unberechtigt ist, geht daraus hervor, daß man an herauspräparierten oder geschnittenen Kiemen der Embryonen mittlern Alters am marginalen Rande und an den vertikalen Flimmerlinien, welche durch die Seitenzellen gebildet werden, zahlreiche Zellen findet, welche nicht dem Organismus des Embryos angehören, sondern zweifellos mit den durch die Tätigkeit der Flimmer erzeugten Strömungen hierher gelangten und zerfallene Zellen der Brutkapseln darstellen. Der Vollständigkeit wegen sei jedoch erwähnt, daß bei der Präparation auch Zellen und Zellteile des Muttertieres herangestrudelt werden können.

## II. Die Entwicklung der Kiemen bei andern Genera des süßen Wassers (Vergleichsobjekte).

Die Vergleichsobjekte, an denen die Entwicklung der Kiemen untersucht wurde, lassen sich in 3 Gruppen einteilen: 1. Gen. *Calyculina* und Gen. *Pisidium*, welche im ganzen Habitus eine große Ähnlichkeit mit *Cyclas* aufweisen und mit der letztern eine Brutpflege innerhalb besonderer, an den Kiemen entstehender Bruttaschen gemeinsam haben; 2. Gen. *Unio* und *Anodonta* (die Najaden), welche einen weitgehenden Parasitismus zeigen; 3. eine Form mit freischwimmender Larve, *Dreissensia polymorpha*. Bei der erstern Gruppe und der unter 3. erwähnten Form ist im allgemeinen das Bild der gesamten Organogenese ein viel klareres als bei den Najaden, bei denen zahlreiche Organe zur Ausbildung kommen, deren einzige Aufgabe es ist, die Ansiedlung der Glochidien auf der Fischhaut zu ermöglichen, und die im Verlaufe der Entwicklung durch eine gänzliche Umgestaltung zu den definitiven Organen herangebildet werden. Es erübrigt sich, bei diesen Vergleichsobjekten auf alle Einzelheiten der Kiemenentwicklung zurückzukommen. Meine Darstellung soll sich darauf beschränken, mit der Kiemenentwicklung von *Cyclas cornea* Identisches und von ihr Abweichendes hervorzuheben.

a) Gen. *Calyculina*: *C. lacustris* MÜLLER.

Schon aus Totalpräparaten der Embryonen von *Calyculina lacustris* und aus Präparaten herausgenommener Kiementeile ist zu ersehen, daß die Kiemenentwicklung bei dieser Form in allen Zügen mit derjenigen von *Cyclas cornea* übereinstimmt. Auch in bezug auf histologische Einzelheiten zeigen sich auf Schnitten keinerlei Unterschiede.

Die Kieme erscheint auch bei *Calyculina lacustris* als eine Ectodermleiste an der ventralen Seite des ursprünglichen Mantelwulstes. Die Leiste wird zu einer Falte, welche durchfenstert wird. Die Falten der beiden Körperseiten wachsen nach hinten und vereinigen sich hinter dem Fuße. Sie sind an den Fuß befestigt durch jene eigenartigen Flimmerbürsten, wie sie für *Cyclas cornea* beschrieben wurden. Auch ihre hintern Enden sind durch dieselbe Konkreszenz miteinander verbunden. Die Entwicklung der innern Lamelle stimmt gleichfalls mit derjenigen von *Cyclas cornea* überein. Die äußere Kieme erscheint auf dem gleichen Stadium wie bei *Cyclas cornea* in Form einer longitudinalen Ectodermleiste auf der Außenseite des dorsalen Teiles der innern Kieme; diese Leiste wird zu einer in den dorsalen Teil des Mantelraumes hineinragenden Falte, welche in ihrem mittlern Teil in der Richtung von ventral nach dorsal durchfenstert wird. Die Durchfensterung schreitet von einem mittlern Bezirke aus gleichzeitig nach vorn und hinten fort. Die ältesten der dabei entstehenden Filamente liegen etwas hinter der Mitte des Visceralganglions. Später wächst derjenige Teil der äußern Kieme, der an der innern befestigt ist, etwas nach ventral wie bei *Cyclas cornea*, so daß er den dorsalen Teil der innern Kieme etwas überdeckt.

Die Embryonen von *Calyculina lacustris* sind etwas kleiner als diejenigen von *Cyclas cornea*.

b) Gen. *Pisidium*: *P. pusillum* GMELIN.

Im Gegensatz zu RAY LANKESTER'S Angaben (40) konnte ich feststellen, daß bei *Pisidium pusillum* die ursprüngliche Kiemenanlage nicht aus Papillen besteht, sondern aus einer Ectodermverdickung, welche alsbald zu einer Falte auswächst. Diese Falte weist dieselbe Lage auf wie bei *Cyclas cornea* und wird auch in der für diese Form angegebenen Weise durchfenstert. Damit ist der Widerspruch beseitigt, der zwischen den zweifellos nahe verwandten Genera *Pisidium* und *Cyclas*

in der Literatur bestand und auf den schon KORSCHULT u. HEIDER (35) hingewiesen haben. Auch die innere Lamelle der innern Kieme entsteht genau nach demselben Modus, wie er für das Hauptuntersuchungsobjekt beschrieben wurde.

Die Embryonen von *Pisidium* sind an Totalpräparaten in ihrer gesamten Organisation insofern einfacher und klarer als diejenigen von *Cyclas*, als die äußere Kieme während der Embryonalentwicklung völlig fehlt. Dieselbe kommt erst während der postembryonalen Entwicklung zur Ausbildung auf einem Stadium, das man mit Recht als Jungtier bezeichnen kann. Beim Verlassen der Brutkapseln sind die Jungen von *Pisidium pusillum* etwa 1,1 mm lang und 0,8 mm hoch. Die ausgewachsenen Tiere messen im Mittel etwa 3,3 mm an Länge und 2,8—3 mm an Höhe. Die erste Anlage der äußern Kieme zeigt sich nun auf einem Stadium, das etwa 2 mm lang und 1,8 mm hoch ist. Diese Anlage stellt auch hier eine auf der Außenseite des dorsalen Bezirkes der innern Kieme gelegene Ectodermleiste dar, welche zu einer Falte wird. Die Falte wächst dorsalwärts in den Mantelraum hinein, der bei *Pisidium*, genau wie bei *Cyclas*, in der Gegend des Visceralganglions stark nach dorsal zum Schlosse hin erweitert ist. Die in Rede stehende Falte wird alsbald durchfenstert. Die Durchfensterung findet von einer mittlern Zone aus nach vorn und hinten statt. Ob die dabei zuerst entstehenden Filamente etwas hinter der Mitte der gesamten Anlage liegen, läßt sich schwer entscheiden; jedoch ist dieser Punkt für den ganzen Prozeß der Entwicklung völlig belanglos.

Ein weiterer Unterschied zwischen *Pisidium* und *Cyclas* besteht darin, daß bei der erstern ein Wachstum der Filamente der äußern Kieme ventralwärts nicht eintritt und die äußere Kieme die innere nicht überdeckt. Die äußere Kieme von *Pisidium* bleibt etwa auf einem Stadium stehen, wie es Fig. M auf S. 210 für *Cyclas cornea* darstellt. Eine größere Zahl erwachsener Individuen wurde in bezug auf die äußere Kieme untersucht; ein ventrales Überwachsen der äußern Kieme über die innere konnte in keinem Falle konstatiert werden. Immerhin wäre es denkbar gewesen, daß erst im spätern Alter bei der in Rede stehenden Form ein solches Überwachsen stattfindet, dann hätten aber unter den untersuchten Tieren jedenfalls solche alten Individuen sich finden müssen. Die äußere Kieme von *Pisidium* weist daher auch keine 2 „Lamellen“ auf; sie besteht nur aus einer in den dorsalen Teil des Mantelraumes hinein-

ragenden Lamelle. Ihr gesamter Bau kann nach dem Gesagten durch die für das Stadium der Fig. M für *Cyclos* gegebenen schematischen Figg. P<sub>1</sub>—P<sub>4</sub> (S. 227) erläutert werden. Im Vergleich zu der äußern Kieme von *Cyclos* und *Calyculina* erscheint diejenige von *Pisidium* reduziert. Das Lebensalter des Stadiums von *Pisidium*, in welchem die äußere Kieme erscheint, kann nicht genau, sondern nur schätzungsweise angegeben werden. Zwecks einer genauern Bestimmung sind Züchtungen postembryonaler Tiere während einer längern Zeit, eventuell mehrere Jahre hindurch, notwendig. Möglicherweise kommt die äußere Kieme, wie SCHIERHOLZ (47) für die Najaden vermutete, erst mit eintretender Geschlechtsreife zur Ausbildung. Jedenfalls ist denkbar, daß mit Beginn der ersten Brut die innere Kieme so stark bei der Bildung von Brutkapseln in Anspruch genommen wird, daß sie zur Atmung nicht mehr ausreicht. Bei den Najaden liegt zwischen der Entwicklung der innern Kieme und dem Erscheinen der äußern nach SCHIERHOLZ (77) ein Zeitraum von 2—3 Jahren. Bei *Pisidium* scheint, wenn man die oben angegebenen Größenverhältnisse der Tiere in Betracht zieht, die äußere Kieme im 2. oder 3. Lebensjahre zu entstehen.

Merkwürdig bleibt das späte Auftreten der äußern Kieme von *Pisidium pusillum* im Verhältnis zur frühzeitigen Ausbildung dieses Organs bei *Cyclos* und *Calyculina*. Wenn man aber bedenkt, daß, wie weiter unten im theoretischen Teil gezeigt werden soll, die äußere Kieme der Acephalen sich überhaupt als sehr plastisch und leicht reduzierbar erweist, so verliert der zwischen *Cyclos* und *Pisidium* konstatierte Unterschied viel an Auffälligkeit.

Durch die erwähnten Unterschiede in der Ausbildung der äußern Kieme ist es ermöglicht, für irgendwelche postembryonalen Stadien der Acephalen des Süßwassers zu bestimmen, ob es sich um ein junges *Pisidium* einerseits oder eine junge *Cyclos* oder *Calyculina* andererseits handelt. Bei den letztern ist die äußere Kieme bereits ziemlich entwickelt und überdeckt den dorsalen Teil der innern Kieme, bei dem erstern fehlt sie bei jüngern Stadien noch vollständig, bzw. überdeckt sie bei ältern den dorsalen Teil der innern Kieme nicht.

### c) Die Najaden.

Gen. *Unio*: *U. tumidus* RETZIUS u. *U. pictorum* LINNÉ.

Gen. *Anodonta*: *A. piscinalis* NILSON.

Da die Genera *Unio* und *Anodonta* in bezug auf die Anlage

und Entwicklung der Kiemen völlig übereinstimmen, können sie hier gemeinschaftlich behandelt werden. Bei beiden Genera ist die Entwicklung der Kieme schon so häufig Gegenstand der Untersuchung gewesen, daß ich mich kurz fassen kann.

Die Kiemen entstehen bei den Najaden während des Parasitenstadiums. In ihrer ursprünglichsten Form stellt die Kiemenanlage eine Epithelverdickung an der Innenseite der Mantelfalte dar. Diese Hervorwölbung ist identisch mit den Randwülsten der sogenannten seitlichen Gruben der ältern Autoren. Die Ectodermverdickung zerfällt alsbald unter lebhaften Zellteilungen nach dem Prinzip des ungleichen Wachstums in eine Reihe hintereinander gelegener Knöpfe. Indem der vorderste Knopf nach ventral in die Länge wächst, entsteht die vorderste Kiemenpapille. Die zweite knopfförmige Erhebung beginnt dann ebenfalls in die Länge zu wachsen. Indem diese Art der Entwicklung fort dauert, entstehen bis zum Ende des parasitischen Lebens auf jeder Seite des Körpers 3 hintereinander liegende Papillen. Diese Papillen sitzen auf der Ectodermverdickung auf; diese letztere wächst ebenfalls ein wenig nach ventral, und in ihrem Innern kommt ein geringes Lumen zur Ausbildung. Wenn man dieses Lumen berücksichtigt, so zeigt die ganze Anlage eine gewisse Ähnlichkeit mit der Kiemenanlage von *Cyclas* auf einem Stadium, wie es etwa Fig. G (S. 198) zeigen würde und auf welchem eine Durchfensterung der ursprünglichen Falte erst eben eingesetzt hat. Was jedoch die Kiemenanlage der Najaden von derjenigen von *Cyclas* unterscheidet, ist der Umstand, daß die ventralen Enden der Papillen nicht miteinander verbunden, sondern völlig frei voneinander sind. Die Najaden gehören daher nicht dem Faltenmodus, sondern dem Papillenmodus an. In gewissem Sinne sind bei *Cyclas* die Interfilamentarspalten das Primäre, die Filamente dagegen sekundär durch die Interfilamentarspalten erzeugt; bei der Kiemenanlage von *Unio* und *Anodonta* ist das Umgekehrte der Fall.

Das Epithel der Papillen ist mit Wimpern dicht besetzt. Frühzeitig tritt ähnlich wie bei *Cyclas cornea* eine Sonderung der in vertikaler Richtung kürzern Höhen- und Eckzellen von den längern Seitenzellen ein. Bei den Najaden tragen auch die erstern von vorn herein kräftige Flimmern. Fig. 22 (Taf. 7) stellt einen Querschnitt durch die Filamente ( $f_0, f_1, f_2$ ) einer postparasitären 4 Tage freilebenden *Anodonta* dar; es sind an den einzelnen Filamenten die Höhenzellen ( $hz$ ), die Eckzellen ( $ez$ ), die wimperlosen Schaltzellen

(*schz*), die Seitenzellen (*sz*) in derselben Anordnung wie bei den Filamenten von *Cyclas*, *Calyculina* oder *Pisidium* wahrzunehmen. Im Innern ist bereits das Stützgerüst (*st*) zur Ausbildung gekommen.

Die Kiemenpapillen stehen ursprünglich senkrecht zur Längsachse des Körpers; später nehmen sie eine mehr schräge Richtung an. Nach HARMS (23) sollen sie auf den jüngern postparasitären Entwicklungsstufen etwas nach innen umschlagen. Ob dadurch, wie HARMS (23, p. 375) angibt, eine zweischichtige Kiemenlamelle zustande kommt, ist, wie mir scheint, nicht mit Sicherheit anzunehmen. Wenn auch wahrscheinlich die Bildung der innern Lamelle mit diesem Umknicken der Papillen eingeleitet wird, so ist es doch fraglich, ob ausschließlich durch eine Reflexion die innere Lamelle zustande kommt oder ob noch andere Prozesse dabei eine Rolle spielen. Dergleichen ältere postparasitäre Stadien mit in Entwicklung begriffener innerer Lamelle der innern Kieme sind bisher nicht untersucht worden. Da meine Infektionen größtenteils fehlschlagen, konnte ich mir die erforderlichen Stadien nicht durch Züchten meiner wenigen postparasitären Tiere verschaffen, sondern mußte mich darauf beschränken, diese letztern zu untersuchen. Die erforderlichen ältern Stadien draußen im Freien im Schlamm der Gewässer zu suchen, wäre ein ebenso mühsames wie wenig aussichtsvolles Unternehmen gewesen. Es gelang mir nicht einmal junge, viel größere Tiere mit undifferenzierter Anlage der äußern Kieme im Freien aufzufinden. Nach VOINEA'S Angaben (92) soll bei *Anodonta* die äußere Kieme auf einem Stadium von etwa 1 cm Länge sich bilden. An allen Tieren, die ich fand, war die Anlage der äußern Kieme bereits zu weit differenziert, um einen Schluß auf die ursprüngliche Bildung zuzulassen. Daher habe ich VOINEA'S Angaben über die Entwicklung der äußern Najadenkieme nicht kontrollieren können.

Bereits in der Einleitung ist darauf hingewiesen worden, daß VOINEA fälschlicherweise aus Mangel an lückenlosem Material die Najaden dem Faltenmodus zugerechnet hat. Die ursprüngliche Anlage der innern Kiemen bei den Najaden besteht nicht aus einer Falte, sondern, wie schon SCHIERHOLZ (77) und BRAUN (4) angaben, aus Papillen.

#### d) *Dreissensia polymorpha*.

In dem mir von Herrn Prof. MEISENHEIMER übergebenen Material fehlten leider die Stadien mit der allerursprünglichsten Kiemenanlage, so daß ich den Entwicklungsmodus für die ersten Stadien nicht

einwandfrei feststellen konnte. Auf den jüngsten Stadien, die mir vorlagen, bestand die Kieme auf jeder Seite des Körpers aus einer Reihe hintereinander liegender Papillen. An den ersten dieser Papillen waren die ventralen Enden an den einander zugekehrten Seiten erweitert und eben zu einer longitudinalen Brücke miteinander verschmolzen. Die hintersten Papillen saßen einer kurzen Ectodermverdickung auf, und ihre ventralen Enden waren völlig frei voneinander. Auf den ältern und ältesten der von mir untersuchten Stadien waren die hintersten, jüngsten, auf einer Ectodermleiste in der Richtung von vorn nach hinten hintereinander hervorsprossenden Papillen ventral völlig frei, während die vor ihnen liegenden ältern durch eine ventrale Querbrücke miteinander verbunden waren. An der letztern waren in größerem oder geringerem Maße in der Richtung von vorn nach hinten auftretende Differenzierungen wahrzunehmen, auf die ich weiter unten zurückkomme. Auf den mittlern und ältesten Entwicklungsstadien entsteht also die Kieme aus Papillen, welche auf einer in der Rinne zwischen Fuß und Mantel gelegenen Ectodermleiste in der Richtung von vorn nach hinten hintereinander hervorsprossen. Da für die vordersten Filamente eine gleiche Entstehung mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist — vom 5. Filament ab konnte ich die Entwicklung verfolgen —, so ist *Dreissensia polymorpha* den Formen mit Papillenmodus zuzurechnen. Über die ursprünglichste Anlage vermögen vielleicht MEISENHEIMER's Figuren (45, tab. 5) einige Aufklärung zu geben. Nach ihnen zu schließen, stellt die ursprünglichste Anlage der Kieme eine in der Rinne zwischen Mantel und Fuß liegende Ectodermleiste dar; die Zellen dieser Ectodermverdickung teilen sich lebhaft, und es kommt in ihr ein geringes Lumen zur Ausbildung, während sie gleichzeitig in eine Reihe hintereinanderliegender Knöpfe zerfällt, welche letztere zu Papillen auswachsen.

Bei *Dreissensia* sind die gesamten Bildungsvorgänge bei der Kiemenentwicklung an Totalpräparaten besser zu verfolgen als bei *Cyclas*, weil bei ihr die Interfilamentarspalten größer sind und der Mantel dünner und durchsichtiger ist.

Soweit ich an den im hintersten Teile der Kieme entstehenden Papillen der ältern Stadien und an den vordersten Papillen der mir vorliegenden jüngsten Entwicklungsstufen feststellen konnte, werden die Papillen sehr schnell zu Filamenten, indem an ihnen bewimperte Höhen- und Eckzellen, wimperlose Schaltzellen und flimmertragende Seitenzellen sich herausdifferenzieren. Die beiden

erstern sind im Verhältnis zu den zuletzt genannten in vertikaler Richtung viel kürzer und daher ähnlich wie bei den bisher untersuchten Formen deutlich voneinander zu unterscheiden (siehe *ez* und *sz* in Fig. 23, Taf. 7). Die Flimmern sind etwas stärker als diejenigen, mit denen die Filamente von *Cyclas* bekleidet sind.

Die marginale Brücke, welche die Kiemenfilamente von *Dreissensia* verbindet und welche durch sekundäres Verschmelzen der ventralen Enden der Papillen entsteht, stellt genau wie die bei *Cyclas* infolge des Durchfensterungsmodus von vornherein vorhandene marginale Brücke die erste Anlage der innern Lamelle der innern Kieme dar. Die Brücke entsteht sehr frühzeitig; auf einem Stadium, das 5 Papillen aufweist, ist an den 3 ersten die Bildung derselben bereits nahezu vollendet. Dieses frühzeitige Auftreten erscheint weniger auffällig, wenn man bedenkt, daß LACAZE-DUTHIERS für *Mytilus* an Totalpräparaten eine Verschmelzung der ventralen Enden der Kiemenfilamente feststellte, wenn 12—14 Papillen vorhanden waren; nur an den hintersten 4—5 war dabei eine Verschmelzung noch nicht eingetreten. Das von LACAZE-DUTHIERS (38) in seiner fig. 5 abgebildete entsprechende Entwicklungsstadium zeigt indessen, daß die marginale Brücke nicht nur schon entstanden, sondern auch schon weitgehend differenziert und die Entwicklung der innern Lamelle der innern Kieme bereits ziemlich fortgeschritten ist. Die marginale Brücke muß also auch bei *Mytilus* noch früher auftreten. In der Beschleunigung der Bildung der innern Lamelle der innern Kieme ist vielleicht die Ursache des Überganges von dem Papillenmodus in den Faltenmodus zu suchen, welcher letzterer, wie weiter unten gezeigt werden soll, als ein Abkürzungsprozeß aufgefaßt werden muß.

Meine weiteren Beobachtungen beschränken sich auf die Entwicklung der innern Lamelle der innern Kieme bis zu einem Grade, wo dieselbe etwa die Mitte der Höhe der äußern Filamentreihe erreicht hat. Nach der Entstehung der marginalen Brücke dehnen sich die Filamente, mit dem Gesamtwachstum des Körpers gleichen Schritt haltend, in vertikaler Richtung aus, während sie ihm früher im Wachstum in dieser Richtung vorauseilten.

Die marginale Brücke erhält alsbald ein Lumen, welches sich nach innen zum Fuße hin und gleichzeitig nach dorsal ausdehnt. Das Wachstum in letzterer Richtung dauert fort, und es resultiert so aus der marginalen Brücke eine in dem Raume zwischen Fuß und äußerer Filamentreihe dorsalwärts in die Höhe wachsende ursprünglich kontinuierliche Falte. Die Fig. 23 (Taf. 7) zeigt einen

transversalen Schnitt durch ein Stadium, das etwas älter ist als das von MEISENHEIMER (45) in seiner fig. 58 (tab. 5) abgebildete und auf welchem die marginale Brücke (*mbr*) eben ihr Wachstum in dorsaler Richtung beginnt.

Sehr frühzeitig setzen an der entstehenden Falte Differenzierungen ein, welche eine Durchfensterung und damit einen Zerfall in Filamente bewirken. An der innern dem Fuße zugekehrten Seite der Falte treten Invaginationen auf, welche am ventralen Rande beginnen und allmählich nach dorsal aufsteigen. In der ventralen Region, in der äußere Filamentreihe und Falte zusammenhängen, kommt es zu Durchbrechungen, indem die zuletzt erwähnten Einkerbungen den Interfilamentarspalten immer mehr entgegenwachsen. In der ventralsten Partie bleiben allerdings die Filamente wie bei *Cyclas* durch eine quere Brücke miteinander verknüpft (s. Fig. 24a Taf. 7). Die Falte, welche die innere Lamelle der innern Kieme aus sich hervorgehen läßt, ist nicht steil aufwärts gerichtet, sondern zum Fuße hin etwas geneigt. Es treten alsbald dorsal von der Linie, an welcher sie mit der äußern Filamentreihe zusammenhängt, Invaginationen auch auf ihrer Außenseite auf, welche denjenigen auf der Innenseite entgegenwachsen, während der dorsale Teil der Falte stets kontinuierlich bleibt. Bevor jedoch eine Durchfensterung der Falte erfolgt, verschmelzen die zum Fuß hin liegenden subfilamentaren Gewebe eines jeden zweiten Filaments der äußern Lamelle mit der nach außen liegenden Wand der Falte; erst nach dieser Verschmelzung tritt die Durchfensterung ein. Jedes zweite Filament der innern und der äußern Lamelle sind daher durch eine Interlamellarbrücke miteinander verbunden, während die dazwischen liegenden Filamente frei sind. Die Figg. 24a—c (Taf. 7) geben Anschluß über den zuletzt erwähnten Prozeß. Der Schnitt in Fig. 24c zeigt, daß jedes zweite Filament der äußern Lamelle (*äl. ik*) mit der nach dorsal wachsenden Falte (*il. ik*) verschmilzt, während die Durchfensterung stattfindet. Da der gesamte Prozeß in der Richtung von ventral nach dorsal vor sich geht, so ist in dem in Fig. 24b abgebildeten, weiter ventral liegenden Schnitte eine höhere Stufe der Entwicklung sichtbar. Jede zweiten Filamente beider Lamellen (*il. ik* u. *äl. ik*) sind durch eine Interlamellarbrücke (*ib*) miteinander verbunden. Der Interlamellarraum ist, wie bereits oben erwähnt, deutlicher als bei *Cyclas*, bei welcher sämtliche Filamente durch Interlamellarbrücken miteinander verbunden sind. Der in Fig. 24a abgebildete Schnitt liegt im ventralsten Teile der innern Kieme; er ist bereits oben erwähnt und

braucht hier nicht näher erläutert zu werden. Die Falte, aus welcher die innere Lamelle der innern Kieme hervorgeht, wächst nach dorsal, bis sie den Insertionsbezirk der äußern Lamelle erreicht hat, denn beim erwachsenen Tier sind beide Lamellen gleichlang. Ihr dorsaler, stets kontinuierlich bleibender Teil wird dabei zu einem zuführenden Blutgefäß.

Die Interfilamentarverbindungen entstehen frühzeitig, indem in gewissen Höhen der Kieme an den einander zugekehrten Seiten die Filamente mit ihrem subfilamentaren Gewebe verschmelzen.

Über die Anlage und Ausbildung der äußern Kieme kann ich keine Angaben machen. In dem von mir untersuchten Material waren nur 2 Tiere mit äußerer Kieme vorhanden. In beiden Fällen war jedoch die Anlage schon zu weit differenziert, als das ein Schluß auf ihre Bildungsweise möglich gewesen wäre. Die äußere Kieme entsteht auf einem Stadium, das etwa 1 mm lang ist, und bildet sich, wie ich beobachten konnte, ähnlich wie bei *Cyclas* von einer mittlern Zone aus nach vorn und hinten.

Sobald ich Gelegenheit finde, gedenke ich mir im Plöner-See das nötige Material zu verschaffen, um die Ausbildung der äußern Kieme feststellen und gleichzeitig die jüngern Stadien kontrollieren zu können.

### E. Theoretische Betrachtungen.

Um die gewonnenen Befunde mit denjenigen früherer Autoren in Einklang zu bringen, soll nunmehr in Kürze die Kiemenentwicklung in der Phylogenie diskutiert werden. Um so größere Vorsicht ist dabei geboten, als die vorliegenden Untersuchungen nur an einer kleinen Zahl von Formen ausgeführt wurden und die untersuchten Tiere zu den hochspezialisierten Süßwasseracephalen gehörten.

Daß bei der Bildung der innern Kieme deutlich zwei Modi zu unterscheiden sind, ist durch die vorliegende Untersuchung aufs neue bestätigt. *Cyclas cornea*, *Calyculina lacustris* und *Pisidium pusillum* zeigen genau dieselbe Kiemenanlage, wie HATSCHKE (24) sie für *Teredo* beschrieben hat. Der Faltenmodus, d. h. die Durchfensterung einer ursprünglich kontinuierlichen Kiemenfalte, kann daher als festgestellt gelten für die Genera: *Cyclas*, *Calyculina*, *Pisidium*, *Teredo*, *Jousseaumiella* und *Scioberetia*. Den Formen mit Papillenmodus ist vorläufig *Dreissensia* neu hinzuzufügen. *Unio* und *Anodonta* gehören nicht, wie VOINEA (92) vermutet, dem Faltenmodus an, sondern sind gleichfalls den Formen mit Papillenmodus zuzurechnen. Nach

dem heutigen Stande unserer Kenntnisse über die Entwicklung der Acephalenkieme kommt der Papillenmodus folgenden Formen zu: *Nucula*, *Mytilus*, *Mya*, *Unio*, *Anodonta*, *Dreissensia*. Für andere schon (von LOVÉN etc.) untersuchte Formen ist der Modus aus der Literatur nicht eindeutig festzustellen (man vergleiche die Einleitung S. 176 u. 181). Die Papillen entstehen bei allen angegebenen Formen in der Richtung von vorn nach hinten. PELSENER (62, in BLANCHARD, *Traité de Zoologie, Mollusques*, p. 132) hat RAY LANKESTER'S Angaben (40) über die Kiemenanlage von *Pisidium* verallgemeinert und nimmt eine Entstehung der Filamente in der Richtung von hinten nach vorn an. Diese Verallgemeinerung ist nach den vorliegenden Befunden nicht statthaft.

Es soll nunmehr die Frage untersucht werden, wie sich der Unterschied in der Ausbildung und Differenzierung der beiden Kiemenanlagen erklärt. VOINEA (92, p. 40) ist der Ansicht, daß der Papillenmodus nur den weniger spezialisierten, primitiveren Formen unter den Lamellibranchiaten eigentümlich sei. Da er die Najaden dem Faltenmodus zurechnete, welcher nach seiner Meinung nur hochspezialisierten Formen zukommt, so konnte er den Widerspruch nicht empfinden, der nach dem Gesagten in der von ihm vertretenen Ansicht liegt. Was würde z. B. dazu berechtigen, die Najaden oder *Dreissensia* in bezug auf den Kiemenbau als primitivere Formen anzusehen als *Cyclas* oder *Teredo*? Zunächst ist zu entscheiden, welcher von den beiden Modi überhaupt der ursprünglichere ist. Einfach den Papillenmodus, wie VOINEA (92, p. 40) es tut, als ursprünglicher aufzufassen, weil er mit der auf Grund vergleichend-anatomischer Beziehungen als primitiver aufgefaßten Filamentkieme eine größere Ähnlichkeit aufweist als der Faltenmodus, ist nicht angängig. Wenn man aber bedenkt, daß die Köpfchen der Papillen zu einer Brücke miteinander verschmelzen und aus der letztern genau wie aus der als Rest der ursprünglich kontinuierlichen Falte zu betrachtenden Brücke, welche die Köpfchen der Filamente bei *Cyclas* verbindet, die innere Lamelle der innern Kieme hervorgeht, so kann kein Zweifel bleiben, daß der Faltenmodus eine Abkürzung in der Genese des Branchialsystems darstellt.

Da vorläufig die Zahl der Acephalen, für welche der Faltenmodus beschrieben wurde, sehr klein ist, so kann kein endgültiges Urteil darüber abgegeben werden, welche Faktoren diese Abkürzung herbeigeführt haben. Es spielt jedenfalls die Notwendigkeit einer stärkern Atmung für den wachsenden Embryo, vielleicht gleichzeitig die

Notwendigkeit einer Beschleunigung aus andern biologischen Gründen dabei eine Rolle. Ob auch die Brutpflege innerhalb der Kiemen (*Cyclas*, *Pisidium*, *Calyculina*, jüngere Stadien von *Teredo*) einen Einfluß auf die Ausbildung des Faltenmodus gehabt hat, ist sehr zweifelhaft.

Die vorliegende Untersuchung zeigt, daß die reflektierte Lamelle der innern Kieme nicht aus einer Lamelle = Membran entsteht, wie die Beschreibung von LACAZE-DUTHIERS (38) vermuten läßt, sondern aus einer Falte sich bildet. Diese Falte zerfällt in Filamente; sie wird zu einer innern Filamentreihe, welche mit der früher auftretenden äußern Filamentreihe charakteristische Verbindungen eingeht und in ihrem dorsalen Teile ein Blutgefäß zur Ausbildung bringt. Das Gesagte gilt nicht nur für den Faltenmodus, sondern, wie bereits aus LACAZE-DUTHIERS' Untersuchungen an *Mytilus* hervorgeht, auch für den Papillenmodus. Die Entstehung der innern Lamelle der innern Kieme aus einer Falte ist zweifellos ebenfalls als ein Abkürzungsprozeß aufzufassen. Ob diese Art der Bildung der innern Lamelle daher allen Formen mit Papillenmodus zukommt, bleibt abzuwarten. Es sei jedoch daran erinnert, daß bei manchen Filamentkiemern, wie z. B. *Anomia*, *Arca*, *Amusium* [s. RIDWOOD (74, p. 171) und LANG (39, p. 142)], die dorsalen Enden der aufsteigenden Schenkel der Kiemenfäden nicht wie bei *Mytilus* durch ein Blutgefäß miteinander verbunden, sondern frei sind. Wenn eine einfache Reflexion der Filamente stattfindet, so wäre sie, wie bereits KELLOGG (32, p. 428) vermutete, bei Formen mit derartigem Kiemenbau in erster Linie zu suchen. Solche Formen sind aber in ihrer Entwicklung bisher nicht untersucht worden. Ob bei den Najaden die Papillen einfach umknicken und keine Falte entsteht, bleibt, wie schon oben betont, einer eingehenden Untersuchung vorbehalten.

Bei den Genera *Cyclas*, *Calyculina*, *Pisidium* bildet auch die äußere Kieme sich nach dem Faltenmodus. Diese Art der Entstehung stellt ohne Zweifel ebenfalls eine Abkürzung dar. In ursprünglicherer Gestalt — Papillenform — finden wir nach LACAZE-DUTHIERS die Anlage der äußern Kieme bei *Mytilus*. Aber auch bei dieser Form weist die Genese wiederum stark veränderte, abkürzende Züge auf, indem die äußere Lamelle aus einer nach dorsal wachsenden „Membran“ entsteht, die wir wohl auch in diesem Falle einer Falte gleichsetzen dürfen. Die ursprünglichsten Verhältnisse würden genau wie bei der innern Kieme bei Formen wie *Arca* zu vermuten sein; denn auch die äußere Kieme weist bei denselben die oben er-

wähnte Eigentümlichkeit auf. Vielleicht ist es nicht unangebracht hier zu erwähnen, daß man die Kiemen von *Arca*, *Anomia* usw. auf Grund vergleichend-anatomischer Beziehungen als die primitivsten Filamentkiemen auffaßt.

Bei *Cyclas*, *Calyculina* und *Pisidium* wächst die Falte, welche die Anlage der äußern Kieme darstellt, nicht nach ventral, wie bei den innern Kiemen oder der äußern Kiemenanlage von *Mytilus*, sondern sie wächst aufwärts in den dorsalen Teil des Mantelraumes hinein. Erst nachträglich beginnt bei *Cyclas* und *Calyculina* die äußere Kieme in ihrem marginalen Teile ein einfaches ventral gerichtetes Wachstum, so daß sie auf den postembryonalen Stadien die innere Kieme etwas überdeckt. Bei *Pisidium* tritt dieses Wachstum nicht ein. Nur im ventralsten Teile der äußern Kieme sind bei *Cyclas* und *Calyculina* 2 Lamellen zu unterscheiden, die aber nicht nach dem von LACAZE-DUTHIERS angegebenen und von spätern Autoren verallgemeinerten Modus entstanden sind. Die äußere Kieme erweist sich überhaupt, wie schon VOINEA'S (92) Befunde über die Entwicklung der Najaden zeigten, als sehr plastisch. Bei ihrer Entwicklung sind noch stärkere Abänderungen als bei der Bildung der innern Kieme festzustellen. Jedenfalls ist es nicht statthaft, wie es bisher geschah, ohne weiteres für alle Formen bei der äußern Kieme die innere Lamelle als die ursprüngliche, die äußere als die reflektierte zu betrachten oder überhaupt eine derselben als sekundär aufzufassen. Diese Auffassung findet sich aber in fast allen Arbeiten der vergleichend-anatomischen Richtung [PECK (63), MÉNÉGAUX (52)], hierher gehört auch v. JHERING (31, p. 475), LANG (39) u. a.

Wie erklärt sich das abweichende Verhalten in der Wachstumsrichtung der Anlage der äußern Kieme bei *Cyclas*, *Calyculina* und *Pisidium*? Es ist naheliegend, bei dieser Frage an die verkürzte und abgerundete Körpergestalt dieser Formen zu denken, welche im hintern Teile eine Verlängerung des Mantelraumes in dorsaler Richtung zur Folge gehabt hat. Letzteres geht ja daraus hervor, daß die Insertionsstelle der Kiemen, welche wir für gewöhnlich in der Rinne zwischen Fuß und Mantel finden, ventralwärts verschoben ist. Auf diese Verhältnisse mußte schon vorher genauer eingegangen werden. Es ist leicht einzusehen, daß eine ausgiebigere Berührung mit frischem Wasser, das in den Mantelraum einströmt, stattfinden kann, wenn die äußere Kieme dorsalwärts in die dorsale Verlänge-

rung des Mantelraumes hinaufsteigt, als wenn sie nach ventral herunterhängt und zwischen innerer und äußerer Kieme ein enger Raum (Zwischenkiemenraum) vorhanden ist. Einige Besonderheiten in der Richtung der Strömungen im Mantelraume bei *Cyclas* hat STENTA (88, p. 16) ebenfalls aus der runden Körpergestalt zu erklären versucht. Das spätere Überwachsen der äußern Kiemen von *Cyclas* und *Calyculina* über die innern ist jedenfalls sekundär.

Aus dem Gesagten geht bereits hervor, daß der Faltenmodus nicht vergleichbar ist mit irgendwelchen Kiemenformen erwachsener Acephalen und zum Vergleiche nur der Papillenmodus in Betracht kommen kann. Der Faltenmodus ist nur dann verwertbar, wenn man von der untern Brücke absieht, d. h. die Kiemenanlage als aus Papillen oder freien Filamenten bestehend auffaßt. Letzteres würde aber dem Papillenmodus gleichkommen. Vorderhand muß die Frage offen gelassen werden, ob der Abkürzungsmodus nur den höher spezialisierten Formen zukommt (mit Ausnahme der Najaden!). Ebenso wenig ist mit Sicherheit zu entscheiden, an welchen Punkten der Entwicklung des Pelecypodenstammes, d. h. in welchen Genera, er sich zuerst herausgebildet hat. In dieser Beziehung wird eine genauere Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Kieme manche Aufklärung geben können.

Nach PELSENER (58, p. 49) entspricht die Anlage der innern Kieme von *Cyclas cornea*, wie sie nach den ZIEGLER'schen Angaben sich darstellt, „à cette saillie primitive, qui s'est subdivisée en lamelles latérales (état persistant chez *Malletia* et *Nucula*)“. Nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung ist dieser Vergleich mit der Nuculidenkieme nicht ohne Bedenken anzustellen. Dagegen hat PELSENER vollkommen recht, wenn er weiter fortfährt: „Le développement ultérieur de *Cyclas* montre en effet que cette lame [gemeint ist die Kiemenfalte] se subdivise en filaments, qui par leur union formeront les lames définitives.“ Die vorliegende Untersuchung zeigt, daß die ursprünglich freien Filamente<sup>1)</sup> durch die später auftretenden interfilamentaren Brücken lateral miteinander verbunden und zu Segmenten der Lamellenkieme werden. Daß der Filamenttypus ursprünglicher ist als der Lamellentypus, ging, wie bereits betont, schon aus den Untersuchungen von LACAZE-DUTHIERS hervor. Nach den Angaben dieses Forschers konnte aber nur aus der Kiemenanlage in Form von Papillen auf die Ursprünglichkeit

1) Abgesehen von der marginalen Brücke „frei“.

der Filamentkieme geschlossen werden. Die vorliegende Untersuchung hat den Vorteil, daß sie über die Metamorphose der Filamentkieme, d. h. über die Ausbildung der interfilamentaren Verbindungen, genauern Aufschluß gibt. Die Anschauung, daß die Lamellenkieme aus der Filamentkieme entstanden ist, wird geteilt von den meisten Autoren, welche die Acephalenkieme vergleichend-anatomisch und untersucht haben [MITSUSKURI (53, 54), PELSENER (58, 60—62), JANNSENS (28), RIDWOOD (74) u. a.]. Die Theorie POSENER'S, nach welcher die Filamentkieme durch Zerklüftung der Lamellenkieme entstanden sein sollte, kann als widerlegt gelten. POSENER (66, 67) stützte seine Anschauung auf die Befunde STEPANOFF'S (90), nach welchen die Kiemenanlage von *Cyclas cornea* eine kontinuierliche, erst später zerfallende Falte darstellt. Daß ein solcher Vergleich nicht angestellt werden darf, ist bereits betont worden.

Mit Leichtigkeit läßt sich der Lamellentypus von dem Filamenttypus ableiten, wenn man bedenkt, daß ein erhöhtes Sauerstoffbedürfnis nach dem Prinzip der Oberflächenvergrößerung zu einem Zurückknicken der Filamente auf sich selbst führte. Eine Kieme mit solchen umgebogenen Filamenten war jedenfalls leichter verletzlich als eine nicht reflektierte Filamentkieme. Dem erhöhten Schutzbedürfnis genügen die interfilamentaren Verbindungen. Da letztere bei manchen Formen vascularisiert sind, so war mit ihrer Ausbildung wiederum eine Oberflächenvergrößerung verbunden. Es darf auch nicht außer acht gelassen werden, daß die Kiemen in Verbindung mit den Velen als Zuleitungsorgan dienen und auch in dieser Hinsicht Veränderungen erfahren können. Einem eingehenden Studium der Biologie muß es vorbehalten bleiben, unter den äußern Faktoren, welche eine Veränderung des Kiemenbaues bewirken können, den ausschlaggebenden zu ermitteln.

Eine große Zahl von vergleichenden Anatomen [MITSUSKURI (53, 54), PELSENER (58, 60—62), RIDWOOD (74)] hat an den Anfang der phylogenetischen Reihe der Acephalenkieme, aus der in den vorigen Abschnitten der Übergang von der Filamentkieme zur Lamellenkieme bekannt gemacht wurde, den *Nucula*-Typus gestellt, welcher letzterer seinen Platz unmittelbar vor der Filamentkieme erhielt. Die erwähnten Forscher setzten das Ctenidium der Protobranchier den Kiemen der übrigen Acephalen homolog und dachten sich durch Verlängerung der Plättchen der zweizeiligen Fiederfahne eine Filamentkieme entstanden mit zwei direkten Filamentreihen, d. h. einer

innern und einer äußern Kieme. Eine solche Ableitung finden wir deutlich ausgesprochen von MITSUKURI (53, 54); später wurde sie von PELSENEER im einzelnen durchgeführt. Die Priorität kommt indessen nicht MITSUKURI, sondern LEUCKART (41)<sup>1)</sup> zu. LEUCKART betrachtete das einzeilige Ctenidium von *Patella* als ursprünglicher als die Chitonkieme, welche durch Erwerbung seitlicher Nebenblättchen in die zweizeilige Form übergegangen sei (41, p. 133 ff.). Das zweizeilige Ctenidium findet er bei der Acephalengruppe *Solenomya* wieder und leitet von ihr die gewöhnliche Conchiferenkieme, welche dieselbe Lage im Mantelraume aufweist, in folgender Weise ab. Die einzelnen Plättchen oder Strahlen der Fahne wachsen bedeutend in die Länge und erscheinen dann jederseits als zwei nebeneinander stehende Längsreihen dünner und freier Fäden (z. B. *Pectunculus*, *Arca*) oder noch häufiger, wenn nämlich die Fäden einer jeden Reihe untereinander sich verbinden, als zwei ganz ungewöhnlich entwickelte häutige Blätter. Diese Ableitung entspricht derjenigen der spätern Antoren vollkommen. Allerdings hat LEUCKART über die Ableitung der einzelnen Lamellen oder Filamentreihen nichts vorbringen können, da LACAZE-DUTHIERS' Untersuchungen erst einige Jahre später bekannt gemacht wurden.

Es ist nunmehr die Frage zu behandeln, ob die embryologische Untersuchung einen Hinweis darauf gibt, daß die Filamentkieme aus dem *Nucula*-Typus entstanden ist. Rein theoretisch hat MITSUKURI (53, p. 603) die *Nucula*-Kieme als ein in Falten gelegtes Blutgefäß, als „a stem“ angesprochen, „which is folded on either side to

1) Schon GROBBEN (21) hat gegenüber PELSENEER auf diesen Umstand aufmerksam gemacht, und auch andere Forscher, z. B. STEMPELL, (87, p. 91) haben ihn erwähnt. Angeregt zu dieser Spekulation war LEUCKART durch eine von ihm zitierte Arbeit PHILIPPI's (64) über *Solenomya*. PHILIPPI war der Ansicht, daß, „wenn die Naturforscher der Acephalenkieme mehr Aufmerksamkeit schenken, sich aus den Unterschieden in der Struktur dieses Organes gute Einteilungsgründe“ entnehmen ließen.

GROBBEN's Einwand (21, p. 102) hätte sich übrigens nicht gegen PELSENEER, sondern gegen MITSUKURI richten müssen, welcher letzterer von LEUCKART's Arbeit nichts erwähnt. PELSENEER hat die von MITSUKURI neu aufgestellte Hypothese weiter ausgebaut und die Ableitung von der *Nucula*-Kieme im einzelnen vergleichend-anatomisch in einer mühsamen Untersuchung durchgeführt. PELSENEER's Verdienst ist um so höher einzuschätzen, als noch 1881 HAREN-NORMAN (22, p. 41) eine phylogenetische Einteilung der Lamellibranchier nach den Kiemen für gänzlich unmöglich hielt.

increase the surface“. Wenn er weiterhin die Kiemenanlage von *Cyclas* (nach STEPANOFF'S Untersuchungen) mit diesem Strange vergleicht, so ist gegen dieses Verfahren genau dasselbe einzuwenden, was weiter oben gegen PELSENER gesagt wurde. Ohne Zweifel gleicht die Kiemenanlage der Najaden, welche wir nach den bisherigen Untersuchungen als die primitivere auffassen müssen, anfänglich einem in Falten gelegten Strang, der später zu einem Blutgefäß wird. Die einzelnen Erhebungen wachsen dann aber sehr rasch in die Länge, so daß sie jedenfalls als Filamente, nicht aber als seitlich zusammengedrückte Plättchen erscheinen. Der Kiemenanlage der Najaden ist diejenige der Protobranchier nach DREW'S Angaben (14, 15, 16, 17) ähnlich, jedoch, wie es scheint, mit dem Unterschiede, daß bei den letztern die knopfförmigen Erhebungen der Leiste nicht in demselben Maße in die Länge, sondern bedeutend mehr in die Tiefe wachsen. Nichtsdestoweniger kann die Kiemenanlage der Najaden nicht mit dem Protobranchier-Ctenidium verglichen werden; denn sie entbehrt der äußern Plättchenreihe; die äußere Kieme entsteht erst viel später.

Die embryologische Untersuchung der Kieme kann daher die Ableitung der Filamentkieme aus dem Ctenidium der Protobranchier nicht ohne weiteres stützen. Gründe vergleichend-anatomischer Natur, welche für die Ursprünglichkeit der Protobranchier und ihrer Kieme sprechen, sind indessen so schwerwiegend, daß ihnen gegenüber der negative Befund der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung nicht in die Wagschale fallen kann. Ich verweise hier vor allen Dingen auf die Ausführungen PELSENER'S (41, p. 274, 275) und STEMPPELL'S (86, p. 412; 87, p. 158, 159).

An dieser Stelle sei bemerkt, daß auch bei *Nucula* die äußere Plättchenreihe später entsteht als die innere. In dieser Hinsicht weicht *Nucula* nicht ab von den bisher untersuchten übrigen Acephalen, bei denen ausnahmslos die äußere Kieme später auftritt als die innere. Ihre Filamente bilden sich dabei von einer mittlern Zone aus nach vorn und hinten. Ob letzteres auch für die Protobranchier gilt, läßt sich aus DREW'S Angaben (14—17) nicht entnehmen. Bei *Scioberetia* will BERNARD (1) eine Entstehung der Filamente in der Richtung von hinten nach vorn beobachtet haben, während später die fertige Kieme durch Anlagerung neuer Filamente an ihre hintere Partie sich vergrößert. Sind BERNARD'S Beobachtungen richtig, so wäre es auf Grund dieser Richtungen in

der Bildung der Kiemenfilamente berechtigt, die bei *Scioberetia* jederseits in der Einzahl vorhandene Kieme als die äußere, die innere bei dieser Form als völlig reduziert aufzufassen. Wie weiter unten gezeigt werden soll, hätte eine solche Auffassung wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

Eine phylogenetische Hypothese DALL's wäre geeignet gewesen, dem Umstande, daß die äußere Kieme später entsteht als die innere, Rechnung zu tragen. DALL (6, 7, 10, 11, 13) nahm als ursprünglichste Kiemenform die *Dimya*-Kieme an, bei welcher nur eine nicht reflektierte Filamentreihe vorhanden sein sollte. Wie er aus dieser *Dimya* die weiteren Formen ableitete, werden wir weiter unten sehen. Nun hat aber RIDEWOOD (74, p. 194) nachgewiesen, daß *Dimya* zwei nicht reflektierte Filamentreihen jederseits besitzt, von denen die eine als die innere, die andere als die äußere Kieme aufgefaßt werden muß. DALL hat eine Filamentreihe übersehen. Im Grunde genommen würde also auch *Dimya* ein richtiges Ctenidium besitzen. Von KELLOGG (32, p. 428) ist die Auffassung vertreten worden, daß die Protobranchierkieme durch Verkürzung und Degeneration des aufsteigenden Filamentastes aus der Filamentkieme entstanden ist. Das ist, wie RIDEWOOD (74, p. 170) bemerkt, nicht gänzlich unmöglich. Jedoch weist das Ctenidium der Protobranchier mit dem Ctenidium der Gastropoden und Cephalopoden eine viel größere Ähnlichkeit auf als die Kieme der *Dimya*. Im besondern ist von PELSENER die große Übereinstimmung im Bau der Protobranchierkieme mit dem Ctenidium von *Fissurella*, *Chitonellus* und *Trochus* dargetan worden. Siehe PELSENER (60, p. 246—250; p. 276, Fig. 99, 100, 103) und RIDEWOOD (74, p. 176 u. 178).

KELLOGG (32, p. 428) läßt zwei Möglichkeiten offen. Entweder ist der aufsteigende Filamentteil „a new structure, which has suddenly developed in those forms, closely connected with the form with plate gills“ oder es ist bloß „a continuation outward of the descending filaments“, und das Protobranchierctenidium ist dem aufsteigenden und dem absteigenden Teile homolog zu setzen. Unsere Befunde sprechen für die erstere Möglichkeit.

Da bei Formen, welche den verschiedensten Gruppen angehören, z. B. *Lasaea*, *Lyonsia* (Anatinaea), *Montacuta*, *Lucina* (Submytilacea), die äußere Kieme ganz oder teilweise fehlt, so ist die Wahrscheinlichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß die äußere Kieme bei den Lamellibranchiern leicht reduziert werden bzw. völlig verschwinden kann. Phylogenetisch sind dann zwei Möglichkeiten vor-

handen: entweder haben die Vorfahren der Lamellibranchiaten die äußere Plättchenreihe des Ctenidiums, d. h. allgemein die äußere Kieme, wie LEUCKART (41) meint, erst nachträglich erworben, oder sie haben mehrere Ctenidien jederseits besessen, die dann allmählich reduziert worden sind. Zu letzterer Auffassung steht im Gegensatz die Tatsache, daß die äußere Kieme später erscheint als die innere; auch gibt sie keine Erklärung für den Umstand, daß ihre Filamente sich in der Richtung nach vorn und hinten bilden. Den entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen würde mehr die Auffassung LEUCKART'S entgegenkommen, nach welcher die äußere Kieme, weil später erworben, auch später angelegt wird; das biogenetische Grundgesetz würde gewahrt bleiben. Auch würde die Entwicklungsgeschichte darauf hinweisen, daß die äußere Kieme, d. h. die äußere Plättchenreihe, in der Mitte zuerst entstanden und dann nach vorn und hinten verlagert worden ist. Allerdings läßt sich auch die andere, gegenteilige Ansicht mit den Befunden in Übereinstimmung bringen, wenn man annimmt, daß bereits sehr früh die Reduktion der Ctenidien so weit fortgeschritten war, daß bei den Protobranchiern die äußere Reihe wieder sekundär erworben wurde, die weiterhin bei den spätern Acephalen durchgängig nur dann zur Ausbildung kam, wenn die innere Kieme zur Atmung nicht mehr ausreichte. Zurzeit sind sich die vergleichenden Anatomen nicht klar darüber, ob die ursprünglichste Kiemenform der Mollusken mehrere zweizeilige Ctenidien aufwies, die dann allmählich reduziert wurden, oder ob sie ein einfaches einzeiliges Ctenidium darstellte. Ich verweise hier auf LANG (39, p. 128 u. p. 134). Die Entwicklungsgeschichte der Acephalenkieme scheint mir darauf hinzuweisen, daß ursprünglich ein einzeiliges Ctenidium vorhanden war, das im Sinne LEUCKART'S später zu einem zweizeiligen sich ergänzte, aber bei vielen Lamellibranchiaten später wieder reduziert wurde.

DALL steht nicht auf dem Boden der von MITSUKURI und PELSENER angegebenen Ableitung der Acephalenkieme. Da sein Ausgangsstadium, die *Dimya*, durch RIDWOOD als solches hinfällig gemacht worden ist, so brauche ich nicht darauf einzugehen, wie er aus dem einzeiligen Ctenidium das zweizeilige Filamentctenidium, z. B. bei *Arca ectomata*, sich entstanden dachte, sondern kann bei letzterm einsetzen. Die Kiemenfäden der jederseits paarweise vorhandenen Filamentreihen sollen sich vertikal in der Mitte spalten, so daß dann auf jeder Körperseite 4 Filamentreihen entstehen, die paarweise am ventralen Rande miteinander verbunden sind. Zwischen je zwei einander

entsprechenden Filamenten zweier zugehörigen Reihen soll es zur Ausbildung von Septen und teilweise von interfilamentaren Verbindungen kommen. Werden die Septen in vertikaler Richtung verkürzt, so soll der *Nucula*-Typus entstehen. Diese Spekulation DALL's, nach welcher die Protobranchier ans Ende der Pelecypodenreihe zu setzen sind, ist schon von RIDWOOD (74, p. 175) auf Grund anatomischer Betrachtungen widerlegt worden. Durch die vorliegende Untersuchung ist aufs neue bestätigt, daß die innern Lamellen der innern Kiemen durchgängig, wenn auch nicht immer, sekundäre, reflektierte Gebilde sind. DALL's Hypothese ist nicht haltbar, weil sie allgemein innere und äußere Lamelle als gleichwertig auffaßt.

Die Kieme erweist sich, wie schon RICE (70, 73) angab, als äußerst plastisches Organ. Es treten bei ihrer Entwicklung zahlreiche Abkürzungsprozesse auf. Die Richtigkeit der Ableitung der Lamellenkieme von der Filamentkieme ist aufs neue bewiesen. Es ist daher nicht, wie RICE meint, das Verfahren zu verurteilen, den tiefgreifenden Unterschied zwischen diesen beiden Kiemenformen zur Grundlage einer Klassifikation zu machen. Für die einzelnen Untergruppen mag, wie RIDWOOD (74) und BOURNE (2, p. 260) angeben, eine Einteilung nach dem Bau der Kiemen auf Schwierigkeiten stoßen. Hier wird vielleicht eine embryologische Untersuchung Aufschluß über manche Verwandtschaftsverhältnisse geben können. Mit Erfolg ist dieser Weg von RICE (73) schon beschritten worden, der, wie oben (S. 238) mitgeteilt, in der Kiemenentwicklung von *Mytilus* ein *Modiola*-Stadium fand. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung würde z. B. für das Septum der *Cuspidaridae* und *Poromyidae* feststellen können, ob allein die Kiemenfilamente oder ihre reduzierten Äquivalente durch Einlagerung von Fibrillen zum Branchialseptum werden oder ob, wie PLATE (65, p. 27 u. 28) vermutet, auch andere Organe, Fuß, Intersiphonalseptum zu seiner Entstehung beitragen oder ob, wie DALL endlich in seinen verschiedenen Arbeiten ausspricht, das Intersiphonalseptum allein das Branchialseptum liefert. Auch über andere wichtige Fragen der Morphologie und Genese der Acephalenkieme werden erst weitere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen Aufschluß geben.

Zum Schlusse möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. KORSCHOLT für die Anregung zu dieser Arbeit und das stetige, freundliche Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegengebracht

hat, herzlich danken. Ebenso bin ich Herrn Prof. MEISENHEIMER für seine lebenswürdige Hilfe und seine Unterstützung mit Material zu großem Dank verpflichtet. Auch Herrn Dr. TÖNNIGES bin ich vielen Dank schuldig.

Wald (Rhld.), Ostern 1910.

### Literaturverzeichnis.

Die mit \* bezeichneten Arbeiten sind dem Verfasser nur aus Referaten bekannt.

1. BERNARD, F., *Scioberetia australis*, type nouveau de Lamellibranche, in: Bull. sc. France Belg., Vol. 27, 1895, p. 364—395, mit 3 Tafeln.
2. BOURNE, G. G., On *Jousseaumia*, a new genus of Eulamellibranche commensal with the Corals *Heterocyathus* and *Heteropsammia*, in: Rep. to the Government of Ceylon on the Pearl oyster Fisheries of the Gulf of Manaar, veröffentlicht durch d. Roy. Soc. London 1906, Teil 5, p. 246—266, mit 3 Tafeln.
3. BONNET, R., Der Bau und die Cirkulationsverhältnisse der Acephalenkieme, in: Morphol. Jahrb., Vol. 3, 1877, p. 283—327, mit 3 Tafeln.
4. BRAUN, M., Über die postembryonale Entwicklung unserer Süßwassermuscheln, in: Ber. phys. med. Ges. Würzburg, 1878 und in: Zool. Anz., Jg. 1, 1878, p. 7—10.
5. CARUS, Neue Untersuchungen über die Entwicklung unserer Flußmuschel, in: Nov. Act. Acad. Leopold., Vol. 17, 1832, p. 1—87, mit 4 Tafeln.
6. DALL, W. H., A remarkable Molluscan type (*Dimya*), in: Sc., Vol. 1, 1883, p. 51.
7. —, Report on the Mollusca collected by the Blake, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 12, 1886, p. 171—318.
8. —, *Neæra*, in: Nature, Vol. 34, 1886, p. 122.
9. —, Lamellibranches sans branchies, in: Bull. Soc. zool. France, Vol. 13, 1888, p. 207—209.
10. —, Addenda and Corrigenda to Part. I, 1886 of Report on the Lamellibranchia of the „Blake“ Expedition, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 18, 1889, p. 433—452.

11. DALL, W. H., Preliminary report on the Mollusca and Brachiopoda collected by the „Albatross“, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 12, 1889, p. 219—362, mit 10 Tafeln.
12. —, Deep-water Mollusca of Hawaii collected by the „Albatross“, ibid., Vol. 17, 1894, p. 675—733, mit 10 Tafeln.
- \*13. —, Tertiary fauna of Florida, Part. III, A new classification of the Pelecypoda, in: Trans. Wagner Inst. Philadelphia, Vol. 3, 1895, p. 485—570.
14. DREW, G. A., Notes on the embryology, anatomy and habits of *Yoldia limatula*, in: Johns Hopkins Univ. Circ., Vol. 17, 1897, p. 11—14.
15. —, Some observations on the embryology, anatomy and habits of members of the Protobranchia, in: Anat. Anz., Vol. 15, No. 24; 1899, p. 493—519, mit 21 Textfig.
16. —, *Yoldia limatula*. in: Mem. biol. Lab. Johns Hopkins Univ., Vol. 4, No. 3, 1899, p. 37, mit 5 Tafeln.
17. —, The life-history of *Nucula delphinodonta*, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 44, 1901, p. 313—391, mit 6 Tafeln.
18. —, The habits, anatomy and embryology of the Giant Scallop (*Pecten tenuicostatus* MIGHELS), in: Univ. Maine Studies, No. 6, 1906, p. 1—71, mit 16 Tafeln.
19. FISCHER, P., Manuel de Conchyologie, Paris 1887.
20. FOREL, F. A., Beitrag zur Entw. der Najaden, Med. Inaug.-Diss. Univ. Würzburg 1867.
21. GROBBEN, C., Beiträge zur Kenntniss des Baues von *Cuspidaria cuspidata*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 10, Heft 2, 1892, p. 101—146, mit 4 Tafeln.
22. VAN HAREN-NORMAN, D., Die Lamellibranchiaten gesammelt während der Fahrten des William Barrents, in: Niederl. Arch. Zool., Suppl.-Bd. 1, 1881—1882, p. 1—51, mit 3 Tafeln.
23. HARMS, W., Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Anat., 1909, p. 325—386, mit 4 Tafeln.
24. HATSCHKE, B., Über die Entwicklung von *Teredo*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 3, Heft 1, 1880, p. 1—44, mit 3 Tafeln.
25. HORST, R., Embryogénie de l'Huitre, in: Tijdschr. Nederl. dierk. Vereen., Suppl.-Bd. 1, 1883—1884, mit 1 Tafel.
26. —, On the development of the European Oyster (*Ostrea edulis*), in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 22, 1882, p. 341 bis 346, mit 1 Tafel; Auszug in: Zool. Anz., Jg. 5, 1882, p. 160—162.
27. —, Contribution to our knowledge of the development of the Oyster (*Ostrea edulis*), in: Bull. U. S. Fish. Comm., Vol. 2, for 1882, p. 159—167, mit 12 Textfig.
28. JACKSON, R. T., The development of the Oyster, with remarks on

- allied genera, in: Proc. Boston. Soc. nat. Hist., Vol. 23, 1888, p. 531—550, mit 4 Tafeln.
29. JACKSON, R. T., Phylogeny of the Pelecypoda, the Aviculidae and their allies, in: Mem. Boston. Soc. nat. Hist., Vol. 4, part. 8, 1890, p. 277—394.
  30. JANSSENS, F., Les branchies des Acéphales, in: Cellule, Vol. 9, 1893, p. 7—91, mit 4 Tafeln.
  31. VON JHERING, H., Anodonta und Glabaris, in: Zool. Anz., Jg. 14, 1891, p. 474—484.
  32. KELLOGG, J. L., A contribution to, our knowledge in the morphology of Lamellibranch Mollusca, in: Bull. U. S. Fish. Comm., Vol. 10, 1890 (1892), p. 389—436, mit 16 Tafeln.
  33. —, Some notes from a study in the morphology of the Lamellibranchiata, in: Johns Hopkins Univ. Circ., Vol. 11, 1892, p. 80 bis 83.
  34. KORSCHOLT, E., Über die Entwicklung von Dreissensia polymorpha, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1891, p. 131—146.
  35. KORSCHOLT, E. u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entw. der wirbellosen Tiere, Jena 1893, Spez. Teil, Heft 3.
  36. DE LACAZE-DUTHIERS, H., Mémoire sur l'organisation de l'Anomie (Anomia ephippium), in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 2, 1854, p. 5—35, mit 2 Tafeln.
  37. —, Développement de la moule comestible et en particulier formation des branchies, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 39, 1854, p. 1197.
  38. —, Mémoire sur le développement des branchies des Mollusques Lamellibranches, in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 5, Paris 1856, p. 5—47, mit 1 Tafel.
  39. LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Teil 3, Mollusca, Jena 1900.
  40. LANKESTER, E. R., Contributions to the developmental history of the Mollusca, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 165, 1875 (1876), No. 1. „The early development of Pisidium pusillum“, p. 1—12, mit 4 Tafeln.
  41. LEUCKART, R., Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere, Braunschweig 1848.
  42. LOVÉN, S., Utvecklingen af Mollusca Acephala, in: Ofversigt Stockholm Vetensk. Acad. Förhandl. for 1848, p. 233.
  43. —, Bidrag till kännedomen om utvecklingen af Mollusca Acephala Lamellibranchiata, in: Stockholm Vetensk. Acad. Handl. for 1848, 1849, p. 329—435, mit 6 Tafeln. Ein Auszug in deutscher Sprache von CREPLIN, in: Arch. Naturgesch., Vol. 15, 1849. Ein Auszug in franz. Sprache von LACAZE-DUTHIERS erschien in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 5, p. 8—10. Eine verkürzte deutsche Übersetzung vom Verfasser, Stockholm 1879.

44. LEYDIG, F., Über *Cyclas cornea*, in: Arch. Anat. Physiol., 1855 p. 47—66, mit 1 Tafel.
45. MEISENHEIMER, J., Entw. von *Dreissensia polymorpha* Pall., in: Z. wiss. Zool., Vol. 69, 1900, p. 1—137, mit 13 Tafeln.
46. —, Die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei *Cyclas cornea* im Verhältnis zu den übrigen Mollusken, *ibid.*, Vol. 69, 1901, p. 417—428.
47. MÉNÉGAUX, A., Sur les appareils circulatoires et respiratoires du *Pecten jacobaeus* et du *Pecten maximus*, in: Bull. Soc. philom. Paris (8), Vol. 1, 1889, p. 96—105, mit 1 Textfig.
48. —, Sur les rapports de l'appareil circulatoire avec le tube digestif chez les animaux du genre *Ostrea*, *ibid.*, p. 121—126, mit 4 Textfig.
49. —, De la turgescence et de la branchie dans les *Lucines*, *ibid.*, p. 130—132.
50. —, Sur le cœur et la branchie de la *Nucula nucleus*, *ibid.*, p. 133 bis 135.
51. —, Sur la branchie des Lamellibranches et sur sa comparaison avec celle des Scutibranches, *ibid.*, p. 137—144.
52. —, Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins, Thèse, Besançon 1890, p. 1—296, mit 56 Textfig.
53. MITSUKURI, K., On the structure and significance of some aberrant forms of Lamellibranchiate gills, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 21, 1881, p. 595—608, mit 1 Tafel, Auszug in: Arch. Zool. expér., Vol. 9, 1881, revue XXIX, p. 59.
54. —, Aberrant forms of Lamellibranchiate gills, in: Stud. biol. Lab. Johns Hopkins Univ. 1882, Vol. 2, p. 257—270, mit 1 Tafel. (Abdruck von 53.)
55. OTTO, H. u. C. TÖNNIGES, Untersuchungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 80, p. 411—514, mit 6 Tafeln.
56. PELSENER, P., Anatomy of the deep-sea Mollusca, in: Rep. sc. Res. Challenger, Part. 74, Vol. 27, 1888, p. 46, mit 4 Tafeln.
57. —, Les Pélécy-podes sans branchies, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 106, 1888, p. 1029—1031.
58. —, Sur la classification phylogénétique des Pélécy-podes, in: Bull. sc. France Belg., Vol. 20 [(3), Vol. 2], 1889, p. 27—52.
59. —, Les Lamellibranches sans branchies, in: Bull. Soc. zool. France, Vol. 14, 1889, p. 111—113.
60. —, Contribution à l'étude des Lamellibranches, in: Arch. Biol., Vol. 11, 1891, p. 147—312, mit 18 Tafeln.
- \*61. —, Introduction à l'étude des Mollusques, in: Ann. Soc. malacol. Belgique, Vol. 27, 1892, p. 31—243, mit vielen Textfig. (erschienen 1894 in Buchform mit geänderter Seitenzahl).

62. PEELSENER, P., Mollusques, in: *Traité de Zoologie* BLANCHARD, Fasc. 16, Paris 1897, pp. 187, mit 157 Textfig.
63. PECK, R. H., The minute structure of the gills of Lamellibranchs, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 17, 1877, p. 43—66, mit 3 Tafeln.
64. PHILIPPI, R. A., Über das Tier der *Solenomya mediterranea*, in: *Arch. Naturgesch.*, 1835, Bd. 1, p. 271—276, mit 5 Fig.
65. PLATE, L., Gibt es septibranchiate Muscheln? in: *SB. Ges. naturf. Freunde*, Berlin 1897, p. 24—28.
66. POSENER, C., Über den Bau der Najadenkieme, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 11, 1875, p. 517—560, mit 2 Tafeln.
67. —, Histologische Studien über die Kiemen der acephalen Mollusken, *ibid.*, Vol. 14, 1877, p. 132—157.
68. DE QUATREFAGES, A., Développement des Anodontes. — Mémoire sur la vie intrabranchiale des petites Anodontes, in: *Ann. Sc. nat. (2)*, Zool., Vol. 5, 1836, p. 321—335, mit 1 Tafel.
69. —, Mémoire sur l'embryogénie des Tarets, *ibid.* (3), Zool., Vol. 11, 1849, p. 202—228, mit 1 Tafel.
70. RICE, E. L., Die systematische Verwertbarkeit der Kiemen bei den Lamellibranchiaten, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 31, 1897, p. 29—89, mit 2 Tafeln.
- \*71. —, Preliminary report on the development of the gill in *Mytilus*, in: *Ohio Naturalist*, Vol. 4, 1904.
72. —, Note on the development of the gill in *Mytilus*, in: *Sc. (N. S.)*, Vol. 21, 1905.
73. —, Gill development of *Mytilus*, in: *Biol. Bull.*, Vol. 14, 1908, p. 61—77.
74. RIDEWOOD, W. G., On the structure of the gills of the Lamellibranchia, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London (B.)*, Vol. 195, 1903, p. 147—284, mit 61 Textfig.
75. RYDER, J. A., The metamorphosis and postlarval stages of development of the Oyster, in: *Rep. U. S. Fish Comm. for 1882*, erschienen 1884, p. 779—791, mit 3 Textfig.
76. SABATIER, A., Anatomie de la Moule commune, in: *Ann. Sc. nat. (6)*, Zool., Vol. 5, 1877, p. 1—132, mit 9 Tafeln, und in: *Mém. Acad. Sc. Lettres Montpellier*.
77. SCHIERHOLZ, C., Zur Entw. der Teich- und Flußmuschel, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 31, 1878, p. 482—484.
78. —, Über Entw. d. Unioniden, in: *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, Vol. 55, 1889, p. 183—214, mit 4 Tafeln.
79. SCHMIDT, F., Postembr. Entw. von Anodonta, in: *SB. Dorpat. Naturf. Ges. Jg.*, 1885, p. 303—307.
80. —, Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entw. der Najaden,

- in: Arch. Naturgesch., Jg. 51, Bd. 1, 1885, p. 201—234, mit 2 Tafeln.
81. SCHMIDT, O., Über die Entw. von *Cyclas calyculata*, in: Arch. Anat. Physiol., 1854, p. 428—438, mit 1 Tafel.
82. SIGERFOOS, C. P., The Pholadidae. I. Note on the early stages of development, in: Johns Hopkins Univ. Circ., Vol. 14, 1895, p. 78—79, mit 1 Textfig.
83. —, II. Note on the organization of the larva and the postlarval development of shipworms, *ibid.*, Vol. 15, 1896, p. 87—89 (abgedruckt in: Ann. Mag. nat. Hist., 1896, p. 250—252).
84. SLUITER, C. PH., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Kiemen bei den Lamellibranchiaten, in: Niederl. Arch. Zool., Vol. 4, 1878, p. 75—102, mit 1 Tafel.
85. STAFFORD, J., On the larva and spat of the American Oyster, in: Amer. Naturalist, Vol. 39, No. 457, 1905, p. 41—44.
86. STEMPELL, W., Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden, in: Zool. Jahrb., Suppl. 4 (Fauna chilensis, Vol. 1, Heft 2), 1898, p. 339 bis 430, mit 4 Tafeln.
87. —, Zur Anatomie von *Solenomya togata*, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Anat. 1900, p. 89—170, mit 3 Tafeln.
88. STENTA, M., Zur Kenntnis der Strömungen im Mantelraume der Lamellibranchiaten, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 14, 1902, p. 211—240, mit 2 Tafeln.
89. —, La classificazione dei Lamellibranchi, in: Boll. Soc. Adriat. Sc. nat. Trieste, Vol. 25, Teil 1, 1908, p. 1—150.
90. STEPANOFF, P., Die Geschlechtsorgane und die Entw. von *Cyclas*, in: Arch. Naturgesch. 1865, p. 1—32, mit 2 Tafeln.
91. THIELE, J., Die Mundlappen der Lamellibranchiaten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 44, 1886, p. 239—272.
92. VOINEA, J., Über die Entw. der Kiemen der Najaden, München 1903.
93. WELTNER, W., Zur Entw. von *Dreissensia*, in: Zool. Anz., Jg. 14, 1891, p. 447—451, mit 2 Textfig.
- \*94. WILSON, J., On the development of the Common Mussel (*Mytilus edulis*), in: Ann. Rep. Fish. Bd. Scotl. 1886 (1887), p. 247 bis 256, mit 3 Tafeln.
95. ZIEGLER, H. E., Entw. von *Cyclas cornea*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 41, 1885, p. 525—569, mit 2 Tafeln.

### Erklärung der Abbildungen.

Die Abkürzungen gelten auch für die Textfiguren, soweit dieselben nicht besonders im Texte angegeben sind.

- ao* vordere Aorta  
*äk* äußere Kieme  
*äl. ik (äk)* äußere Lamelle der innern (äußern) Kieme  
*an* After  
*as* Atemsiphon  
*by* Byssusdrüse  
*bya* Ausführungsgang der Byssusdrüse  
*bz* Blutkörperchen  
*c'* dorsales Cölomsäckchen  
*c''* ventrales Cölomsäckchen  
*ca* Kopfarterie (Arteria cephalica)  
*eg* Cerebralganglion  
*d. isl. äk* dorsale Insertionslinie der äußern Kieme  
*dgl. äk* dorsale Begrenzungslinie der äußern Kieme  
*ed* Enddarm  
*es* Aftersiphon  
*ex* Eckzelle  
*fib. s* fibrilläre Substanz der interfilamentären Verbindungen  
*f* Flimmern (*f* in Fig. 20, Taf. 7 = Filament)  
*ff* Flimmerbürste  
*f<sub>0</sub>* Grenzfilament der innern Kieme  
*f<sub>1, 2, 3, n</sub>* Filamente der innern Kieme  
*f'<sub>1, 2, 3, n</sub>* Filamente der äußern Kieme  
*fu* Fuß  
*gg* Geschlechtsausführungsgang  
*gz* Genitalzellen  
*h* Herz  
*hpbr* Hypobranchialraum  
*hr* hinterer Retraktormuskel  
*hs* hinterer Schließmuskel  
*hx* Höhenzelle  
*il. ik (äk)* innere Lamelle der innern (äußern) Kieme  
*issp. il. ik* Intersegmentarspalt (Interfilamentarspalt) der innern Lamelle der innern Kieme

- issp. ül. ik* Intersegmentarspalt (Interfilamentarspalt) der äußern Lamelle der innern Kieme  
*issp. il. ük* Intersegmentarspalt (Interfilamentarspalt) der innern Lamelle der äußern Kieme  
*issp. ül. ük* Intersegmentarspalt (Interfilamentarspalt) der äußern Lamelle der äußern Kieme  
*isspk. il. ik* Kuppen, in welchen die Intersegmentarspalten der innern Lamelle der innern Kieme endigen  
*isspk. ül. ik* Kuppen, in welchen die Intersegmentarspalten der äußern Lamelle der innern Kieme endigen  
*isspk. il. ük* Kuppen, in welchen die Intersegmentarspalten der innern Lamelle der äußern Kieme endigen  
*isspk. ül. ük* Kuppen, in welchen die Intersegmentarspalten der äußern Lamelle der äußern Kieme endigen  
*isv* Interfilamentarverbindung (Intersegmentarverbindung)  
*kf* Kiemenfalte  
*l* Ligament  
*ls* Lebersäckchen  
*ma* Magen  
*mbr* marginale Filamentbrücke  
*md* Mund  
*me* Mesenchymzelle  
*mf* Mantelfalte  
*m'* äußerer Mundlappen  
*m''* innerer Mundlappen  
*mvr* Rinne zwischen der Visceralmasse des Körpers und der Mantelfalte  
*n* Niere  
*ng* Nierenausführungsgang  
*nr* Nerv  
*ol* Oberlippe  
*ote* Otocyste  
*p* Pericard  
*p'* dorsaler Pericardteil  
*p''* ventraler Pericardteil  
*da* Fußarterie (Arteria pedalis)  
*pao* hintere Aorta  
*dg* Pedalganglion  
*dng* Pericardialnierengang  
*pw* Pericardialwand  
*s* Körperseptum  
*sch* Schale  
*sch:* Schaltzelle  
*sd* Schalendrüse  
*sh* Schalenhäutchen (Periostracum)  
*subs. gew* subfilamentares (subsegmentares) Gewebe  
*sx* Seitenzelle  
*st* Stützgerüst  
*ul* Unterlippe

- v* Velum  
*va* Visceralarterie (Arteria visceralis)  
*vd* Vorderdarm  
*vg* Visceralganglion  
*vh* Vorhof  
*v. isl. äk* ventrale Insertionslinie der äußern Kieme  
*vr* vorderer Retraktormuskel  
*vs* vorderer Schließmuskel

Sämtliche Figuren wurden mit dem Zeichenprisma entworfen mit Hilfe LEITZ'scher Objektive und Okulare.

#### Tafel 4.

##### a) *Cyclus*.

Fig. 1a—c. Transversale Schnitte durch ein Stadium mit noch undifferenzierter Kiemenanlage (*kl* in Fig. 1a, *kf* in Fig. 1b u. c) an der ventralen Seite des Mantelwulstes *mf*. Das geschnittene Stadium ist wenig jünger als das in Textfig. E (S. 192) dargestellte. Die Lage der Schnitte ist in Textfig. E durch die Linien *I*, *II*, *III* bezeichnet. 255 : 1.

Fig. 2. Transversaler Schnitt durch ein wenig älteres Stadium mit Flimmerlinien (*f*) auf Kieme (*kf*) und Fuß (*fu*). 255 : 1.

Fig. 3. Transversaler Schnitt durch einen Embryo auf dem Stadium der Textfig. F (S. 196), zeigt die Konkreszenz (*ff*) zwischen Kieme (*kf*) und Fuß (*fu*). 255 : 1.

Fig. 4a—e. Longitudinale Schnitte durch ein Stadium der Textfig. G (S. 198). Die Lage der Schnitte ist in letzterer durch die Linien *I*, *II*, *III*, *IV*, *V* markiert. Fig. 4a—e geben über die Durchfensterung der Kiemenfalte (*kf*) Aufschluß. 180 : 1.

Fig. 5. Teil eines longitudinalen, zu den Filamenten senkrecht stehenden Schnittes durch einen Embryo auf dem Stadium der Textfig. I<sub>1</sub> (S. 201). 460 : 1.

#### Tafel 5.

Fig. 6. Teil eines longitudinalen Schnittes durch ein Stadium der Textfig. I<sub>1</sub> (S. 201). Es ist die dorsal vom Velum liegende, vorgewölbte, mit einer Flimmerlinie (*f*) versehene Körperregion angeschnitten. 350 : 1.

Fig. 7a, b. Longitudinale, etwas schräg zur Medianlinie geführte Schnitte durch ein Stadium zwischen den Stadien der Textfiguren H<sub>1</sub> (S. 200) und I<sub>1</sub> zeigen den Fortschritt in der Durchfensterung der Kiemenfalte gegenüber Fig. 4a—e. 180 : 1.

Fig. 8. Teil eines sagittalen Schnittes durch ein Stadium der Textfig. K (S. 208). 3 Filamente sind oberflächlich angeschnitten, *sz* Seitenzellen, *hz* Höhengzellen, *ez* Eckzellen. 350 : 1.

Fig. 9. Longitudinaler, zu den Filamenten senkrecht geführter Schnitt durch den obern Teil der innern Kieme eines Embryos aus dem Stadium der Textfig. L (S. 209). Das subfilamentäre Gewebe (*subs. gew*) beginnt sich zu verdünnen. 460 : 1.

Fig. 10. Longitudinaler, zu den Filamenten senkrecht geführter Schnitt in gleicher Höhe wie in Fig. 9 durch die innere Kieme eines Embryos aus dem Stadium der Textfig. Q (S. 212). Die Segmentköpfechen treten deutlicher hervor, die interfilamentaren Verbindungen *isv* treten auf. 460 : 1.

Fig. 11. Transversaler Schnitt durch eine interfilamentare Verbindung aus dem Stadium der Textfig. M (S. 210) (*isv* aus Fig. N [S. 211] stärker vergrößert). 1000 : 1.

Fig. 12. Longitudinaler, zu den Filamenten senkrecht stehender Schnitt durch die innere Kieme eines jungen postembryonalen Stadiums (in gleicher Höhe wie in Fig. 9 u. 10). Die Höhen- (*h<sub>z</sub>*) und Eckzellen (*ez*) haben Flimmern erhalten. 460 : 1.

## Tafel 6.

Fig. 13. Transversaler Schnitt durch die innere Kieme des Stadiums der Textfig. K (S. 208) (Lage durch die Linie *I* bezeichnet). Die marginale Brücke erhält ein Lumen (*mbr*) und dehnt sich zum Fuße hin nach innen und nach dorsal aus (Anlage der inneren Lamelle der innern Kieme). 255 : 1.

Fig. 14. Ventraler Teil eines transversalen Schnittes durch die innere Kieme des Stadiums der Textfig. M (S. 210) (der umrahmte Teil in Textfig. N [S. 211] stärker vergrößert dargestellt). 300 : 1.

Fig. 15. Ventraler Teil eines Transversalschnittes durch die innere Kieme des Stadiums der Textfig. Q (S. 212) (der ventrale, reflektierte, umrahmte Teil der rechten innern Kieme in Textfig. R [S. 213] stärker vergrößert dargestellt). 255 : 1.

Fig. 16a—c. Longitudinalschnitte durch den ventralen Teil der innern Kieme des Stadiums der Textfig. Q (S. 212) (Differenzierung der innern Lamelle der innern Kieme). Die Filamente der äußern Lamelle verschmelzen mit ihren innern Enden mit dem nach dorsal wachsenden, sekundären Faltenteil (Fig. 16c); die Interfilamentarspalten *issp. il. ik* wachsen den Einkerbungen auf der Innenseite der reflektierten Falte entgegen (Fig. 16b) und es kommt zu Durchbrechungen (Fig. 16a). Näheres siehe Text. 350 : 1.

Fig. 17. Longitudinaler Schnitt durch die innere Kieme eines Embryos gegen Ende der Embryonalzeit in der Höhe des dorsalen Endes der innern Lamelle. Die Intersegmentarspalten *issp. il. ik* endigen in den in dieser Figur angeschnittenen Kuppen *isspk. il. ik*. 350 : 1.

Fig. 18a u. b. Transversale Schnitte durch die Anlage der äußern Kieme (*ik*) des Stadiums in Fig. L (S. 209) (näheres siehe Text). 300 : 1.

Fig. 19. Transversaler Schnitt durch die äußere Kieme des Stadiums der Textfig. M (S. 210) (markiert durch die Linie *VI*). 300 : 1.

## Tafel 7.

Fig. 19a. Transversaler Schnitt durch die äußere Kieme des Stadiums der Textfig. M (S. 210) (markiert durch die Linie VII). 300 : 1.

Fig. 20. Longitudinaler Schnitt durch die Anlage der äußern Kieme auf einem Stadium der Textfig. L (S. 209) (Linie I markiert die Lage). 420 : 1.

Fig. 21. Transversaler Schnitt durch die äußere Kieme gegen Ende der Embryonalzeit; zeigt das ventrale Wachstum der äußern Kieme. 300 : 1.

b) *Anodonta*.

Fig. 22. Querschnitt durch die Filamente  $f_0$  u.  $f_1$  einer jungen post-parasitären 4 Tage freilebenden *Anodonta*. 555 : 1.

c) *Dreissensia*.

Fig. 23. Transversaler Schnitt durch die Filamentbrücke der Kieme eines Stadiums von *Dreissensia polymorpha*, das etwa MEISENHEIMER'S fig. 58 in (45) entspricht. 555 : 1.

Fig. 24a—c. Longitudinalschnitte durch die Kieme einer ältern *Dreissensia polymorpha* vor der Anlage der äußern Kieme. In Fig. 24a ist der ventrale Rand angeschnitten. Fig. 24b liegt etwas höher hinauf; Fig. 24c zeigt den dorsalen Bezirk der innern Lamelle angeschnitten (Näheres siehe Text). 555 : 1.

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über den Bau der Epidermis von Haut und Lippen bei *Schizothorax intermedius* und *Capoeta heratensis*.

Von

Dr. E. Pawlowsky.

(Aus dem zoologischen Laboratorium des Herrn Prof. N. A. CHOLODKOVSKY an der Kais. milit.-mediz. Akademie zu St. Petersburg.)

Mit Tafel 8-10.

Gelegentlich meines Aufenthalts in der Stadt Samarkand in Mittelasien im Sommer 1908 gelang es mir einiges Material über den Bau der Epidermis der Haut wie der Lippen von den Fischen *Schizothorax intermedius*, *Schizothorax intermedius* var. *eurystomus* (Fam. *Cyprinidae*) und *Capoeta heratensis* (Fam. *Cyprinidae*) zu sammeln.

Mein hauptsächlichstes Augenmerk habe ich dem Studium der genannten Formen der Gattung *Schizothorax* zugewandt, indem diese Gattung in systematischer Hinsicht nur sehr ungenügend, in morphologischer hingegen noch gar nicht bekannt geworden ist. Das Studium der Morphologie dieser Formen versprach, abgesehen von dem an und für sich gebotenen Interesse, auch noch eine Aufklärung über die systematische Stellung von *Schizothorax intermedius* und *Schizothorax intermedius* var. *eurystomus* zu geben, welche von L. BERG (1) aus zwei früher als selbständig anerkannten Arten auf den Wert von zwei Formen zurückgeführt worden sind, wobei dieser Autor sogar die Möglichkeit einer Identität beider Formen zuläßt.

Die Fische erhielt ich aus dem Flusse Serafschan und den von ihm gespeisten Bewässerungskanälen. Das zur Untersuchung dienende Material wurde an Ort und Stelle mit Sublimat nebst einem kleinen Zusatz von Essigsäure fixiert und erst später im Laboratorium der Kais. milit.-mediz. Akademie weiter bearbeitet. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen sind in dem vorliegenden Aufsatze niedergelegt.

### 1. Die Epidermis der Körperhaut.

In der Epidermis von *Schizothorax*<sup>1)</sup> finden wir außer indifferenten epidermalen Zellen und Organen der Hautsinne, deren Beschreibung hier nicht beabsichtigt wird, auch noch einzellige Schleimdrüsen, einzellige Eiweißdrüsen (Kolbendrüsen) und Wanderzellen.

Ohne mich bei der Beschreibung der Schleimdrüsen aufzuhalten, welche uns nichts Neues bieten, gehe ich sofort zu den Kolbenzellen über, welche über die gesamte Haut zerstreut liegen. Jene drüsigen Elemente, welche schon seit langen Zeiten die Bezeichnung von „Kolbenzellen“ erhalten haben, sind in der Epidermis der Cypriniden zahlreicher vorhanden als bei den Vertretern anderer Familien der Fische. *Schizothorax* bildet in dieser Hinsicht keine Ausnahme, indem auch bei dieser Gattung eine große Anzahl solcher Zellen vorhanden ist. Es muß hier bemerkt werden, daß die „Kolbenzellen“ nicht bei allen Fischen auch wirklich die ihrem Namen entsprechende Gestalt besitzen, d. h. ein Oval oder eine Kugel mit ausgezogenem Halsteil darstellen. So läßt sich z. B. bei *Anguilla vulgaris* ein Polymorphismus dieser Organe beobachten und zwar von der typischen Gestalt bis zu einer Kugel mit unregelmäßigen Umrissen [MAURER (10), fig. 1, tab. 3]. Eine irreguläre Gestalt besitzen die Kolbenzellen auch bei *Silurus glanis* [OXNER (14), tab. 22, fig. 5 A), *Amiurus nebulosus* (ibid., tab. 22, fig. 4), *Cyprinus carpio* (ibid., tab. 23, fig. 49), *Lota vulgaris* (ibid., tab. 22, fig. 10, 11).

Ein solches Nichtübereinstimmen von Gestalt und Benennung finden wir auch bei *Schizothorax*. Die Kolben besitzen bei dieser Gattung keinen Hals (Fig. 1, 3, 4, 5, Taf. 8) und können vermöge ihrer Plastizität ihre kugelförmige oder ovale Gestalt unter dem Einfluß des Druckes der benachbarten Elemente verändern. So erscheinen sie an denjenigen Stellen, wo die Epidermis von einer Schuppe auf eine andere übergeht, stark in die Länge ausgezogen.

1) Der russische Name für diese Fische ist Marinka, der usbekische Name Schirmai.

Die Größe der Kolben ist verschieden. Während sie am Bauche fast die ganze Dicke der Epidermis erreichen, beträgt ihre Länge an den Seiten des Fischkörpers  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  dieser Dicke (Taf. 8, Fig. 1 u. 9).

Die Kolbenzellen färben sich, gleich allen Eiweißdrüsen, mit sauren Färbemitteln: Eosin, Orange, Pikrinsäure u. a. m.

Wenn nun auch die äußere Gestalt derartiger Eiweißdrüsen, wie wir dies bei *Schizothorax* gesehen haben, nicht immer der Bezeichnung „Kolben“ entspricht, so ist doch ihr Bau für alle unter diesem Namen vereinigten Elemente ein und derselbe. Für solche drüsigen Bildungen ist die Lage des Kernes charakteristisch, indem dieser letztere sich im Zentrum oder in der Achse, niemals aber an der Peripherie der Zelle befindet.<sup>1)</sup>

Die Figg. 1, 2 u. 3 der Taf. 8 zeigen uns die Anordnung des Kernes in den Kolbenzellen von *Schizothorax*.

Der Kern ist von geringer Größe; seine Gestalt ist eine verschiedene, in Abhängigkeit von dem Stadium der Tätigkeit der Zelle, indem der Kern innigen Anteil an dem Secretionsprozesse (s. unten) nimmt.

Nicht selten sind hantelförmig durchschnürte Kerne oder seltner 2 Kerne in einer einzigen Kolbenzelle anzutreffen — wahrscheinlich Stadien der Amitose, welche in den Drüsenzellen der Fische eine recht häufige Erscheinung ist [OXNER (14), tab. 1, fig. 13)].

Der Kern ist von einer gürtelförmigen Körnchenzone umgeben, deren Größe und Gestalt verschieden ist (Fig. 2d sc, Taf. 8); der Körnchengürtel seinerseits ist in der ihn allseitig umschließenden Hauptmasse der Kolbenzelle eingeschlossen, die aus einer feinkörnigen Substanz besteht (Fig. 2d pl, Taf. 8). Über die Bedeutung dieser einzelnen Teile wird man sich klar werden können, indem man die in den tiefen Schichten der Epidermis vor sich gehende Entwicklung der Eiweißdrüse aus einer gewöhnlichen epidermalen Zelle verfolgt. In den entsprechenden Bezirken wird man bei einem jeden Exemplar der Fische Zellen mit vergrößertem Kern und mit dem verdickten Saum eines Protoplasmas finden, welches sich von dem Plasma der benachbarten Zellen durch größere Empfänglichkeit für saure Farben unterscheidet. Unmittelbar um den Kern herum befindet sich ein schmales Feld von größern, von Eisenhämatoxylin

1) In den Kolbenzellen von *Petromyzon* kann man bisweilen an der Peripherie der Zelle liegende Kerne beobachten (MAURER, *ibid.*, fig. 3, 4, tab. 1), allein neben solchen Zellen trifft man auch Kolben mit typisch angeordnetem Kern.

schwarz gefärbten Körnern (Fig. 2a, Taf. 8). Es sind dies Chromatinkörner, die offenbar aus dem Kerne heraustreten und die ersten Spuren des Secrets bilden. Hieraus können wir schließen, daß die großen Körner Secretkörner darstellen, während der übrige Teil der Zelle von differenziertem Protoplasma gebildet wird, welches eine feinkörnige Struktur angenommen hat und von sauren Farben gefärbt wird.

Bei fortschreitender Entwicklung vermehrt sich die Menge der Secretkörner, wobei das Secret noch immer den Charakter einer Chromatinbildung aufweist. Auch das Protoplasma fährt fort zu wachsen, überholt jedoch in seinem Wachstum meist die Masse des sich bildenden Secrets (Fig. 2b, c, d, e, g, Taf. 8). In dem letzten Stadium erhalten wir eine fertige, reife, einzellige, kolbenförmige Eiweißdrüse.

Genau genommen geht aus dem oben angeführten Entwicklungsbild der Drüse die Bedeutung ihrer einzelnen Teile nicht mit voller Deutlichkeit hervor, indem wir für die definitive Feststellung ihrer Rolle zuvor mit dem Secretionsprozesse der Kolbenzellen bekannt werden müssen; diesen Vorgang wollen wir denn nun auch besprechen, nachdem wir zuvor die hierauf bezüglichen Angaben der Autoren rekapituliert haben. Eine Diskussion der alten Frage, ob die Kolbenzelle eine Drüse oder aber eine Nervenendigung darstellt, halte ich für überflüssig, indem diese Frage von den meisten Autoren bereits dahin entschieden worden ist, daß die Kolbenzelle eine Drüse darstellt. Ich will hier nur in Kürze jene Widersprüche berühren, welche in den Beschreibungen der Bestandteile der Kolben einiger Cypriniden seitens der verschiedenen Autoren enthalten sind.

So erblickt MAURER (ibid. p. 66 u. 97, tab. 4, fig. 1a, 1b) in den Kolbenzellen von *Barbus fluviatilis* und *Idus melanotus* das Protoplasma in den Körnern, welche den Kern in Gestalt einer sternförmigen Figur unmittelbar umgeben (entsprechend Fig. 2d *sc*, Taf. 8), während er den übrigen, größern Teil der Zelle als Secret auffaßt.

Einer derartigen Deutung ist von J. NUSBAUM u. W. KULCZYCKI (13) in ganz gerechtfertigter Weise entgegengetreten worden. Die genannten Autoren fanden, daß die den Kern umgebende körnige Substanz bei *Tinca vulgaris* die erste Spur des Secrets darstellt, nicht aber den „plasmatisch bleibenden Teil der Zelle“, wie MAURER dies vermutet hatte. Von dieser körnigen Substanz verlaufen pseudopodiale Fortsätze nach der Peripherie der Zelle, welche an irgendeiner Stelle die Oberfläche dieser letztern erreichen und hier in den intercellulären Zwischenraum ausmünden. Die Excretkörner gelangen durch derartige intercelluläre Spalten nach der Oberfläche der Epidermis.

H. NORDQUIST (11—12) ergänzt die Arbeit von OXNER (14), indem er den Prozeß der Secretion in den Kolbenzellen von *Tinca vulgaris* beschreibt. Die von ihm gegebene Deutung dieses Vorganges stimmt im Prinzip mit den oben mitgeteilten Erklärungen von NUSBAUM u. KULCZYCKI überein, deren Arbeit NORDQUIST unbekannt geblieben war. Die Zeichnungen von NORDQUIST (1 u. 2, p. 526) geben ein deutliches Bild von der Rolle der körnigen Substanz, welche den Kern in den Kolbenzellen umgibt. Diese Substanz ergießt sich durch einen einzigen schmalen Kanal (nicht aber durch die pseudopodialen Fortsätze, wie bei NUSBAUM) in den die Zelle umgebenden Raum.

Meine eigenen Beobachtungen über die Kolbenzellen von *Schizothorax* gestatten es mir zu bestätigen, daß die Secretion in der Tat in der von NORDQUIST angegebenen Weise vor sich geht. Indem man die Kolbenzellen einem genauern Studium unterzieht, wird man solche darunter antreffen können, bei denen die den Kern umgebende körnige Substanz (welche späterhin ihren chromatinähnlichen Charakter einbüßt) durch einen einzigen Kanal in den intercellulären Zwischenraum ausmündet, wie NORDQUIST dies bei *Tinca vulgaris* beschrieben hat (fig. 2f, tab. 1). In dem fernern Verlaufe dieses Prozesses können zweierlei Varianten auftreten. In dem einen Falle tritt der größte Teil der körnigen Substanz oder die gesamte Substanz in den intercellulären Zwischenraum aus, wobei der Kern in der Zelle verbleibt [Fig. 2f u. 5 (rechter Kolben), Taf. 8]. Ein anderer seltner Fall besteht darin, daß gleichzeitig mit den Körnern auch der Kern nach außen austritt [Fig. 4 u. 5 (linker Kolben), Taf. 8]. Der beschriebene Austritt der Körner ist zweifellos ein Secretionsprozeß, wobei er sich in ein und derselben Drüsenzelle mehrere Male nacheinander wiederholen kann. An denjenigen Stellen, wo das von der Zelle ausgeschiedene Secret liegt, weist das Protoplasma der Kolbenzelle an seiner Oberfläche eine mehr oder weniger beträchtliche Vertiefung auf, welche eine Spur des nachträglich wieder verschlossenen Kanals darstellt, längs welchem die Secretkörner nach außen geströmt sind (Fig. 3a, b, Taf. 8). In einzelnen Zellen finden sich zwei bis drei solcher Eindrücke von verschiedener Größe, bald noch mit Secretkörnern erfüllt, bald bereits von diesen befreit (siehe die gleiche Zeichnung). Offenbar hatte ein und dieselbe Kolbenzelle mehrere Male Secret abgesondert, nach jeder Secretion eine entsprechende Vertiefung zurücklassend.

In solchen Fällen haben wir es in der Kolbenzelle mit einer

Drüse zu tun, welche zu dem Typus der dadurch charakterisierten merocrinen Drüsen gehört, daß auf die Zerstörung eines Teiles der Zelle während der Secretion deren Regeneration erfolgt, hierauf wiederum eine Secretion usw., eine unbestimmte Zeit hindurch, bis die Zelle vollständig abgenutzt ist und zugrunde geht.

Die Zellen, in denen mit dem Secret auch der Kern austritt, gehören natürlich dem holocrinen Typus an, indem unmittelbar nach dem Austritt des Kernes der unvermeidliche Untergang der Zelle eintritt.

Die Kolbenzellen nehmen aber auch in anderer Weise an der Secretion teil. Für gewöhnlich erreicht jede Drüsenzelle die Oberfläche der Epidermis und endet hier ihre Existenz, allein dies erfolgt nicht auf die gleiche Weise. Am häufigsten werden die an die Oberfläche der Haut grenzenden Zellen gleichsam von dieser abgerieben, wobei dieses „Abreiben“ wegen der Zähigkeit des Protoplasmas der Drüsenzelle ziemlich lange Zeit hindurch andauert. Während dieses Vorganges geht eine allmähliche Verringerung des Umfangs der Zelle vor sich, welche immer flacher wird (Fig. 6, 7a, b, *kb*, Taf. 8); endlich bleiben von den Kolbenzellen nur noch Spuren ihres Körpers zurück, in Gestalt kleiner Protoplasmanmassen, welche noch mit Eosin, Orange und anderen Farben färbbar sind.

In denjenigen seltneren Fällen, wo die Secretion rasch und energisch vor sich geht, wird der Inhalt der Kolbenzelle auf einmal aus demselben an die Oberfläche der Epidermis ausgestoßen, wie dies auf der Fig. 7c der Taf. 8 abgebildet ist. In den Bezirken der ziemlich niederen Epidermis üben die Kolbenzellen bei ihrem Wachstum einen gegenseitigen Druck aufeinander aus und verschmelzen nicht selten zu mehreren miteinander, wobei die eine in die Höhlung der andern mündet (Fig. 12, Taf. 8) und der Inhalt der Zellen durch die der Oberfläche zunächst liegende Zelle auf die Epidermis ergossen wird.

In einigen Zellen endlich erfolgt eine Abnahme der Dichtigkeit der Protoplasmakörner der Kolbenzelle sowie ein Zerfall des Kernes, ein Vorgang, welcher möglicherweise für das Alter einer solchen Zelle Zeugnis ablegt.

Die oben aufgezählten Arten der Secretion verleihen den Kolben den Charakter von holocrinen Drüsen.

Indem wir uns das Leben einer Eiweiß-Drüsenzelle auf Grund des oben Dargelegten vorstellen, sehen wir, daß dieselbe die erste Zeit über ihr Secret wiederholt, mehrere Male nacheinander ausscheidet, worauf sie ganz aus dem Bestande der Epidermis austritt.

Indem ich die Kolbenzellen von *Schizothorax* untersuchte, beobachtete ich noch eine weitere interessante Erscheinung, zu deren Beschreibung ich etwas weiter ausholen muß.

Schon 1885 hatte LIST (9) in dem Epithel der Barteln der Oberlippe sowie in der Epidermis von *Cobitis fossilis* Wanderzellen gefunden, welche, zwischen den einzelnen Elementen des Epithels herumirrend, niemals in diese letztern eindringen. Diese Beobachtung wurde von andern Autoren bestätigt, so von MAURER (ibid., p. 106, 114, 119, 120), C. KWIETNIEWSKI (7, p. 110, 111) u. a. m. Eine große Anzahl solcher wandernder Zellen findet sich auch bei *Schizothorax*. Es sind deren bisweilen so viele, daß die Epithelzellen ganz durch sie verdeckt werden, wodurch das gewohnte Aussehen der Epidermis eine Veränderung erleidet (Fig. 10, Taf. 8); indem die Zellen der Epidermis eine sternförmige Gestalt annehmen, anastomosieren sie untereinander mittels ihrer langen Fortsätze (den Überresten veränderter Zellbrücken), wobei die Lymphocyten in den von diesen Fortsätzen gebildeten Maschen herumwandern (Fig. 8, 12 *st. lim*; Taf. 8). Ein derartiges Epithel mit sternförmigen Zellen, wie es bisweilen auch ohne den Einfluß von Wanderzellen auftritt, wurde denn auch von KOPPEN (5), STUDNICKA (19) beschrieben und von mir bei *Scorpaena porcus* (16) beobachtet. Ich möchte bei dieser Gelegenheit auf die von mir beobachtete Erscheinung hinweisen, daß die Zellen einer solchen Epidermis, ungeachtet der Veränderung ihres äußern Aussehens, dennoch die Fähigkeit bewahren sich in Drüsen zu verwandeln, wie dies durch die Fig. 8, Taf. 8 bestätigt wird.

Die Wanderzellen dringen auf ihren Wanderungen zwischen den Epidermiselementen in die Kolbenzellen ein, und zwar sowohl in die in der Entwicklung begriffenen (Fig. 10 links, Taf. 8) als auch in die völlig entwickelten (Fig. 10 *kb*, 9 *kb*, Taf. 8). Man kann Schritt für Schritt das Versinken des Lymphocyten in der Kolbenzelle verfolgen, in deren Protoplasma um die fremde Zelle herum die Körner weniger dicht angeordnet sind. Auf die eine Zelle folgt eine andere, hierauf eine dritte und so fort bis zu mehreren Dutzenden, bis endlich die ganze Kolbenzelle nicht selten dicht mit Lymphocyten angefüllt ist, in deren spaltförmigen Zwischenräumen Reste ihres Protoplasmas zu bemerken sind (Fig. 10 *kb*, 9 *kb*, Taf. 8).

Es ist von Interesse, daß eine solche beladene Kolbenzelle nicht die Fähigkeit einbüßt, ihr Secret auszusecheiden; sie kann die Oberfläche der Epidermis erreichen und sich auf diese letztere ergießen,

wobei die in sie eingedrungenen Lymphocyten mit hinausgeschwemmt werden (Fig. 11 *kb*, Taf. 8).

Sind nur wenige Wanderzellen in der Kolbenzelle enthalten, so ist deren Kern leicht zu beobachten, welcher sich durch seine bedeutendere Größe, seine verschiedenartige Gestalt, die Verteilung des Chromatins in seinem Innern, endlich durch den ihn umgebenden Gürtel von Körnern von den kleinern und kompaktern Kernen der Lymphocyten unterscheidet. Der Kern der Drüsenzelle bleibt unverändert, oder er unterliegt dem Prozeß der Caryorhexis, d. h. er zerfällt in große Körner, die sich wiederum in kleinere Körner zerteilen und endlich gänzlich verschwinden [Fig. 9 (linker Kolben), Taf. 8].

Ein solches Eindringen der Lymphocyten in die Kolbenzellen scheint mir ein ganz normaler Prozeß zu sein, indem diese Erscheinung bei vielen Exemplaren von *Schizothorax* beobachtet werden konnte. Was die Bedeutung des Vorganges für den Organismus betrifft, so kann ich mich hierüber nicht in bestimmter Weise aussprechen. Es ist wohl kaum anzunehmen, daß die Wanderzellen die Kolbenzellen gänzlich zerstören (in Schleimdrüsen fehlen sie), da in diesem Falle die Kolbenzelle sich nicht auf die Oberfläche der Epidermis entleeren und damit ihre Bestimmung erfüllen könnte.

Vielleicht erleichtert das Eindringen der Lymphocyten in die Kolbenzellen den erstern den Austritt aus dem Organismus, allein was kann in diesem Falle der Zweck des Austrittes sein? MAURER (ibid., p. 119—120) erklärt das Hervortreten der Lymphocyten an die Oberfläche der Epidermis durch Excretion. Diesem Ausstoßungsprozeß der Lymphocyten kommt wahrscheinlich die gleiche Bedeutung zu wie der Ausstoßung der Lymphocyten an die Oberfläche des Epithels an den Stellen, wo sich bei dem Menschen adenoides Gewebe in der Mundhöhle ansammelt (STÖHR). Oder aber verändern vielleicht die Wanderzellen bei ihrem Eintritt in die Kolbenzellen den physiologischen Charakter ihres Secrets? Eine derartige Vermutung kann indessen wohl kaum die Erklärung einer Erscheinung bedeuten.

Wir wollen nunmehr alle Ergebnisse, zu denen wir bei dem Studium der Kolbenzellen von *Schizothorax* gelangt sind, in ihren allgemeinen Zügen zusammenfassen.

Wie bereits oben bemerkt worden ist, kann man in dem Leben der einzelligen Eiweißdrüsen zwei Perioden unterscheiden, und zwar:

A. Die merocrine Periode.

1. Die Zelle scheidet wiederholt (mehrere Male) Secret in die intercellulären Spalten aus (Fig. 2f, 3a, b, Taf. 8).

## B. Die holocrine Periode.

2. Die Zelle scheidet Secretkörner aus, mit denen auch der Kern die Zelle verläßt [Fig. 5 (linker Kolben) u. 4, Taf. 8].
3. Die Zelle mündet an der Oberfläche der Epidermis aus und wird hier
  - a) langsam von derselben „abgerieben“ (Fig. 6, 7a, b *kb*, Taf. 8),
  - b) rasch geleert (Fig. 7c, Taf. 8).
4. Das Protoplasma der Zelle wird weniger dicht gekörnelt, und ihr Kern zerfällt (Alter?).
5. Die Zelle wird von wandernden Elementen angegriffen und mündet an der Oberfläche der Epidermis aus, wobei der in ihr enthaltene Kern
  - a) sich nicht stark verändert (Fig. 10 *kb*, Taf. 8),
  - b) der Caryorhexis unterliegt (Fig. 7b, 9, Taf. 8).

Wir wissen demnach, daß in den Kolbenzellen eine ganze Reihe verschiedener Arten von Secretion vor sich geht, abgesehen von dem bisweilen auftretenden ungleichen Verhalten ihres Protoplasmas den sauren Farben gegenüber; so werden auf ein und demselben Schnitte die einen Kolbenzellen mit Eosin und Säurefuchsin stark, die andern schwächer gefärbt.

Von großem Interesse wäre die Beantwortung der Frage, ob die Eigenschaften des Secrets der Kolbenzellen, welches von letztern in der oben beschriebenen verschiedenen Art und Weise ausgeschieden werden, in physiologischer Beziehung gleichbedeutend ist. Ist das Secret nicht gleichbedeutend, so fragt es sich, auf welche Reize oder Einwirkungen des umgebenden Mediums diese oder jene Art der Secretion reagiert. Leider läßt sich eine derartige Frage auf keine Art und Weise beantworten.

Nachdem ich die Beschreibung der Kolbenzellen von *Schizothorax* hiermit beendet habe, möchte ich nachstehendes kombiniertes Schema derjenigen Typen der Epidermis und ihrer Drüsen aufstellen, welche bei den Fischen angetroffen werden. Diese Typen wurden von verschiedenen Autoren beschrieben und sind auch von mir beobachtet worden.

Die Epidermis der Fische ist nach folgenden Typen gebaut (Fig. 30, Taf. 9).

Typus 1 (Fig. 30, *T. I*, Taf. 9). Gewöhnliche, am häufigsten vorkommende Epidermis, bestehend aus mehreren durch protoplasmatische Brücken miteinander verbundenen Zellschichten. Die tiefste

Schicht besteht aus cylindrischen Zellen (*bas*), die mittlern Schichten aus polygonalen, die oberste Schicht aus abgeflachten, mit einer dünnen Cuticula bedeckten Zelle (*oz*).

Typus 2 (Fig. 30 *T. II*, Taf. 9). Das Epithel besteht aus zwei Abschnitten — einem tiefen, nach dem oben geschilderten Typus gebauten Abschnitt (dem *stratum plasmaticum*) und einem oberflächlichen, dessen sämtliche Zellen sich in Schleimdrüsen verwandelt haben (dem *stratum mucosum*). Eine derartige Epidermis wurde von MAURER bei *Bdellostoma* (*ibid.*, tab. 1, fig. 1) und *Myxine glutinosa* (*ibid.*, tab. 1, Fig. 2) beschrieben.

Typus 3 (Fig. 30 *T. III*, Taf. 9). Epidermis mit sternförmigen, durch verhältnismäßig zahlreiche verdickte protoplasmatische Brücken miteinander verbundenen Zellen (Epithelien mit netzförmigen oder sternförmigen Zellen [KOPPEN, *ibid.*], bei *Spinax niger*, PAWLOWSKY [*ibid.*] bei *Scorpaena porcus*).

Typus 4 (Fig. 30 *T. IV*, Taf. 9). Epithel vom 1. und 3. Typus, infiltriert mit Wanderzellen (*lim*) bis zum völligen Unsichtbarwerden seines wahren Baues, so z. B. in der Nähe der Lippen von *Schizothorax* (siehe unten), an der Übergangsstelle der Epidermis von der untern Fläche einer Schuppe auf eine andere bei *Cyprinus carpio* (MAURER *ibid.*, p. 106).

Typus 5 (Fig. 30 *T. V*, Taf. 9). Epithel vom 1. Typus, dessen oberflächliche Schichten verhornen, wobei der Kern entweder an der Bildung der Schleimtropfen Anteil nimmt (MAURER *ibid.*, tab. 2, fig. 3, p. 42, 47, 48) (bei dem Neunauge in der Epidermis der Schwanzseiten) oder aber sich nicht wesentlich verändert (Derselbe, *ibid.*, tab. 1, fig. 10, p. 43) (Neunauge, ventraler Schwanzrand). Auf meinem Schema ist der letztere Fall abgebildet.

Die einzelligen epidermalen Drüsen der Fische können entsprechend den Eigenschaften ihres Secrets und seinem Verhalten Farbstoffen gegenüber in 2 Gruppen eingeteilt werden. Die mit sauren Farbstoffen (Eosin, Orange, Pikvinsäure, Fuchsin u. a. m.) färbbaren Drüsen gehören zu den Eiweiß- oder serösen Drüsen (seröse Drüsenzellen, *cellulae albuminoidae acidophilae*), während die Drüsen, welche sich mit Hämatoxylin blau, mit Mucikarmin, Mucihämatein und Tionin lila färben etc. Schleimdrüsen darstellen (Schleimzellen, *cellulae muciparae*). Eine solche Klassifizierung wurde von KWIETNIEWSKI (*ibid.*, p. 100—110) sowie von KULCZYCKI u. NUSBAUM (6, 13) in die Literatur eingeführt.

Eine jede dieser Gruppen von Drüsen zerfällt wiederum in kleinere Gruppen.

Die Schleimdrüsen können von zweierlei Art sein.

1. Der gewöhnliche Typus der Drüsen, in Gestalt eines Bechers oder Sackes mit peripher angeordnetem Protoplasma und Kern (Fig. 30 *Schz*<sub>1-2</sub>, Taf. 9; Fig. 1 u. 8, Taf. 8) (Becherzellen, *cellulae calyciformes*). Anzutreffen z. B. bei nachstehenden Fischen: *Rhina squatina*, *Torpedo ocellata*, *Raja clavata*, *Barbus fluviatilis*, *Anguilla vulgaris*, *Schizothorax intermedius*, *Trachinus draco* und vielen andern.

2. Außer den becherförmigen Zellen treten die Schleimdrüsen auch noch in Gestalt kugelförmiger oder ovaler Zellen auf, mit zentral gelegenem Kern und um diesen herum gelagertem Protoplasma, in dessen Maschen Schleimtröpfchen liegen. Diese Art von Zellen bezeichnet LIST (9) als LEYDIG'sche Zellen, RETZIUS (18) dagegen als Blasen Zellen. Beschrieben wurden dieselben bei *Bdellostoma* (MAURER, *ibid.*, fig. 1β, tab. 2) und bei *Myxine* (MAURER, *ibid.*, tab. 1, fig. 2a—f; RETZIUS, *ibid.*, tab. 8, fig. 1) (Fig. 30 *schb*<sub>1-2</sub>, Taf. 9).

Auch die Eiweißdrüsen können einen verschiedenen Bauplan aufweisen.

1. Bei vielen Fischen aus der Familie der Cypriniden sowie bei einigen andern gehören die Eiweißdrüsen zu dem Typus der Kolbenzellen. Letztere sind dadurch ausgezeichnet, daß ihr Kern im Innern der Zelle, nicht aber an ihrer Peripherie gelegen ist; der Kern ist entweder allseitig (so z. B. bei *Schizothorax*, *Barbus fluviatilis*, *Idus melanotus*, *Tinca vulgaris* und viele andere) (*SKZ*<sub>1</sub>, *SKZ*<sub>3</sub> Fig. 30, Taf. 9) oder aber von einer Seite von Secret umgeben, wobei das letztere in diesem Falle in einer dem Kern anliegenden Vacuole enthalten ist (*Anguilla vulgaris*) (Fig. 30 *SKZ*<sub>2</sub>, Taf. 2).

2. Der letzte Typus der Eiweißdrüsen entspricht den becherförmigen Schleimdrüsen. Das Protoplasma bildet einen verschieden gestalteten Sack, in dessen Wandung der Kern gelegen ist, während die Höhlung nicht von einem schleimigen Secret, wie in den becherförmigen Zellen, sondern von Eiweißsecret erfüllt ist; letzteres kann entweder homogen oder körnig sein (Fig. 30 *SSZ*<sub>1</sub>, *SSZ*<sub>2</sub>, Taf. 9). Solche „sackförmige seröse Drüsenzellen“ sind bei mehreren Fischen gefunden worden, so z. B. bei *Acanthias vulgaris* und *Spinax niger* (KWIETNIEWSKI, *ibid.*, tab. 2, fig. 3, 7, 8), *Fierasfer* CUV. [BYKOWSKI,

NUSBAUM (2) p. 170, fig. 1), *Lepadogaster* [STUDNIČKA (20)], *Trachinus draco* [PAWLOWSKY (15) fig. 1—4], *Callichthys punctatus* und *Plecostomus commersoni* [RAUTHER (17) fig. 2, 3 u. 5].

Indem RAUTHER in seiner Arbeit vom Jahre 1907 (17) Drüsen des letztgenannten Typus unter dem Namen „Körnerdrüsen“ bei *Plecostomus commersoni* und *Callichthys punctatus* (*Siluridae*) beschrieb, nahm er irrtümlicherweise an, solche Gebilde seien in der einschlägigen Literatur unbekannt, während dieselben doch schon im Jahre 1905 von KWIETNIEWSKI bei den Selachiern (*ibid.*, 7), von BYKOWSKI u. NUSBAUM bei *Fierasfer* (2) entdeckt und im Jahre 1906 von STUDNIČKA beobachtet worden waren. Leider hat RAUTHER weder die Entwicklung der Körnerdrüsen noch diejenige der LEYDIG'schen Zellen (wie er die Kolbenzellen nennt) verfolgen können. Dieser Umstand verdient Beachtung, indem gewöhnlich in jedem beliebigen Exemplar von Fischen verschiedene Entwicklungsstadien seiner Drüsen anzutreffen sind; Ausnahmen hiervon sind, soweit mir bekannt ist, recht selten.

RAUTHER, welcher 3 Exemplare von *Plecostomus commersoni* von 7, 2,2 und 3,5 cm Länge untersuchte, fand bei diesen Stadien folgende Unterschiede. Das erste Exemplar besaß becherförmige (Schleim-) Drüsen und Körnerdrüsen, während Kolbenzellen fehlten; bei dem zweiten und dritten Exemplar war das umgekehrte Verhalten zu beobachten: in der Haut fanden sich LEYDIG'sche Drüsen (-Kolbenzellen; bei dem Exemplar von 2,2 cm Länge mündeten die Kolbenzellen mit dem schmalen halbformigen Ende an der Oberfläche der Epidermis), während Körnerdrüsen fehlten. Angesichts dieser Verschiedenheit in dem Auftreten der Drüsen vermutet RAUTHER, daß „hier im Jugendzustande die entstehenden Drüsenzellen die Form von LEYDIG'schen Zellen annehmen, während die spätern Generationen derselben sich zu Körnerdrüsen ausbilden“ (*ibid.*, p. 93).

Der Autor der eben besprochenen Arbeit gibt selbst zu, daß seine Untersuchungen zur Bekräftigung einer solchen Schlußfolgerung nicht ausreichen, indem er die Entwicklung der Drüsen sowie den Übergang dieser letztern aus einer Form in die andere nicht selbst beobachtet hat.

Das Studium von Fischen, bei denen statt der Kolbenzellen nur becherförmige Eiweißdrüsen (homogene oder körnige) anzutreffen sind, welche sich unmittelbar aus Epidermiszellen entwickeln [*Trachinus draco* E. PAWLOWSKY, *Lepadogaster* STUDNIČKA (20)] weist mit großer Wahrscheinlichkeit auf die völlige Selbständigkeit

und Unabhängigkeit des Typus der Becherdrüsen von demjenigen der Kolbenzellen hin, weshalb ich denn auch in dem oben mitgeteilten Schema eine solche Abgrenzung dieser Drüsen beibehalten habe.

## 2. Die Lippen.

Außer der Hautepidermis habe ich auch den Bau der Lippen von *Schizothorax* untersucht, wobei ich mein Augenmerk hauptsächlich auf die Verhornung der Unterlippe von *Schizothorax intermedius* var. *eurystomus* KESSLER richtete (Fig. 31c u. 34, Taf. 10). Auf Grund des Vorhandenseins oder Fehlens einer Hornscheide unterscheidet L. BERG (bei Übereinstimmung aller übrigen Merkmale) zwei Formen: *Schizothorax intermedius* M. CLELLAND (DAY), wo die Unterlippe keine schneidende Hornscheide besitzt, sondern mit einer leicht abfallenden Hornmembran bedeckt ist, und *Schizothorax intermedius* var. *eurystomus* KESSLER mit zugespitzter horniger Unterlippe (ibid., p. 76). Bei der Beschreibung dieses letztern Fisches macht der erwähnte Autor die nachstehende Bemerkung. „Ich zweifle nicht daran, dass diese Arten identisch sind und dass *Sch. eurystomus* als ein Synonym von *Sch. intermedius* betrachtet werden muß. Ich behalte jedoch ersteren einstweilen als eine besondere Abart bei, da mir die Ursache unbekannt ist, woher bei einigen Exemplaren eine Hornscheide an der Unterlippe auftritt. . . . Es fällt oft schwer ein gegebenes Exemplar auf diese oder jene Abart zu beziehen, weil die Hornscheide bei demselben schwach entwickelt und der Rand des Kiefers wenig zugespitzt erscheint. Ausserdem findet sich an dem Oberkiefer von *Sch. intermedius* häufig eine hornige Membran. Dieser Umstand trägt zur Bestätigung der Ansicht von der Identität beider Formen bei“ (op. cit., p. 81).

Eine Hornscheide tritt sporadisch auch bei *Sch. poelzami* und *Sch. pseudoaksaiensis* auf (ibid.). Allein bei gewissen Cypriniden tritt eine solche Verhornung der Unterlippe ständig auf und bildet ein charakteristisches Merkmal für die betreffende Art, so z. B. bei *Capoeta heratensis*, *Chondrostoma*, *Sarcocheilichthys*, *Onychodon*, *Ptychobarbus oschanini*.

Ich habe mehrere Dutzend Lippen von *Schizothorax* untersucht und habe unter denselben eine Reihe von Übergangsformen gefunden, welche die von L. BERG aufgestellten Unterarten miteinander verbinden.

Die typischen Unterarten wie auch die zwischen ihnen bestehenden Übergangsformen wurden von mir Herrn Dr. L. BERG

vorgelegt, welcher deren Untersuchung in liebenswürdigster Weise unternahm und feststellte, daß keinerlei Unterschiede zwischen den vorgelegten Stücken bestanden, mit Ausnahme des Grades der Verhornung der Unterlippe.

Ich beabsichtigte nunmehr, durch die mikroskopische Untersuchung meines Materials die Identität der genannten Unterarten zu bestätigen und gleichzeitig die Verhornung selbst genauer zu untersuchen, welche auch in morphologischer Hinsicht ein gewisses Interesse bietet.

Der Unterkiefer von *Schizothorax* weist nachstehenden Bau auf. Sein Skelet wird durch eine Knochenplatte gebildet (Fig. 17, 22 *kn*, Taf. 9), an deren vorderm Teile eine Menge fasrigen Knorpels dicht anliegt (Fig. 22 *kry*; Taf. 9), welcher der Lippe ihre äußere Gestaltung verleiht; die Fasern dieses Knorpels gehen in das Perichondrium und das Corium über; letzteres ist von der Epidermis bedeckt, welche die Epidermis aller übrigen Körperbezirke an Dicke übertrifft. Das Corium dringt entweder in Gestalt starker zitzenförmiger Vorsprünge in die Epidermis ein (Fig. 18, 21 *bg*, Taf. 9) oder aber in Gestalt schmaler Stränge, welche die Masse der Epidermis durchsetzen und mit den Zellen der Hautsinnesorgane in Verbindung treten.

Wir wollen zunächst den Unterkiefer der typischen Form von *Schizothorax intermedius* betrachten (Fig. 31a u. 32, Taf. 10). Die Epidermis der äußern Oberfläche des Kiefers enthält in dessen hinterm Abschnitte eine große Anzahl von Schleimdrüsen, während Kolbenzellen hier fehlen; je näher dem Rande der Lippe, desto mehr nehmen die Schleimdrüsen an Zahl ab, wobei die Epidermis schließlich nur noch von indifferenten Zellen gebildet wird. In der äußern Oberfläche der Lippe sind in der Epidermis stets Ansammlungen von Wanderzellen zu beobachten, welche bald die gesamte Masse der Epidermis diffus infiltrieren, bald gruppenweise in deren tiefen Schichten angeordnet sind. Gegen den Lippenrand hin nimmt die Zahl der Wanderzellen ab, während die Epidermiszellen an Umfang zunehmen; ihr dichtkörniges Protoplasma ist massiv, und sie sind durch deutlich ausgesprochene intercelluläre Brücken untereinander verbunden. Am Rande der Lippe, namentlich aber in dem vordern Abschnitt ihrer Innenfläche, kann man folgende Schichten der Epidermis unterscheiden.

1. Eine tiefere Schicht, welche die Fortsetzung des basalen Cylinderepithels der benachbarten Hautbezirke bildet. Diese Schicht

wird von zwei bis drei unregelmäßigen Reihen runder Zellen mit ebensolchen Kernen gebildet, welche letztere dicht aneinander liegen und die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen verdecken.

2. Mittlere Schichten polygonaler großer Zellen mit rundem chromatinarmen Kern und intercellulären Brücken (Fig. 25. Taf. 9), in deren Zwischenräumen oft recht beträchtlich in die Länge gezogene Lymphocyten herumwandern.

3. Auf diesen Zellen, meist ohne irgendwelche Übergangsformen, liegt der oberflächliche Teil der Epidermis, welcher aus 3—4 Reihen verhornter, sich einigen Farbstoffen gegenüber in besonderer Weise verhaltender Zellen besteht<sup>1)</sup> (Fig. 15. 16. violetter Saum, Taf. 9).

Der hintere Teil der innern Lippenoberfläche geht in den Boden der Mundhöhle über, deren Schleimhaut sehr faltig und reich an Sinnes(Geschmacks?)-Organen ist; letztere liegen sowohl auf dem Gipfel der Falten wie auch zu deren Seiten. Von neuem treten große Mengen von Lymphocyten auf, während die Oberflächenschicht des Epithels von einer ununterbrochenen Reihe einzelliger Schleimdrüsen bedeckt ist, welche offenbar an der Verdauung beteiligt sind.

Wir wollen nunmehr die Einzelheiten des Baues desjenigen Bezirkes der Lippe besprechen, wo sich verhornte Zellen finden.

Die Kerne der tiefen Schicht von Epithelzellen sind rund, wodurch sich diese letztern von dem basalen Cylinderepithel der benachbarten Bezirke unterscheiden, dessen Kerne in die Länge gestreckt sind. Das Chromatin ist in Gestalt eines Netzes angeordnet,

1) Die Lippen bearbeitete ich nach folgenden Methoden. Die Lippen wurden in Celloidin eingebettet und in diesem durch 5% HNO<sub>3</sub> entkalkt, mit nachfolgendem Auswaschen mit 5% Alaunlösung und Wasser. Die Schnitte wurden auf verschiedene Weise gefärbt (LEE u. MAYER, Grundzüge der mikroskop. Technik, 1901, p. 336, Horn.): zuerst mit Boraxkarmin, sodann nach GRAM mit Methylviolett. Die Hornsubstanz färbte sich intensiv violett, die übrigen Gewebe mit Karmin (die Schleimdrüsen färbten sich ebenfalls nach GRAM). Ein nicht weniger scharfes Bild ergab sich bei der Färbung mit Safranin und Lichtgrün. Die Hornsubstanz färbte sich dabei diffus grellrot, die übrigen Elemente, mit Ausnahme der Kerne, nahmen vom Lichtgrün eine grüne Färbung an. Das polychrome Methylenblau von UNNA färbt die Hornsubstanz dunkelblau. Bei genügendem Auswaschen mit Wasser nach der Färbung mit WEIGERT'schem Eisenhämatoxylin und VAN GIESON'scher Mischung blieben nur die verhornten Elemente gelb gefärbt. Bei der letztern Färbemethode erfuhren die intercellulären Zwischenräume derjenigen Hornbezirke eine Rotfärbung, in denen die Zellen noch nicht zu einer kompakten Masse verschmolzen waren.

wenn in der Zelle nicht gerade die hier sehr häufige Caryokinese stattfindet. Der Prozeß der Neubildung von Zellen durch deren Teilung unterliegt keinem Zweifel. Indem die Tochterzellen in den nächsten, mittlern Teil der Epidermis eintreten, verändern sie ihren Charakter. Das feinkörnige Protoplasma solcher Zellen ist umfangreich. Der Kern nimmt an Größe zu und erhält das Aussehen eines Bläschens. Derselbe enthält wenig Chromatin, 1—3 große Körner und mehrere kleine, durch ebenfalls aus Chromatin bestehende Fäden miteinander verbundene Körnchen. In einigen Zellen kann man gleichsam 2—3 dicht aneinanderliegende Kerne antreffen, doch kann ich nicht mit Bestimmtheit aussagen, ob derartige Zellen in der Tat vielkernig sind oder ob sie einen großen, faltigen Kern besitzt.

In vielen Zellen der tiefen wie auch der mittlern Schicht ist eine Vacuolisierung der Kerne zu bemerken. Anfangs erscheint unter irgendeiner Stelle der Kernoberfläche ein durchsichtiges Tröpfchen einer unbekanntes Substanz. Dieses Tröpfchen nimmt an Größe zu, wobei es sich in ein Bläschen verwandelt, dessen Wachstum augenscheinlich mit einer Abnahme des Chromatins im Kern zusammenhängt, welches in Gestalt einer ununterbrochenen dünnen Schicht auf dessen Oberfläche angeordnet ist (Fig. 25 u. 26, Taf. 9).

Dieser Vacuolisierungsprozeß zeigt Übereinstimmung mit dem von MAURER in den Epidermiszellen des Rückens von *Petromyzon* beschriebenen Vorgang. Zu dieser Überzeugung gelange ich auf Grund der fig. 3, tab. 8, während ich mich mit der dazugehörigen Beschreibung nicht einverstanden erklären kann, da ich keinen Anlaß dazu erblicke, die im Kern auftretende Substanz für Schleim zu halten, wie MAURER dies tut (ibid., p. 37). Der Inhalt der Vacuole wird von den Schleimfarben nicht gefärbt, weshalb derselbe auch nicht als Schleim bezeichnet werden darf. Außerdem kann man in den Zellen des von uns betrachteten Abschnitts stets einen andern Vorgang der Bildung einer Substanz beobachten, welche sehr an Schleim erinnert. Eine tätige Rolle spielt hierbei der Kern, an dessen Peripherie sich irgendwo eine sich mit Hämatoxylin blau färbende Substanz ansammelt (Fig. 14a, Taf. 8). Diese Substanz tritt in das Protoplasma der Zelle ein, wo sie je nach ihrem Entwicklungsgrade einen mehr oder weniger beträchtlichen Raum einnimmt (Fig. 14b—f). Die Bedeutung dieses Vorganges ist mir unklar geblieben. Ich kann hierzu nur angeben, daß die hervor-

gebrachte Substanz nicht an die Oberfläche der Epidermis gelangt, da letztere mit einer Hornschicht bedeckt ist.

Derartige Zellen werden vermischt mit undifferenzierten Zellen auch an den Grenzen der Hornsubstanz beobachtet. In dem Plasma der polygonalen abgeflachten Zellen der letztern ist eine ungeheure Menge kleiner Körnchen von Keratohyalin enthalten, welche mit Methylviolett nach GRAM färbbar sind. Der Kern zeigt sich in Gestalt eines in die Länge gestreckten Chromatinklumpchens. Die verhornten Zellen bilden 3—4 Schichten, wobei ihre intercellulären Brückchen offenbar nicht mit verhornen, indem sie bei Färbung nach GRAM von dem Methylviolett nicht berührt werden, sondern in Gestalt von rosafarbenen Spalten die Zellen äußerst scharf von einander trennen (entsprechend Fig. 26, Taf. 9).

Dies ist der Bau der Unterlippe bei denjenigen Exemplaren von *Schizothorax*, welche als die reine Form von *Sch. intermedius* angesehen werden können (Fig. 15—16, Taf. 9; Fig. 32, Taf. 10).

Die Übergangsformen zwischen den untersuchten Unterarten sind makroskopisch durch eine Unterlippe charakterisiert, welche einstweilen noch keinen schneidenden Rand besitzt, sondern mit einer Hornplatte versehen ist, die massiver ist als die soeben beschriebene Hornmembran (Fig. 31b u. 33, Taf. 10).

Bei der mikroskopischen Untersuchung finden wir nicht mehr 3—4 Schichten verhornter Zellen in der oberflächlichen Epidermis, sondern viel mehr, je nach dem Fortschritt der Verhornung. Die Fig. 17, Taf. 9 stellt eine solche Übergangsform dar. In histologischer Hinsicht zeigt sie keine irgendwelchen qualitativen Abweichungen von der reinen Form von *Sch. intermedius*. Der Unterschied besteht nur in der Anzahl der verhornten Zellen, welche in den oberflächlichen Schichten die Tendenz an den Tag legen, zu einer kompakten Masse mit spärlich verstreuten stäbchenförmigen Kernen zu verschmelzen, während die tiefer liegenden Zellen ihre Selbständigkeit beibewahren.

In weiter fortgeschrittenen Übergangsformen geht die bisher auf den vordern Abschnitt der innern Lippenfläche und auf die Lippenränder beschränkte Verhornung allmählich auch auf den vordern Abschnitt der äußern Lippenfläche über (Fig. 18, Taf. 9).

Die Form *Schizothorax intermedius* var. *eurystomus* endlich ist gekennzeichnet durch den weit fortgeschrittenen Verhornungsprozeß, dessen Endergebnis die schneidende Hornscheide auf der Unterlippe bildet (Fig. 31c, f u. 34, Taf. 10). Derartige Formen werden

bei Fischen aller Altersstufen angetroffen, von den Jungen bis zu ganz alten Tieren (Fig. 19—22, Taf. 9), wobei mit fortschreitendem Alter nur die absolute Größe der Hornscheide sich verändert, während ihr relativer Umfang nur wenig schwankt.

Die Hornscheide besteht aus 2 Platten, einer obern (innern, Fig. 19—22 *ip*; Taf. 9) und einer untern (äußern, Fig. 19—22 *ap*; Taf. 9), welche unter einem spitzen Winkel miteinander verbunden sind, wobei der schneidende Rand der Scheide von der obern, stets weiter als die untere entwickelte Platte gebildet wird. In der Ecke, wo beide Platten zusammenstoßen, weisen die Epidermiszellen ein Bild der allmählichen, durch das Auftreten von Keratohyalinkörnern im Plasma zum Ausdruck gelangenden Verhornung auf, wobei diese Körner bei zunehmender Anhäufung die ganze Zelle mit sich anfüllen (Fig. 21, Taf. 9).

Auch in den Zellen der mittlern Epidermisschichten tritt häufig eine Vacuolisierung der Kerne auf, wobei sowohl Zellen mit nicht differenzierten Kernen, wie auch solche mit vacuolisierten Kernen der Verhornung unterliegen; in den bereits verhornten Zellen kann man die erste Zeit hindurch bald an den Resten der Vacuole, bald an der kompakten Chromatinmasse den Charakter des Kernes erkennen. Die tiefliegenden Zellen der Hornscheide sind durch undifferenzierte plasmatische Brücken voneinander getrennt (Fig. 26, Taf. 9); sie sind gleich den unter ihnen liegenden, nicht verhornten Epidermiszellen, abgeplattet, während die oberflächlichen Zellen zu einer kompakten Masse verschmolzen sind (Fig. 27, Taf. 9). Die obere Hornscheidenplatte erscheint an der untern Oberfläche ihres schneidenden Teiles (linker Rand, Fig. 27, Taf. 9) gleichsam gezähmelt, weil ihre Zellen weggewischt werden und mit ihren Ecken und den Bruchstücken der plasmatischen Brücken dieser Oberfläche ein unebenes Aussehen verleihen.

Für die Ernährung der Lippe nebst ihrer verhornten Scheide dienen Zotten des Corium, welche tief in die auf Kosten der Entwicklung ihrer mittlern Schichten verdickten Epidermis hereinragen (Fig. 21 *bg*, Taf. 9).

Die Oberlippe von *Schizothorax* ist mit einer Epidermis bedeckt, welche reich an sensiblen Nervenendigungen ist, aber keine Drüsenzellen enthält. An ihrer untern (innern) Oberfläche findet sich in dem vordern Abschnitt der Lippe, da wo sie beim Schließen des Mundes den hornigen Teil des Unterkiefers berührt, ebenfalls eine Verhornung, welche, im Gegensatz zur Unterlippe, bei verschiedenen

Exemplaren von *Schizothorax* nur wenig Schwankungen in ihrem Umfang aufweist.

Der histologische Bau des uns beschäftigenden Bezirkes der Oberlippe ist durch keine besondern qualitativen Merkmale vor dem Bau des Epithels der Unterlippe ausgezeichnet.

Gleich hinter dem verhornten Bezirk bilden die Hüllen des Oberkiefers eine Falte, welche in Gestalt eines Vorhanges in die Mundhöhle herabhängt (Fig. 23, 24 *mem*, Taf. 9). Die Grundsubstanz der Falte besteht aus Bindegewebe, in welchem Gefäße enthalten sind. Sie ist beiderseits von mehreren Schichten des Epithels bedeckt, welches viele Lymphocyten, Schleimdrüsen und sensible Nervenendigungen in sich enthält. Hinter dieser großen Falte bildet das Gaumenepithel eine Menge Vertiefungen und Fältchen (Fig. 24 *ep*, Taf. 8); es ist ebenso reich an Schleimdrüsen wie auf der gleichartig beschaffenen Stelle der Schleimhaut am Grunde der Mundhöhle.

Zum Vergleich untersuchte ich den Bau des Unterkiefers bei *Capoeta heratensis*, dessen Hornscheide eine beständige Bildung darstellt. Der allgemeine Plan ihres Baues ist der gleiche wie bei *Schizothorax*. Einen Unterschied zeigt nur das Epithel, welches auf der innern Fläche der Lippe ein sehr dickes Polster bildet, in das die die Lippe ernährenden bindegewebigen Zotten hereinragen (Fig. 28 *ep*, Taf. 9). Der vordere Rand der Lippe ist mit einer schneidenden Scheide versehen; letztere wird von Eosin intensiv rosa (Fig. 29, Taf. 9), nach GRAM dagegen violett gefärbt (Fig. 28, Taf. 9), wie dies auch bei *Schizothorax* der Fall ist. Die Scheide besteht aus verhornten Zellen, in denen stäbchenförmige Kerne zu sehen sind (Fig. 29, Taf. 9), und sitzt unmittelbar auf dem Lippenepithel, von dem sie infolge des Fehlens allmählich verhornter Zellen scharf abgegrenzt ist. In dem Epithel ist der Prozeß der Vacuolisierung der Kerne wie auch der Hervorbringung von Schleimsubstanz ebenso häufig zu beobachten wie bei *Schizothorax* (s. oben; vgl. Fig. 14, Taf. 8 und Fig. 25, 26, Taf. 9).

Dies führt uns zu dem Schluß, daß die Hornscheiden der Lippen von *Capoeta* und *Schizothorax* morphologisch identische Gebilde darstellen.

Indem man die oben dargelegten Resultate zusammenfaßt, wird man die Ergebnisse der systematischen Untersuchungen an *Schizothorax* nur bestätigen können. Es besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen *Schizothorax intermedius* und *Schizothorax intermedius var. eurystomus*, indem der ganze Unterschied zwischen beiden nur

auf den Grad der Verhornung der Unterlippe zurückzuführen ist, welche ihrer Veränderlichkeit wegen jedoch nicht als ein spezifisches Merkmal angesehen werden kann. Im gegebenen Falle haben wir es mit ein und derselben Art *Schizothorax intermedius* zu tun, bei deren verschiedenen Vertretern unter der Einwirkung unbekannter Ursachen eine mehr oder weniger ausgebildete Hornscheide auf der Unterlippe auftritt.

Wie dies aus der Fig. 19—22 der Taf. 9 zu ersehen ist, spielt das Alter des Fisches keinerlei Rolle in dem Prozeß der Verhornung; nach den Angaben von L. S. BERG (ibid., p. 81) wird der Grad der Entwicklung der Scheide auch nicht durch das Geschlecht beeinflusst, ebensowenig wie durch den Fundort des Fisches, da der Verbreitungsbezirk für alle untersuchten *Schizothorax*-Exemplare der gleiche ist (Zerafschan, Syr-Darja, Amu-Darja, Tarim).

Bei FEDTSCHENKO finden wir folgende Angaben: „Die Lippen . . . sind bei *Schizothorax* und *Diptychus* zu einer gewissen Jahreszeit von einer harten Platte bedeckt, die mit einem scharfen schneidenden Rande versehen ist. Die Lippenplatte entwickelt sich nur zu einer gewissen Jahreszeit bei beiden Geschlechtern; die übrige Zeit hindurch sind die Lippen klein; der Umfang der Lippen ist wiederum verschieden. Die dicken Lippen scheiden reichlich Schleim ab, und ich vermute, dass die harte Platte durch Erhärtung des Sekretes von in den Lippen enthaltenen Drüsen gebildet wird; in diesem Falle wird es ganz begreiflich, dass die Lippen bei verstärkter Tätigkeit der Drüsen dicker werden; diese Platte löst sich bei Spiritusexemplaren außerordentlich leicht ab, was ebenfalls darauf hinweist, dass sie gleichsam einen an die Lippen angeklebten verhärteten Abschnitt darstellt; wahrscheinlich ist diese Platte als ein durch Drüsen ausgeschiedenes Cuticularegebilde anzusehen. Welche Rolle dasselbe spielt, bleibt unbekannt. Die Eingeborenen erzählten mir, dass die Fische sich während der Laichzeit in die aus den Gebirgsbächen abgeleiteten Entwässerungsgräben begeben, in deren weichen Wänden Höhlen anlegen und dann leicht in denselben zu fangen sind. Sollten nicht die mit scharfen Platten bedeckten Lippen hierbei eine Rolle spielen, d. h. der Fisch mittelst derselben die Erde abbeißen?“<sup>1)</sup>

Auch durch das hier angeführte Zitat wird die Sache nicht aufgeklärt. Vor allem hat die Jahreszeit für den Verhornungsprozeß

1) Zitat nach L. S. BERG (ibid., p. 254).

keinerlei Bedeutung. Das meiner Untersuchung zugrunde liegende Material war von Juni bis August 1908 gesammelt worden, so daß im Verlaufe der Sommermonate alle Stufen der Verhornung angetroffen werden. Was die Erklärung des Auftretens einer schneidenden Scheide durch Verhärtung eines Drüsensecrets betrifft, so ist diese Vermutung von FEDTSCHENKO nicht richtig. Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, sind an der Stelle der Verhornung keinerlei Drüsen vorhanden, und die Scheide stellt keine Cuticularbildung dar, sondern besteht aus Hornsubstanz.

Was endlich die Erzählungen der Eingebornen über das Graben von Höhlen durch *Schizothorax* während der Laichzeit betrifft, so könnte durch dieselben der Zweck der Hornscheide bei den geschlechtsreifen Exemplaren erklärt werden, ihre Rolle bei jungen Exemplaren dagegen bleibt dennoch unaufgeklärt.

Eine ökologische Erklärung für die Bildung einer Hornscheide kann demnach einstweilen noch nicht gegeben werden.

Es erübrigt nunmehr nur noch die Lippen von *Schizothorax* mit denjenigen Hornbildungen zu vergleichen, welche wir bei andern Fischen antreffen.

Zu derartigen Bildungen gehören die Perlorgane sowie die Hornzähne von *Petromyzon* und *Myxine*. Es genügt eine flüchtige Übersicht der Literatur [JACOBY (3) KÄNSCHE (4) u. a. m.], um sich von der Verschiedenheit des Baues der Zähne der Neunaugen von demjenigen der Hornscheiden bei *Schizothorax* zu überzeugen, wobei sich diese Verschiedenheit durch die beträchtliche Differenzierung ihrer Zellelemente kund gibt.

Dagegen stehen die Perlorgane, wenn auch nicht bei allen, so doch bei einigen Fischen ihrem Baue nach der Scheide der Unterlippe von *Schizothorax* sehr nahe. MAURER bildet in seiner fig. 2, tab. 4 einen Perlhöcker von *Idus melanotus* ab. Die epidermalen Zellen dieses Gebildes sind vergrößert, Drüsenzellen sind darunter. Auf dem Höcker sitzt ein Hornfutteral, dessen Zellen sich deutlich von den darunterliegenden Epithelzellen unterscheiden. Endlich können die Perlorgane auch gefäßführende Zotten besitzen, wie dies LEYDIG (8) für *Discognathus lampta* (fig. 5, tab. 1) nachgewiesen hat. Alle diese Züge weisen meiner Ansicht nach auf eine morphologische Übereinstimmung zwischen dem Perlhöcker und der Hornscheide der Lippe von *Schizothorax* hin. Diese Übereinstimmung wird dadurch noch erhöht, daß auch die Perlhöcker bei beiden Geschlechtern angetroffen

werden (ich habe dieselben z. B. bei dem Weibchen von *Ptychobarbus oschanini* angetroffen).

Was den Hinweis von MAURER darauf betrifft, daß in den verhornten Zellen der Knochenfische kein Eleidin und Keratohyalin enthalten sei (ibid., p. 120), so läßt sich dies dadurch erklären, daß dieser Autor nicht diejenigen Färbemittel angewandt hat, vermittels derer das Vorhandensein solcher Elemente nachgewiesen werden könnte.

Um die Charakteristik der oben beschriebenen Hornscheiden der Unterlippe zu vervollständigen, will ich noch darauf hinweisen, daß derartige Gebilde bis jetzt nur bei Fischen aus der Familie der Cypriniden bekannt geworden sind.

St. Petersburg, 15.—28. Mai 1910.

---

### Literaturverzeichnis.

1. BERG, L., Die Fische von Turkestan (russisch), 1905, in: Nachr. Turkestan-Abtheilung Russ. geogr. Ges.
2. BYKOWSKI, L., und J. NUSBAUM, Weitere Beiträge zur Morphologie des parasitischen Knochenfisches *Fierasfer CUV.*, in: Bull. internat. Acad. Sc. Cracovie, Classe Sc. math. nat., p. 169—198, 1905.
3. JACOBY, Die Hornzähne der Cyclostomen und Untersuchungen an *Myxine glutinosa*, *Petromyzon fluviatilis* und *marinus*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 43. 1894.
4. KÄNSCHE, Beiträge zur Kenntniss der Metamorphose des *Ammocoetes branchialis* in *Petromyzon*, in: Zool. Beitr. SCHNEIDER, Vol. 2. 1890.
5. KOPPEN, H., Ueber Epithelien mit netzförmig angeordneten Zellen und über die Flossenstachel von *Spinax niger*, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat. 1901.
6. KULCZYCKI, W., und J. NUSBAUM, Zur Kenntnis der Drüsenzellen in der Epidermis der Knochenfische, in: Bull. internat. Acad. Sc. Cracovie, Classe Sc. math. nat., p. 785—787, 1905.
7. KWIETNIEWSKI, C., Ricerche intorno alla struttura istologica dell' integumento dei selachii, Padova 1905.
8. LEYDIG, F., Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, Anat. 1895.
9. LIST, Studien an Epithelien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 25. 1885.
10. MAURER, FR., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1895.
11. NORDQVIST, H., Zur Kenntnis der Kolbenzellen der Schleie (*Tinca vulgaris CUV.*), in: Zool. Anz., Vol. 33, p. 525—528, 1908.
12. —, Ueber die Kolbenzellen der Schleie (*Tinca vulgaris*), Nachtrag, *ibid.*, p. 783.
13. NUSBAUM, J., und W. KULCZYCKI, Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere, in: Anat. Anz., Vol. 28, 1906.

14. OXNER, M., Über die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische, ihre Form, Verteilung, Entstehung und Bedeutung, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 40, 1905.
  15. PAWLOWSKY, E., Zur Anatomie der Epidermis und ihrer Drüsen bei giftigen Fischen, in: Trav. Soc. Natural. Pétersbourg, Vol. 38, 1907.
  16. —, Sur les glandes cutanées des poissons venimeux (russisch), in: Nachr. milit.-med. Akad. St. Petersburg, Vol. 18, 1909.
  17. RAUTHER, M., Einige Beobachtungen über die Hautdrüsen von Siluriden, in: Ber. Oberhess. Ges. Natur. Heilk. Gießen (2), Vol. 1, Nat. Abth., p. 88—98, 1907.
  18. RETZIUS, G., Biol. Untersuch., Vol. 12, 1905: Ueber den Bau der Haut von *Myxine glutinosa*.
  19. STUDNIČKA, F., Ueber Stachelzellen und sternförmige Zellen in Epithelien, in: SB. böhm. Ges. Wiss. Prag, 1902.
  20. —, Drüsenzellen und Cuticularegebilde der Epidermis von Lepadogaster, in: Anat. Anz., Vol. 29, 1906.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>af</i> äußere Lippenfläche	<i>schb<sub>2</sub></i> dieselbe Zelle, ihr Secret auf die Oberfläche der Epidermis ergießend
<i>ap</i> äußere Platte der Hornscheide auf der Unterlippe	<i>schz<sub>1</sub></i> becherförmige Schleimdrüse während ihrer Entwicklung
<i>bas</i> basale Schicht der Epidermis	<i>schz<sub>2</sub></i> dieselbe Zelle, aber völlig entwickelt
<i>bg</i> Bindegewebe	<i>skz<sub>1</sub></i> { Eiweißzellen vom Typus der Kolbenzellen, in der Entwicklung begriffen
<i>ep</i> Epithel	<i>skz<sub>2</sub></i> {
<i>epd</i> Epidermis	<i>skz<sub>3</sub></i> Kolbenzelle während der definitiven Secretion
<i>if</i> innere Lippenfläche	<i>ssz<sub>1</sub></i> in der Entwicklung begriffene sackförmige Eiweißdrüse
<i>ip</i> innere Platte der Hornscheide auf der Unterlippe	<i>ssz<sub>2</sub></i> dieselbe Drüse, völlig entwickelt
<i>kb</i> Kolbenzelle	<i>st</i> sternförmige Epidermiszelle
<i>kn</i> Knochen	<i>str. muc</i> Schleimschichten der Epidermis
<i>knp</i> Faserknorpel	<i>str. pla</i> Schichten der gewöhnlichen Epidermis
<i>lin</i> Wanderzellen (Lymphocyten).	<i>z</i> Schuppe
<i>mem</i> Falte in den Hüllen der inneren Fläche der Oberlippe	
<i>oz</i> Oberflächenschicht der Epidermis	
<i>pl</i> Protoplasma	
<i>se</i> Secret	
<i>schb<sub>1</sub></i> Schleimdrüse (vom Typus der Blasen- zellen) während ihrer Entwicklung	

Tafel 8.

*Schizothorax intermedius.*

Fig. 1. Epidermis der Körperseite oberhalb der Seitenlinie. In der Epidermis 4 Kolbenzellen und eine Schleimdrüse. Celloidin, Hämatoxylin-Eosin. ZEISS DD, Ok. 4.

Fig. 2. Entwicklung der Kolbenzellen aus der Epidermiszelle in der Epidermis des Bauches. Eisenhämatoxylin nach WEIGERT, Eosin. ZEISS  $1\frac{1}{12}$  hom. Imm., Ok. 4.

Fig. 3a, b. Wiederholte Secretion in den Kolbenzellen der Bauchepidermis. Dieselbe Färbung. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

Fig. 4. Austritt des Kernes samt den Secretkörnern aus einer Kolbenzelle. Bauchepidermis. Dieselbe Färbung. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

Fig. 5. Secretion der Kolbenzellen in die intercellulären Spalten (rechte Kolbenzelle) und Austritt des Kernes mit den Secretkörnern (linke Kolbenzelle). Körperseite. Eisenhämatoxylin nach WEIGERT, Säurefuchsin. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

Fig. 6. Abreiben einer Kolbenzelle von der Oberfläche der Bauchepidermis. Eisenhämatoxylin nach WEIGERT, Eosin. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

Fig. 7a, b, c. Mehr oder weniger rasche Entleerung der Kolbenzelle auf die Oberfläche der Epidermis. Bauch. Methylenblau nach UNNA. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 2.

Fig. 8. Epidermis mit sternförmigen Zellen und drei Schleimzellen. Körperseite in der Nähe der Seitenlinie, Epidermisbezirk einer Schuppe. Hämatoxylin, Eosin. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 2.

Fig. 9. Epidermis der Körperseite mit Kolbenzellen, die von Lymphocyten (Wanderzellen) angefüllt sind. In der linken Kolbenzelle beginnt der Zerfall des Kernes. Hämatoxylin, Eosin. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 2.

Fig. 10. Epidermisbezirk an der Grenze des Coriums. Die Lymphocyten infiltrieren die tiefe Epidermisschicht und dringen in die sich entwickelnde junge Kolbenzelle herein. Rechts eine erwachsene Kolbenzelle, in welche ebenfalls Wanderzellen eingedrungen sind. Eisenhämatoxylin nach WEIGERT, Eosin. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 2.

Fig. 11. Entleerung einer mit Lymphocyten angefüllten Kolbenzelle auf die Oberfläche der Epidermis. Hämatoxylin, Eosin. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 2.

Fig. 12. Verschmelzung von 5 Kolbenzellen untereinander. In der Epidermis sternförmige Zellen. Hämatoxylin, Eosin. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 2.

Fig. 13. Verschiedene Gestalten von Kolbenzellenkernen. Die Kerne sind von Secretkörnern umgeben. Hämatoxylin. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

Fig. 14. Prozeß der Schleimsecretion aus den Kernen in den Epithelzellen der Ober- und Unterlippe unter einem verhornten Bezirk. Hämatoxylin, Eosin. ZEISS  $1\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

#### Tafel 9.

Fig. 15—22. Schnitt durch die Unterlippe von *Schizothorax* längs der Medianlinie des Körpers. Boraxkarmin. Färbung nach GRAM (methylviolett). Die Hornsubstanz ist violett gefärbt. ZEISS A  $\frac{x}{3}$ , Ok. 1.

Fig. 15—16. Reine Form von *Schizothorax intermedius*.

Fig. 17—18. Übergangsform von der vorhergehenden zu *Sch. intermedius* var. *eurytomus*.

Fig. 19—22. Reine Form von *Sch. intermedius* var. *eurytomus* in verschiedenen Altersstufen.

Fig. 23. Schnitt längs der Medianlinie des Körpers durch die Oberlippe des Exemplars von *Schizothorax*, dessen Unterlippe in Fig. 16 dieser Tafel dargestellt ist. Die gleiche Färbung und Vergrößerung.

Fig. 24. Ein gleicher Schnitt durch die Oberlippe des Exemplars, dessen Unterlippe auf Fig. 21 abgebildet ist. Färbung und Vergrößerung die gleichen.

Fig. 25. Epithelzellen unter einem verhornten Bezirk der Lippe. In den Kernen geht der Vacuolisierungsprozeß vor sich. Boraxkarmin. ZEISS  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4.

Fig. 26. Teil einer Hornplatte der Unterlippe (Fig. 20). Die verhornten Zellen liegen ohne irgendwelche Übergangsformen unmittelbar auf den Epithelzellen; in dreien dieser letztern geht die Vacuolisierung der Kerne vor sich. Boraxkarmin. Färbung nach GRAM. ZEISS  $\frac{1}{12}$ , Ok. 1.

Fig. 27. Ende der schneidenden Hornscheide einer Unterlippe (Fig. 20 über der Linie *ap—ip*). Ihre Unterfläche (auf der Zeichnung links) ist uneben, ihre Zellen sind nicht miteinander verschmolzen, während die oberflächlichen Zellen bereits eine kompakte Masse gebildet haben. GRAM, ZEISS DD, Ok. 2.

Fig. 28. *Capoeta heratensis*. Schnitt durch die Unterlippe längs der Mittellinie des Körpers. Boraxkarmin. Färbung nach GRAM. ZEISS A  $\frac{x}{3}$ , Ok. 1.

Fig. 29. *Capoeta heratensis*. Epidermis und Hornscheide der Unterlippe bei stärkerer Vergrößerung. Hämatoxylin, Eosin. ZEISS AA, Ok. 1.

Fig. 30. Kombiniertes Schema für die Typen der Epidermis und ihrer Drüsen bei verschiedenen Fischen. Blaue Zellen — Schleimdrüsen; rosafarbene und rote Zellen — Eiweißdrüsen.

*T. I* Epidermis vom gewöhnlichen Typus. *T. II* Epidermis mit Einteilung in stratum plasmaticum (*str. pl*) und str. mucosum (*str. muc*). *T. III* Epidermis mit sternförmigen Zellen (*st*). *T. IV* Epidermis mit sternförmigen Zellen, von Lymphocyten (*lym*) infiziert. *T. V* Epidermis vom Typus I mit verhornten Zellen (gelb). Bedeutung der Buchstaben siehe oben. Erklärung der Drüsen im Text.

Tafel 10.

Fig. 31. Photogramm der Unterlippen von *Schizothorax* in natürlicher Größe. a u. d — die reine Form von *Sch. intermedius* (Schnitt durch Unterlippen dieses Typus siehe Fig. 15, 16 u. 23, Taf. 9). b — Übergangsform von der vorhergehenden zu *Sch. intermedius* var. *eurystomus* (Schnitt auf Fig. 18, Taf. 9). c, e, f — reine Form von *Sch. intermedius* var. *eurystomus* (Schnitte auf Fig. 20—22 u. 24, Taf. 9).

Fig. 32. Photogramm des Kopfes von *Sch. intermedius*. 1 : 1.

Fig. 33. Photogramm des Kopfes der Übergangsform von *Schizothorax*. 1 : 1.

Fig. 34. Photogramm des Kopfes von *Sch. intermedius* var. *eurystomus*; Ansicht von unten. 1 : 1.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Die Morphologie und Biologie von *Polypodium hydriforme* Uss.

Von

A. Lipin.

(Aus dem zootomischen Kabinet der Universität Kasan.)

Mit Tafel 11–15 und 3 Abbildungen im Text.

Die Geschichte der Erforschung von *Polypodium hydriforme* ist sehr einfach. Dieser Organismus wurde 1871 vom Akademiker OWSJANNIKOW während seiner Untersuchungen über die Entwicklung des Sterlets (*Acipenser ruthenus*) entdeckt; er bemerkte, daß im Rogen sich Rogenkörner fanden, die sich von den übrigen durch größern Umfang und grauliche Färbung unterscheiden. Mit Hilfe der Lupe überzeugte sich OWSJANNIKOW, daß im Innern dieser unnormalen Rogenkörner sich ein Parasit befand. Als diese Rogenkörner in Wasser gesetzt wurden, platzten ihre Hüllen nach einiger Zeit (die für die einzelnen Körner verschieden war), und die in ihnen wohnenden Parasiten begaben sich ins Wasser, in dem sie dann ihr Leben fortsetzten. OWSJANNIKOW (1873) gab die erste Beschreibung dieses Organismus und kam auf Grund seiner Untersuchungen an demselben zu dem Schluß, daß er es mit einem Zwischenstadium in der Entwicklung eines unbekanntes Geschöpfes zu tun habe, das in seinem Aussehen mit der gefundenen Form nichts gemein haben könne. Schon OWSJANNIKOW bemerkte eine überaus große Ähnlichkeit im Bau dieses Parasiten mit den Hydropolypen,

entschloß sich aber nicht — irreführt durch seine parasitische Lebensweise —, ihn endgültig den Hydroiden zuzuzählen.

Danach wurde dieses Tier von O. GRIMM (1873) untersucht, der es ohne allen Grund für die Larve irgendeines Wurmes ansah. Beim Vergleich des Organismus mit *Hydra* führt der Autor einerseits solche Unterscheidungsmerkmale an, die gar nicht existieren, und übertreibt andererseits die Bedeutung der vorhandenen Unterschiede. Denselben Fehler, jedoch nur in Hinsicht der Ähnlichkeit, nicht aber der Unterschiede, begeht er bei Durchführung der Analogie zwischen dem Parasiten des Sterletrogens und den Würmern mit ihren Larven.

Nach GRIMM hat im Laufe von 12 Jahren niemand diesen Parasiten untersucht, und erst 1885 erschien eine Mitteilung über ihn von Ussow zuerst in russischer, dann auch in deutscher Sprache (1887). Dieser Autor stellte endgültig den Cölenteratencharakter des Tieres fest und nannte es auf Grund seiner histologischen Ähnlichkeit mit *Hydra*: *Polypodium hydriforme*.

Seitdem vergingen mehr als 20 Jahre, ohne daß *Polypodium* von jemand näher untersucht worden sei, ungeachtet des wissenschaftlichen Interesses, das dieser Organismus bei den Zoologen verdrückerweise erregt hatte.

Im Jahre 1908 begann ich auf Vorschlag von Herrn Prof. EDUARD MEYER meine morphologischen Studien an *Polypodium* und begab mich zu diesem Zwecke im Mai des genannten Jahres auf die Biologische Station in Saratow. Die Resultate meiner Forschungen habe ich kurz in einer vorläufigen Mitteilung (1909) dargelegt, die ich in einer Sitzung der Naturforschergesellschaft an der Universität Kasan verlas. Im Jahre 1909 besuchte ich, in entgegenkommendster Weise von der Kasaner Naturforschergesellschaft unterstützt, wiederum die Saratower Station, wo ich meine Untersuchungen vom Jahre vorher ergänzte. In der vorliegenden Arbeit gebe ich die bisherigen Resultate meiner Untersuchungen an *Polypodium hydriforme*, obgleich dieselben noch lange nicht abgeschlossen sind; doch ist die Erforschung des gesamten Lebenszyklus dieses Organismus, der uns immer noch unbekannt bleibt, von derartigen Zufälligkeiten abhängig, daß ein definitiver Abschluß derselben sich kaum in absehbarer Zeit vorher bestimmen läßt.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, Herrn Prof. ED. MEYER und dem Herrn Privatdozenten H. SABUSSOW für ihre freundliche Anleitung und Ratschläge, die sie mir bei meiner Arbeit zuteil

werden ließen, sowie Herrn Prof. A. OSTROUMOW für das mir zur Verfügung gestellte binokulare Mikroskop von ZEISS, welches mir hervorragende Dienste leistete, und dem Leiter der Saratower Biologischen Station, Herrn W. MEISSNER, für die gastfreundliche Aufnahme bei meinem zweimaligen Besuch der Station und die freundliche Fürsorge, mit der er mir alles Erforderliche zu verschaffen wußte, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

### Die Untersuchungsmethoden.

Bei meinen Untersuchungen kamen drei Methoden zur Anwendung: Schnitte, Maceration und Beobachtungen am lebenden Objekt.

Von allen von mir ausprobierten Konservierungsflüssigkeiten erwies sich als am besten geeignet 4% Formalin. Da letzteres aber die Zellkerne vollständig homogen, dem Aussehen nach ohne jegliche Struktur erscheinen ließ, so setzte ich, um dies zu vermeiden, demselben  $\frac{1}{2}$ —1% Eisessig zu. Diese Mischung erwies sich als für alle Entwicklungsstadien von *Polypodium* brauchbar. Für jüngere Stadien, wie die Stolonen mit Knospen, ergaben die Flüssigkeiten von HERMANN und VOM RATH, besonders die letztere, gute Resultate. Sublimat mit Essigsäure war für jüngere Stadien ebenfalls brauchbar.

Vor dem Konservieren wurden die Tiere, um eine starke Kontraktion zu vermeiden, cocainisiert.

Von Färbungsmitteln benutzte ich für Schnitte hauptsächlich Hämalaun mit Eosin, Borkarmin mit Indigo, Safranin (für Osmiumpräparate) und HEIDENHAIN'S Hämatoxylin. Ich muß bemerken, daß mir die Schnitte hauptsächlich zur allgemeinen Orientierung in den Geweben dienten. Beim Studium feinerer Einzelheiten der Histologie benutzte ich die Maceration und Beobachtung an lebenden Geweben.

Als Macerationsflüssigkeiten leisteten mir gute Dienste LIST'S Flüssigkeit für Actinien (starke FLEMMING'Sche Flüssigkeit 3 Teile + 10 Teile Wasser) und IWANZOW'S Flüssigkeit (1% Osmiumsäure 1 Teil + 9 Teile 1% Methylenblaulösung). Die erste Flüssigkeit diente hauptsächlich zur Trennung der Embryonalschichten (des Ectoderms und Entoderms) und um Flächenbilder zu erhalten. Dies ließ sich mit derselben vorzüglich erreichen. Die Objekte wurden in der Mischung 10—15 Minuten lang gehalten und dann in 0,2% Essigsäure gelegt, auf etwa 24 Stunden, worauf sie mit

Methylenblau gefärbt wurden. Die zweite Flüssigkeit gibt auch keine üblen Flächenbilder, doch liegt ihr Hauptwert darin, daß sie die einzelnen histologischen Elemente, die Zellen, isoliert. Die Bearbeitung ist dieselbe wie bei der ersten Flüssigkeit. Da in der IWANZOW'schen Flüssigkeit selbst schon Färbemittel enthalten sind (Osmiumsäure und Methylenblau), so erforderten die Präparate selten eine Nachfärbung mit Methylenblau. Die Isolation wurde mit Hilfe von Nadeln und feinen Pinseln unter dem binokularen Mikroskop vorgenommen, das in diesem Falle (wie auch in vielen andern) ein unersetzliches Instrument ist.

Zur Färbung der macerierten Objekte versuchte ich noch Pikrokarmün und BEALE'sches Karmin anzuwenden, sah mich aber in meinen Erwartungen getäuscht. Methylenblau dagegen gibt so klare und demonstrative Bilder, daß hierdurch seine freilich großen Mängel, das schnelle Verbleichen, wett gemacht werden.

Die HERTWIG'schen Flüssigkeiten und Alkohol von verschiedener Stärke erwiesen sich für die Maceration von *Polypodium* nicht tauglich.

Bei meinem ersten Besuche der Saratower Station benutzte ich beim Studium der Histologie fast ausschließlich die Maceration. Bei meinem zweiten Aufenthalt daselbst dagegen beschäftigte ich mich fast nur mit der Untersuchung lebender Polypodien. Diese Methode leistete mir sehr große Dienste. Sie half mir nicht nur einige (wenn auch nicht wichtige) Fehler in den Untersuchungen des Jahres 1908 festzustellen, sondern — und das war die Hauptsache — sie gab mir auch die Möglichkeit, viele feinere Einzelheiten im Bau und in der Entwicklung einiger histologischen Elemente, besonders der Nesselzellen, klarzustellen. Was nun das Studium der äußern Morphologie von *Polypodium* angeht, so wurde dieses natürlich nur an lebendem Material ausgeführt.

Durch Kombination der drei erwähnten Methoden, d. h. der Untersuchung von Schnitten, der Maceration und der Beobachtung an lebenden Objekten, gelang es mir manches im Bau und Leben von *Polypodium hydriforme* klarzustellen, was bei Anwendung nur einer der Methoden meiner Aufmerksamkeit hätte entgehen und unbeachtet bleiben können.

### Die äußere Morphologie.

Wenn man einen Sterlet anfangs Mai öffnet, d. h. in der Zeit, die dem Laichen kurz vorausgeht, so kann man in den allermeisten

Fällen beim ersten oberflächlichen Blick auf den Rogen von den Parasiten infizierte Rogenkörnchen bemerken, die, obwohl sie mit den anliegenden Eierchen in der Form übereinstimmen, sich von diesen stark in der Größe unterscheiden und eine grauliche Färbung angenommen haben, die aus dem Zusammenwirken der dunkeln Farbe des Dotters mit der weißen Farbe der in ihnen befindlichen Organismen resultiert. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man, daß der Parasit im Innern des Eies in eine Spirale zusammengewunden liegt. Wenn man ihn vorsichtig aus dem Ei befreit, so kann er in verschiedener Form erscheinen, je nach dem Entwicklungsstadium, in dem er sich gerade befindet.

Das jüngste Stadium, das mir zu beobachten gelang, war ein Stolo mit Knospen, welche je 12 Fühler enthielten, d. h. also die Form, welche Ussow (1887) als „Stolo mit sekundären Knospen“<sup>1)</sup> bezeichnete. Alle Knospen liegen auf einer Seite des Stolos. Da dieser in seinem Längenwachstum durch die Eihülle beengt ist, so muß er aus rein mechanischen Gründen (Widerstand der Eihülle) in der Spirale wachsen, so daß auch die auf dem gebogenen Stolo sitzenden Knospen in der Spirale angeordnet erscheinen. Zuweilen gelingt es, diese Spirale auf der ganzen Länge der Stolonen zu entwirren — dann nimmt er eine C-Form an, wobei alle Knospen der Konvexseite desselben in einer Reihe aufsitzen. An jeder derselben kann man zwei Teile unterscheiden: einen dünnern, sich unmittelbar dem Stolo anschließenden Teil, den Fuß, und einen mehr aufgetriebenen, der den eigentlichen Körper der Knospe bildet. Auf dem Gipfel der letztern verläuft eine mehr oder weniger tiefe Rinne, die eine zur Achse des Stolos perpendikuläre Richtung hat. Der Stolo und alle Knospen haben einen gemeinsamen, völlig abgeschlossenen Hohlraum, der nirgends mit der Umgebung in Verbindung steht. Mit Hilfe der Lupe können wir im Innern jeder Knospe 12 „primäre“ Tentakel, nach Ussow's Ausdruck, erblicken, die durch die durchsichtige Wand derselben durchschimmern. Diese Tentakel liegen an der Basis des Knospenkörpers, d. h. näher deren Fuß, symmetrisch je 6 auf jeder Seite. Ihre Lage im Innern der Knospe kann man deutlich am Schema Fig. 1 sehen, wo eine Hälfte

1) Nächst jüngere Stadien gelang es mir leider nicht zu finden, weshalb ich Ussow's Angaben über die Existenz von Stolonen mit „primären Knospen“ nicht kontrollieren konnte. Ganz junge Stadien aber, noch ohne Knospen, habe ich später entdeckt und über dieselben eine kurze Mitteilung veröffentlicht (s. Zool. Anzeiger, Vol. 37).

einer Knospe dargestellt ist, die in der Symmetrieebene durchschnitten gedacht ist. Man sieht hier 6 Tentakel (die übrigen 6 sind in der andern Knospenhälfte), die symmetrisch zu je 3 in beiden Seiten der Knospe gelegen sind. Aber nicht alle Tentakel sind in ihrer Größe und Form gleich. Zwei von ihnen, die dickern und kürzern, sind an ihren Enden reichlich mit Nessel-elementen versehen; die übrigen 4 sind dünner und länger. Diese Differenzierung der Tentakel in 2 Arten entspricht, wie wir weiter sehen werden, einer Verschiedenheit der Funktion in der Periode des Freilebens. Wenn auch Ussow diesen Unterschied in der physiologischen Rolle beider Tentakelarten bemerkte, so beschrieb er sie gerade im entgegengesetzten Sinne, als es in Wirklichkeit der Fall ist. Die dünnen Tentakel nennt er „Strahlentakel“ und sagt, sie seien weniger empfindlich und kontraktile als die dicken. Seiner Angabe nach „dienen die Strahlentakel dem *Polypodium* hauptsächlich zur Fortbewegung und zum Greifen, während die Senktaster [d. h. die kurzen dicken Tentakel. A. L.] vielmehr als Angriffs- und Verteidigungswaffen angesehen werden können“. Meine Beobachtungen ergaben das gerade Gegenteil. Welchen Körperteil der freilebenden Form ich auch reizte, so kamen immer zuerst die dünnen Tentakel in Bewegung. Bei der leichtesten Berührung ziehen sie sich schnell und intensiv zusammen. Umgekehrt muß man die dickern Tentakel, um sie zur Kontraktion zu bringen, länger und stärker reizen. Folglich sind die dünnen Tentakel empfindlicher und beweglicher als die dicken. Außerdem funktionieren nicht die dünnen, sondern gerade die dicken Tentakel, wie wir weiterhin sehen werden, als Stützorgane. Alles dies veranlaßt mich, den Tentakeln der *Polypodien* eine andere Bezeichnung zu geben: die dünnen nenne ich Tast- oder taktile Tentakel, die dicken Stütztentakel.<sup>1)</sup>

Die relative Lage der Tentakel beider Arten im Innern der Knospe wird dadurch charakterisiert, daß die sensiblen Tentakel näher am Stolo sitzen als die Stütztentakel.

Bei der weitem Entwicklung werden in der Knospe noch 12 Tentakel angelegt (die Ussow „sekundäre“ nennt), ebenso zu je 6 auf jeder Seite derselben, aber nur in der distalen Hälfte (vom Stolo aus). Das Schema auf Fig. 2, A zeigt die Lage dieser Tentakel

---

1) In meiner vorläufigen Mitteilung (1909) nannte ich die dicken Tentakel Nessel-tentakel, da ich ihre eigentliche physiologische Rolle noch nicht kannte.

im Vergleich mit den 12 früher entstandenen. Wie aus diesem Schema zu ersehen, entstehen die sekundären Tentakel symmetrisch zu den primären, so daß die Stütztentakel näher dem Stolo sich erweisen als die Tasttentakel. So liegen denn alle 24 Tentakel im Innern der Knospe symmetrisch zu den drei Koordinatenflächen: 1. zur Fläche, welche durch die Längsachse des C-förmig gebogenen Stolos geht (Fig. 2, bei A Ebene der Zeichnung, bei B Ebene *cd*, bei C Ebene *gh*); 2. zur Ebene, welche durch die Rinne am Gipfel der Knospe perpendicular zur Achse des Stolos gedacht ist (bei A und B Ebene *ab*, bei C Ebene der Zeichnung), und 3. zur Ebene, welche perpendicular zu den beiden ersten steht und zwischen zwei Gruppen von Tentakeln — den primären und sekundären — hindurch geht (bei A und C Ebene *ef*, bei B Ebene der Zeichnung). In den 8 Oktanten, welche durch diese 3 Ebenen begrenzt werden, befinden sich je 3 Tentakel: 1 Stütztentakel und 2 Tasttentakel; diese 8 aus 3 Tentakeln bestehenden Gruppen sind so angeordnet, daß jede von ihnen 3 Spiegelbilder auf der andern Seite der Koordinatenebene hat.

Bisher erscheint als charakteristisch für das äußere Aussehen der Knospen, daß die Tentakel sich im Innern derselben befinden. Das folgende Entwicklungsstadium unterscheidet sich scharf in dieser Hinsicht vom vorhergehenden: hier stehen die Tentakel außen auf der Oberfläche der Knospen. Diese Umwandlung beginnt bald nach dem Erscheinen der sekundären Tentakel und geht auf dem Wege der Umstülpung (Ausstülpung) vor sich, die aber nicht bei allen Knospen gleichzeitig eintritt. Es gelang mir nicht, irgendeine bestimmte, strenge Folge in der Ausstülpung der einzelnen Knospen zu beobachten; offenbar existiert hier auch gar keine Gesetzmäßigkeit. Bei den einen Stolonen beginnt die Ausstülpung an dem einen Ende, bei den andern irgendwo in der Mitte in Abhängigkeit davon, welche Knospen zuerst reiften.

Hinsichtlich der Lösung der Frage, wie der Prozeß der Ausstülpung selbst vor sich geht, besteht zwischen Ussow's und meinen Beobachtungen ein prinzipieller Gegensatz. Ussow behauptet, daß die Tentakel sich in der Knospe als in das Innere der letztern eingestülpte hohle Säcke entwickeln, ähnlich den eingestülpten Fingern eines Handschuhs, daß sie sich nachher ausstülpfen, und daß so die Form mit äußern Tentakeln zustande käme.

Ich muß entschieden einen solchen Modus der Ausstülpung in Abrede stellen. Die letztere geschieht gerade in umge-

kehrter Weise: nicht die Tentakel stülpen sich aus, sondern die Knospe selbst; die Tentakel dagegen werden von Anfang an in ihrer normalen Lage angelegt.

Bei Durchmusterung von Ussow's Präparaten sowie meiner eignen (Schnitte) war ich durch das ungewöhnliche Aussehen der Gewebsschichten bei der Form mit innern Tentakeln überrascht: die äußere Schicht hatte genau dasselbe Aussehen wie die innere Schicht bei der Form mit äußern Tentakeln und umgekehrt. Nur in den Tentakeln war die Lage der Gewebsschichten für beide Formen die gleiche. Außerdem zeigten fast beständig Schnitte durch die Form mit innern Tentakeln in der Wand des Stolos auf der Seite, die den Knospen gegenüberlag, Risse, welche Öffnungen an dieser Stelle andeuteten.

Diese Beobachtungen brachten mich zuerst auf den Gedanken, daß die Umwandlung der einen Form in die andere durch Ausstülpung nicht der Tentakel, sondern der Knospen selbst vor sich gehe. Dazu kam noch Folgendes. Ussow behauptet, daß im Entoderm der Tentakel ein sehr enges Lumen vorhanden sei, durch welches denn auch die Ausstülpung der Tentakel vor sich gehe. Allein abgesehen davon, daß die Tentakel tatsächlich gar keinen Hohlraum besitzen und ihr Entoderm ein durchgehendes kompaktes Band bildet, muß man zugeben, daß durch einen so engen Spalt, wie ihn sich auch Ussow selbst als Lumen des Tentakels vorstellt, ein so dicker Tentakel, wie ihn *Polypodium* besitzt, sich nicht herausstülpen kann.

Um jede Möglichkeit eines Zweifels an der Richtigkeit meiner Voraussetzungen zu beseitigen, beschloß ich mit möglichster Genauigkeit den ganzen Vorgang an lebenden Objekten zu verfolgen, und tat dieses im selben Jahre 1908. Und in der Tat: meine Beobachtungen bestätigten in unzweideutiger Weise alle meine Voraussetzungen vollkommen.

Der Prozeß der Ausstülpung der Knospen beginnt damit, daß an beiden Enden der Knospenspitze Einstülpungen auftreten (Fig. 3e). Entsprechend dem fortschreitenden Einstülpungsprozeß treten die im Innern der Knospe befindlichen Tentakeln mehr und mehr aus dem Hohlraum derselben in denjenigen des Stolos hinein. Zugleich beginnt derselbe Prozeß in den benachbarten Knospen (Fig. 4, 5 u. 6). Übrigens kann dies nicht als Regel gelten: zuweilen hat sich eine Knospe bereits vollkommen ausgestülpt, während die benachbarten noch nicht einmal angefangen haben sich ins Innere des Stolos

vorzustülpen. Wie dem auch sein mag, tritt dennoch im Verlaufe des Prozesses ein Moment ein, wo sich die Tentakel einer, zweier oder dreier benachbarten Knospen im Hohlraum des Stolos dicht zusammendrängen. Damit endet die erste Phase der Ausstülpung, die man als Einstülpung bezeichnen kann, und zugleich beginnt die zweite Phase — die eigentliche Ausstülpung. Dieser Moment wird dadurch charakterisiert, daß annähernd in der Mitte jener Stolonenpartie, in der die Einstülpung vor sich ging, auf der der Knospe gegenüberliegenden Wand ein kleiner Hügel erscheint (Fig. 7); dieser wächst mit der Zeit, und schließlich zeigt sich an dieser Stelle ein hervorgetretener Tentakel. In den typischen Fällen bildet sich die Öffnung auf dem Hügel, durch welche der erste Tentakel hinaustritt, offenbar durch Zerreißen der Stolonenwand unter dem Drucke der Tentakel der sich aktiv ausstülpenden Knospe. Auf dieselbe Weise wird diese Öffnung für die Ausstülpung der benachbarten Knospen erweitert. Nur einmal konnte ich beobachten, daß die Öffnung im Stolo sich schon gebildet hatte, während die Knospen eben die erste Einstülpung an ihrem Gipfel aufwiesen. Ob die Öffnung hier auf dem Wege der Histolyse der Gewebe entstand oder durch eine zufällige Verletzung, weiß ich nicht zu sagen. Eins steht ohne Zweifel fest, daß schon wegen des isolierten Auftretens dieses Falles unter allen Beobachtungen er nicht als Regel, sondern nur als Ausnahme gelten kann.

Was die Art und Weise des Austretens des ersten Tentakels betrifft, so wurden zwei Varianten beobachtet: entweder biegt sich der Tentakel Uförmig um und durchbricht mit dem Winkel der knieförmigen Biegung die Öffnung (Fig. 8 u. 9), wonach er sich dann in Freiheit ausstreckt (Fig. 10), oder er kommt direkt mit seiner Spitze hervor, ohne sich vorher gebogen zu haben. Nach dem ersten Tentakel erscheinen auf dieselbe Weise die übrigen, wie auf den Figg. 11—15 angegeben ist, und schließlich stülpt sich die ganze Knospe aus. Da gleichzeitig mit dem Ausstülpungsprozeß auch der Teilungsprozeß der Knospe vor sich geht, d. h. die oben erwähnte Rinne an ihrem Gipfel sich mehr und mehr vertieft, so hat die vollkommen ausgestülpte Knospe gewöhnlich das Aussehen, wie es schematisch auf der Fig. 16<sup>1)</sup> dargestellt ist. Dabei ist es zuweilen schwer zu entscheiden, ob man solch eine Knospe als eine

1) In der vorläufigen Mitteilung ist eine solche Knospe (Fig. 4) etwas ungenau dargestellt.

mit 24 Tentakeln oder als 2 Knospen mit je 12 Tentakeln zu deuten habe.

Hier will ich noch einen pathologischen Fall beschreiben, den ich mehrmals beobachtete. Ich erwähne seiner deshalb, weil er, wie mir scheint, bis zu einem gewissen Grade erklären kann, was Ussow vielleicht zu seinem irrtümlichen Urteil über den Prozeß der Ausstülpung veranlaßt haben könnte. Infolge irgendwelcher zufälligen Verletzungen (z. B. bei der Präparierung mit Hilfe der Nadeln) nämlich kann sich an der Spitze der Knospe ein Riß im Gewebe bilden, wie das auf Fig. 17 zu sehen ist, und durch die so gebildete Öffnung können einige Tentakel hinaustreten. Auf den ersten Blick macht ein solcher pathologischer Fall den Eindruck, als ob sich hier die Tentakel ausstülpfen. Es ist sehr wohl möglich, daß Ussow auf Grund eines solchen Falles die Verwandlung der Form mit innern Tentakeln in die mit äußern Tentakeln als auf dem Wege der Ausstülpung der Tentakel geschehend sich gedacht oder wenigstens in diesen Gedanken bestärkt worden sein mag.

Ich muß bemerken, daß in der Bildung der Öffnung für die Ausstülpung der Knospen keinerlei Gesetzmäßigkeit existiert. Neben solchen Fällen, wo die Öffnung, die für die Ausstülpung einer Knospe gebildet wurde, für die benachbarten sich erweiterte, konnten auch mehrere Öffnungen beobachtet werden, die gleichzeitig am Stolo entstanden. Das muß ja auch so geschehen, wenn man in Betracht zieht, daß die Öffnungen sich nach Maßgabe der Ausstülpung der einzelnen Knospen bilden, die, wie gesagt, in dieser Hinsicht keiner besondern Folge unterworfen sind. Wie diese Öffnungen aber auch entstehen mögen, gegen Ende der Ausstülpung fließen sie alle zu einer gemeinsamen Spalte zusammen, die von einem Ende des Stolos bis zum andern sich hinzieht, und wenn der Prozeß der Ausstülpung beendet ist, so erhält man einen Stolo mit Knospen, der einem solchen vor der Ausstülpung gleicht, sich aber von ihm unterscheidet: erstens durch die äußern Tentakel und zweitens durch die umgekehrte Lage der Embryonalschichten (das Ectoderm außen, das Entoderm innen).

Da unter natürlichen Verhältnissen die Ausstülpung im Innern des Rogenkörnchens vor sich geht, so wird das Dotter der letztern passiv, infolge des Ausstülpungsprozesses selbst, in den Hohlraum der Knospen hineingedrängt. Infolgedessen werden die letztern ganz undurchsichtig.

Infolge einer irrtümlichen Vorstellung von der Verwandlung der Form mit innern Tentakeln in die mit äußern war Ussow gezwungen

zu behaupten, daß in der erstern „der von den Ectodermzellen energisch aufgenommene Eidotter durch die Entodermzellen hindurch in die Knospenhöhle eindringt und sich hier in Gestalt von Reserve-Nahrungsmaterial ansammelt.“<sup>1)</sup>

In der Tat aber erscheint der Prozeß der Ernährung und Assimilation bei *Polypodium* in keinem der bisher bekannten Entwicklungsstadien desselben irgendwie verkehrt. Diese Prozesse verlaufen vollkommen normal, sowohl vor wie nach der Ausstülpung der Knospen, weil der Dotter des Sterleteies die ganze Zeit über unmittelbar dem Entoderm anliegt, das also keinen einzigen Moment in seiner physiologischen Funktion gestört wird.

Die von Ussow beschriebene Ansammlung von Reservedotter ist schon aus dem Grunde unwahrscheinlich, weil — wie an den Schnitten zu sehen — dieser Dotter genau dasselbe Aussehen hat wie im Rogenkörnchen; folglich hätte der Dotter, der nach Ussow 3 Schichten (das Ecto-, Meso- und Entoderm) passiert haben würde, nicht im geringsten sein charakteristisches Aussehen verändert, nämlich das von großen, glänzenden Körnchen. Das wäre aber zum mindesten sehr zweifelhaft.

Endlich zeigen die Schnitte ganz klar, daß im Hohlraum der Knospen mit innern Tentakeln nichts Dotterähnliches vorhanden ist, während die Knospen mit äußern Tentakeln mit echtem Dotter vollgepfropft sind.

Somit haben denn vor der Ausstülpung die Embryonalschichten im Körper des *Polypodium* eine umgekehrte Lage: das Ectoderm innen, das Entoderm außen (Fig. 1 u. 2). Zieht man in Betracht, daß die Ausstülpung, wie oben gesagt, schon im Innern des Rogenkorns vor sich geht, so müssen wir den Schluß ziehen, daß diese mehr als sonderbare Tatsache nichts anderes ist als eine Anpassung des Organismus an die Ernährungsbedingungen: das Nährmaterial (der Dotter des Eies) umgibt rings den Körper des Parasiten, und da letzterer vor der Ausstülpung keinerlei Öffnungen zur Verbindung mit der Außenwelt hat, liegt zum Zwecke möglicher Ausnutzung des Nährmaterials sein Entoderm unmittelbar dem umgebenden Dotter an. Bei der Ausstülpung wird, wie erwähnt, der Dotter mechanisch in den Hohlraum des Parasiten hineingezwängt, und wenn letzterer bei seiner Befreiung aus dem Rogenkorn zum Leben im Wasser übergeht, ist er mit reichem Vorrat von Nährmaterial versehen.

1) Sperrdruck bei Ussow.

Mir kommt es darauf an, die umgekehrte Lage der Embryonal-schichten in einer bestimmten Periode des Lebens dieses Tieres möglichst zu betonen: sehr rätselhaft an sich, ist diese Tatsache schon deshalb interessant, weil sie nicht ohne Einfluß auf den Prozeß der Anlage der Gewebe geblieben ist, indem ihre Folgen, wie wir weiter sehen werden, in der eigentümlichen Lage der Muskulatur und des Nervengewebes im Körper von *Polypodium* zum Ausdruck gelangt sind.

Ausgestülpt im Innern des Eies zur Zeit des Laichens, erscheint der Parasit vollkommen reif zur freien Existenz, und wenn der Rogen ins Wasser gerät, zerreißt das *Polypodium* die Eihülle und geht zum Leben im Wasser über. Einige Zeit danach beginnt der Zerfall des Stolos in die einzelnen ihm aufsitzenden Knospen.

Hier weichen meine Beobachtungen wieder von denen Ussow's stark ab. Ussow behauptet, daß der frisch ausgetretene Stolo stets 32 „sekundäre“ Knospen trägt und beim Zerfall sich anfangs in 4 Teile mit je 8 Knospen teilt, wonach jeder Teil sich wieder halbiert, die so entstandenen Teile wieder usw., bis 32 einzelne Knospen entstanden sind.

Meine Beobachtungen weisen darauf hin, daß weder in der Zahl der Knospen am frischen, unbeschädigten Stolo noch im Zerfall der letztern irgendeine Beständigkeit oder Gesetzmäßigkeit herrscht. Die Zahl der Knospen am Stolo erscheint nicht fixiert, sondern variiert in sehr weiten Grenzen. Ich konnte aus den Rogenkörnern Stolonen mit einer sehr verschiedenen Anzahl von Knospen befreien, z. B. mit 16, 28, 44, 46, 58, 64 usw. Um zu zeigen, wie unregelmäßig der Zerfall des Stolos vor sich geht, greife ich aus meinen Tabellen zwei heraus, die sich auf Stolonen mit 44 und 64 Knospen beziehen. Um das Verständnis dieser Tabellen zu erleichtern, muß ich einige Erklärungen hinzufügen. Die Zahlen geben die Anzahl der Knospen an den Stolonen und ihren Teilen an. Durch Pluszeichen sind die Zahlen verbunden, welche die Zahl der Knospen an den Teilstücken des Stolos angeben, in welche der letztere während der Beobachtungsintervalle sukzessive zerfiel. Das Zeichen „;“ trennt die Beobachtungsergebnisse, die an einem Tage zu verschiedenen Stunden erhalten wurden. In Klammern stehen die Zahlen, welche die vorletzten (2 Knospen) und letzten (1 Knospe) Zerfallprodukte des Stolos darstellen, die aus der Beobachtung und daher weiter auch aus der Tabelle ausgeschlossen wurden.

Ich muß bemerken, daß es meistens sehr schwer ist, an einem frischen Stolo die Knospenzahl genau zu bestimmen. Das



takeligen Knospe zu 2 mit je 12 Tentakeln), so würden beim Zerfall des Stolos an Stelle der ungeraden Zahlen Brüche erscheinen, z. B. statt 3  $1\frac{1}{2}$  Knospen. Es ist klar, daß  $\frac{1}{2}$  Knospe nicht als selbständiger, organisch einheitlicher Teil des Stolos gelten kann.

Somit erscheint als Endprodukt des Zerfalles des Stolos eine Form mit 12 Tentakeln, deren schematische Darstellung in der Fig. 18 gegeben ist. Diese Form besitzt die Fähigkeit, sich in Tochterindividuen zu teilen und zugleich Gruppen neuer Tentakel zu bilden. Von der Kombination dieser Prozesse hängt es ab, ob sich die Form mit 12 Tentakeln weiter in 1 mit 24 Tentakeln verwandelt oder in 2 mit je 12 Tentakeln oder endlich in 2 mit je 6 Tentakeln. Nehmen wir in der Tat an, daß der Prozeß der Neubildung der Tentakel aus irgendeinem Grunde sehr schnell vor sich geht oder — was dasselbe wäre — daß der Teilungsprozeß des Individuums zurückbleibt, dann haben die neuen Tentakel (Fig. 19 *a—f*) Zeit zu wachsen und die Größe der alten, schon vorhandenen zu erreichen, während das Individuum noch sehr weit von seiner Teilung in 2 entfernt ist. Im Resultate erhalten wir die Form mit 24 Tentakeln (*f*). Jetzt wollen wir annehmen, daß beide Prozesse gleichzeitig und parallel vor sich gehen, so daß die neuen Tentakel die Länge der alten gerade dann erreichen, wenn das Individuum sich endgültig in 2 Tochterindividuen teilt (Fig. 20 *a—f*); in solch einem Falle haben wir 2 Formen mit 12 Tentakeln (*f*). Endlich, wenn die Bildung neuer Tentakel aus irgendeinem Grunde aufgehalten wird, während die Teilung des Individuums unterdessen normal vor sich geht (Fig. 21 *a—e*), so erhalten wir aus der Form mit 12 Tentakeln 2 mit 6 Tentakeln (*e*).

Bei der ersten Kombination geht die Teilung, wenn auch verlangsamt, dennoch ordnungsgemäß vor sich; sie endet nach Bildung der Form mit 24 Tentakeln, so daß wir hier eine Teilung derselben in 2 zu je 12 Tentakeln vor uns haben.

Unter normalen Bedingungen findet man in der ersten Zeit nach dem Zerfall des Stolos am häufigsten die Form mit 24 Tentakeln. Dann treten sie allmählich in geringerer Zahl auf, und die Formen mit 12 Tentakeln erscheinen häufiger. Danach bilden sich Formen mit 6 Tentakeln, deren Zahl mit der Zeit wächst, aber doch keine bedeutende wird, da das Erscheinen dieser Formen das nahe Ende des Lebens des *Polypodium* im Wasser ankündigt. Es macht sich also bei der Ablösung einer Generation durch die andere eine ge-

wisse Folge bemerkbar. Wovon dieses wohl abhängt? Mir scheint, daß hier folgende Erklärung zulässig ist.

Von den zwei erwähnten Prozessen — der Neubildung von Tentakeln und der Teilung des Individuums — muß der erstere vorherrschend als ein aufbauender angesehen werden. Er braucht also einen größern Zustrom von Nährmaterial. Wir sahen schon, daß bei der Ausstülpung das *Polypodium* mechanisch den Dotter in sich aufnimmt und so zum Leben im Wasser übergeht mit genügenden Nahrungsvorrat versehen. Diesen Vorrat nutzt es während der ganzen Periode des Wasserlebens aus und geht schließlich bei dessen vollem Verbrauch zugrunde. Das Nahrungsmaterial wird also allmählich verbraucht. In Abhängigkeit davon vermindert sich ebenso allmählich der aufbauende Prozeß der Neubildung von Tentakeln, während der Teilungsprozeß des Individuums, da er keine verstärkte Ernährung erfordert, die ganze Zeit über annähernd mit derselben Intensität vor sich geht. Deshalb überholt am Anfange der Periode des Lebens des *Polypodium* im Wasser der Prozeß der Neubildung von Tentakeln den Prozeß der Teilung des Individuums, und als Resultat erscheint die Form mit 24 Tentakeln; dann gleichen sich beide Prozesse in ihrer Intensivität mehr aus, wodurch die erwähnte Form weniger häufig wird und eine Menge Formen mit 12 Tentakeln auftritt; wenn endlich der Nahrungsmaterialvorrat zu Ende geht, so wird die Neubildung der Tentakel stark verlangsamt, während die Teilung des Individuums noch fortschreitet, und es erscheinen die Formen mit 6 Tentakeln.

Aus dem Vorhergehenden geht hervor, daß man als Grundform aller freilebenden Entwicklungsstadien von *Polypodium* wieder (wie im Stolo) die Form mit 12 Tentakeln ansehen muß; sie dient als Ausgangsform sowohl für die Form mit 24 Tentakeln wie auch für die mit 6 Tentakeln, die sich ihrerseits wieder in eine solche verwandeln. Auf diese Weise entstehen aus der Form mit 24 Tentakeln 2 mit 12 Tentakeln, aus der Form mit 12 Tentakeln ebenfalls 2 solche, aber aus der mit 6 Tentakeln kann nur 1 Form mit 12 Tentakeln entstehen. Folglich muß man in den Aquarien am häufigsten gerade die Form mit 12 Tentakeln antreffen. Die Wirklichkeit bestätigt vollkommen diese Annahme. Ich glaube, daß, wenn dem *Polypodium* für sehr lange Zeit genügende Nahrungszufuhr gesichert wäre, es sehr möglich ist, daß dann nicht nur alle Formen mit 6 Tentakeln durch Regeneration der Tentakel sich von neuem in solche mit 12 Tentakeln verwandeln würden, sondern es vielleicht

sogar gar nicht zur Bildung von Individuen mit 6 Tentakeln kommen dürfte. In Wirklichkeit jedoch kommen (wenn auch selten) als Teilungsprodukte der Formen mit 6 Tentakeln nicht nur solche mit 3, sondern auch mit 2 und 1 Tentakel vor, und ganz am Ende des Wasserlebens des *Polypodium* (etwa 1 Monat nach seiner Übertragung ins Wasser) kann man am Grunde der Aquarien einfache, formlose (aber lebende) Klümpchen finden ohne Mundöffnung, Mundkonus und Tentakel. Bis zu so hohen Grade kann die Teilbarkeit des *Polypodium* sich fortsetzen.

Früher erwähnte ich schon, daß die Stütztentakel sich schon im Innern der Knospen von den Tasttentakeln durch ihre geringere Länge und bedeutendere Dicke unterscheiden. Die freibleibenden Formen gestatten es festzustellen, daß noch ein weiterer Unterschied besteht, nämlich ein Unterschied in der Länge der beiden Tasttentakelpaare. Es erweist sich, daß das seiner Stellung nach mittlere Tentakelpaar kürzer ist als das äußere Paar. Wodurch dieser Unterschied zu erklären ist weiß ich nicht. Die Ursache aber, woher eine Differenzierung in Stütz- und Tasttentakel eingetreten ist, scheint mir in Folgendem zu bestehen.

Wir haben schon gesehen, daß von den freilebenden Formen des *Polypodium* als Grundform die mit 12 Tentakeln anzusehen ist. Bei dieser Form (Fig. 18) befinden sich die Stütztentakel gerade auf der dem Munde gegenüberliegenden Seite. Das *Polypodium* hält sich im Wasser gewöhnlich mit dem Munde nach oben und stützt sich auf die Tentakel, auf welchen es sich auf dem Substrat fortbewegt, so daß die Tentakel die Rolle von Gehfüßen spielen. Zu diesem Zwecke dienen eben jene Tentakel, die gerade der Mundöffnung gegenüberliegen und sich somit dem Substrat am nächsten befinden, d. h. die kürzern und dickern, die ich deshalb Stütztentakel nannte. Doch haben sie noch eine andere Funktion, die vielleicht noch wichtiger ist und uns noch mehr dazu berechtigt, sie als Stütztentakel im weitesten Sinne des Wortes zu bezeichnen: diese Tentakel dienen nämlich als Anheftungsorgane. Die Entdeckung dieser Funktion derselben verdanke ich der Beobachtung einer biologischen Tatsache, die mir überhaupt vieles im Bau (besonders im histologischen) des *Polypodium* klar machte. Ich hatte für die Polypodien ein Aquarium eingerichtet, das den natürlichen Bedingungen ihres Lebens möglichst nahekam. Ich bedeckte den Boden des Gefäßes mit Sand, goß Wasser darauf und setzte Pflanzen zur Versorgung des Wassers mit Sauerstoff hinein (das Wasser war fließend).

Einige Zeit nach dem Einsetzen der Polypodien nahm ich aus diesem Gefäß Sand in ein Uhrgläschen heraus mit Wasser und einem *Polypodium* und beobachtete letzteres unter dem binokularen Mikroskop. Dabei kam denn die interessante Tatsache zu Tage, daß das *Polypodium* auf dem Sande viel fester haftete als an dem Glasboden des Gefäßes. Wenn ich gegen dasselbe aus einer Pipette einen schwachen Wasserstrahl strömen ließ (immerhin aber einen so starken, daß es ohne Sand zweifellos vom Platze gerückt wäre), so wich sein Körper etwas in der Stromrichtung aus, einige Tentakel reckten sich, doch blieben sie am Boden haften und verhinderten so eine Verschiebung des *Polypodium*. Natürlich kann man es durch einen starken Strahl oder durch Nadeln vom Platze schieben, dabei ziehen aber die festhaftenden Tentakel je ein oder zwei Sandkörnchen (vielleicht auch mehr) mit sich, zuweilen diese aus tiefer liegenden Sandschichten herausholend. Ich durchmusterte darauf einige Polypodien, die ich aus diesem Aquarium ohne Sand entnahm, um mich zu überzeugen, ob die Sandkörnchen sich an die Tentakel geklebt hatten oder nicht. Es erwies sich, daß jedes der von mir untersuchten Polypodien Sandkörnchen mitschleppte, die nur einzig und allein an den Stütztentakeln hafteten (wenn auch nicht an allen), und daß nicht ein einziges von ihnen den Tasttentakeln anhing. Die Sandkörnchen waren an die Tentakel durch eine Menge von sie umklammernden Nesselfäden befestigt. Wenn man den Bodensatz von der Stelle nimmt, wo die Polypodien sich befanden, so kann man unter dem Mikroskop stets eine Masse entladener Nesselkapseln sehen, deren Fäden die verschiedenen Teilchen dicht umspinnen.

Die Tasttentakel sind im Gegenteil zu den Stütztentakeln offenbar mehr für die Verteidigung des Tieres angepaßt; wenigstens bringt uns folgende Beobachtung auf diesen Gedanken. Wenn das *Polypodium* irgendeinem allgemeinen Reize unterliegt (z. B. einem thermischen, elektrischen usw.) oder einem lokalen, der aber stark genug ist, um sich über den ganzen Körper auszubreiten und so zu einem allgemeinen zu werden, so biegen sich alle Tasttentakel nach der Mundöffnung hinein und bedecken dieselbe. Eine ebensolche Reaktion erfolgt unabänderlich auch einzeln von seiten eines jeden Tentakels, wenn er einen unbedeutenden lokalen Reiz erleidet; er biegt sich jedesmal zum Munde hin ein. Bei den doppelt symmetrischen Formen (denen mit 24 und mit 12 Tentakeln) verkürzt sich der Mundkonus dabei entweder gar nicht, oder (bei starkem Reiz) er verkürzt sich gleichmäßig in seinem ganzen Umfange. Bei den

monosymmetrischen Formen, d. h. denen mit 6 Tentakeln, biegen sich unter solchen Umständen nicht nur die Tasttentakel zum Munde hin ein, sondern auch der Mundkonus biegt sich den Tentakeln entgegen, als suche er Schutz unter ihrer Deckung.

Jeder Tentakel zieht sich nicht gleichzeitig in seiner ganzen Länge zusammen, sondern allmählich, vom distalen Ende hin zum proximalen. Dabei befindet sich, wenn die Kontraktionswelle den Basalteil des Tentakels erreicht, das distale Ende desselben schon im Stadium der Erschlaffung. Das bezieht sich natürlich auf die Fälle, wenn der Tentakel kurzen, einzelnen Reizwirkungen unterworfen wird.

Bei tetanischen Verkürzungen bleibt der Tentakel natürlich im Kontraktionszustande eine gewisse Zeit lang und in seiner ganzen Länge.

Die Reizempfänglichkeit der Tentakel ist im Laufe der verschiedenen Lebensperioden des *Polypodium* nicht die gleiche: sie wächst mit dem Alter desselben. In den Knospen mit innern Tentakeln sind letztere noch sehr wenig reizbar. Wenn man eine solche Knospe leicht von außen reizt (also deren Entoderm), so erfolgt keinerlei Reaktion. Verstärkt man aber den Reiz, so daß auf die innen liegenden Tentakel ein merkbarer Druck ausgeübt wird, so kann eine Reaktion erfolgen, indem einige Tentakel sich kontrahieren. Bei den ausgestülpten Knospen sind die Tentakel schon bedeutend empfindlicher, obwohl sie sich noch ziemlich langsam zusammenziehen. Außerdem beobachtet man hier im Gegensatze zu den innern Tentakeln eine Eigenbewegung derselben, d. h. eine Kontraktion ohne sichtbaren Reiz. Wie die Empfindlichkeit nimmt auch die Schnelligkeit der Reaktion bei den Tentakeln desto mehr zu, je älter das *Polypidium* wird.

Um mit den Tentakeln abzuschließen, will ich noch meine Beobachtungen über die Entstehung neuer Tentakel am Körper des *Polypodium* bei der Verwandlung einer Form in die andere durch Regeneration anführen. Die neuen Tentakel werden in bestimmter Reihenfolge angelegt. Wenn man eine Form mit 12 Tentakeln von der Seite ansieht, wo die Stütztentakel stehen, so bemerkt man leicht, daß die Tentakel immer nach einem bestimmten Plan verteilt sind, nämlich nach den Bogen zweier konzentrischer Ellipsen: die Stütztentakel an dem innern Bogen, die Tasttentakel am äußern, wie das nebenbei auf Textfig. A dargestellt ist. Dabei sind natürlich beide Gruppen mit 6 Tentakeln vollkommen symmetrisch zu-

einander gestellt und bilden im allgemeinen gleichsam die Bogen zweier imaginären, geschlossenen, konzentrischen krummen Linien, die auf der Textfig. A durch Punktierung ergänzt sind. Dies gilt für alle freilebenden Formen von *Polypodium*, und diesem Gesetz folgen alle sich neubildenden Tentakel bei ihrer Entstehung. Bei den Formen mit 12 Tentakeln z. B. werden alle neuen Tentakel in der Ordnung angelegt, wie das auf Textfig. B abgebildet ist, wo im linken Kreise die Gruppe neuentstandener Tentakel in der rechten Hälfte desselben liegt, im rechten Kreise umgekehrt.

Was die zeitliche Folge der Entstehung der Tentakel anbelangt, so kann man auch hier ein bestimmtes Gesetz bemerken: zuerst erscheint immer das Paar der äußern Tasttentakel (Textfig. B a), ihnen folgen die Stütztentakel, und zuletzt wird das Paar der mittlern Tasttentakel angelegt (Textfig. B b). Die Tentakel erscheinen als kaum bemerkbare Höckerchen, die mit der Zeit größer werden und zu wirklichen Tentakeln auswachsen. Wenn die Stütztentakel angelegt werden, so haben die äußern Tasttentakel das Aussehen von konischen Erhöhungen; wenn aber die kaum merkbaren Höckerchen

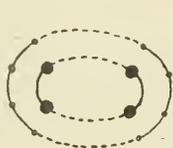


Fig. A.

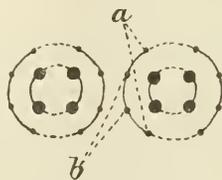


Fig. B.

der mittlern Tasttentakel erscheinen, stellen die äußern Tasttentakel schon vollkommen ausgebildete, aber noch kleine Tentakel dar, während die Stütztentakel zu dieser Zeit als kleine Kegel erscheinen. Somit beginnt die Tentakelbildung mit den äußern Tasttentakeln, ihnen folgen die Stütztentakel und dann die mittlern Tasttentakel, und ihre Länge nimmt, wie wir oben sahen, in der Richtung von den äußern Tasttentakeln über die mittlern Tasttentakel zu den Stütztentakeln ab. Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, daß die mittlern Tasttentakel bei ihrem Wachstum in die Länge die Stütztentakel überholen. Dafür sind aber letztere, wie bekannt, dicker als die Tasttentakel.

Es bleibt nun noch die Frage über die Bildung der Mundöffnung bei *Polypodium* zu erörtern übrig.

Nachdem alle Knospen sich ausgestülpt haben, die am Stolo

sitzen, verwächst die Öffnung in seiner Wand, die während des Ausstülpens durch Zerreißen der Gewebe sich bildete, so daß wieder ein vollkommen geschlossener Stolo mit Knospen entsteht, der mit diesen einen gemeinsamen Hohlraum besitzt, welcher jeder Kommunikation mit der Außenwelt entbehrt. Der Unterschied zwischen diesem Stadium und dem vor dem Ausstülpungen besteht nur in der umgekehrten Lagerung der Embryonalschichten und darin, daß jetzt die Tentakel nicht innerhalb, sondern außerhalb der Knospen sich befinden. Die Bildung der Mundöffnung beginnt nun in diesem Stadium: in der den Knospen gegenüberliegenden Wand des Stolos erscheinen Öffnungen, aus denen später der Mund entsteht. Folglich entstehen die Mundöffnungen sekundär und vollkommen selbständig, unabhängig von dem Riß in der Stolonenwand, der zum Ausstülpen diente. Der Prozeß der Bildung des Mundes geht, wie die Ausstülpung der Knospen, ohne jede Regelmäßigkeit vor sich und hat durchaus keine bestimmte Beziehung zum Zerfall des Stolos. An einem frischen, heilen Stolo kann sich z. B. in seiner ganzen Länge ein ununterbrochener Spalt hinziehen (Fig. 22 *m*), wobei natürlich auch alle Teile des Stolos, die aus seiner Teilung resultierten, fertige Mundöffnungen besitzen werden. Oder an verschiedenen Stellen des Stolos können gleichzeitig oder nacheinander einzelne Öffnungen entstehen (Fig. 23 *m*), aber ohne jede bestimmte Ordnung, sowohl zeitlich wie räumlich; aber alle diese Öffnungen haben die Form von Spalten und sind stets in bestimmter Weise orientiert, nämlich in der Längslinie des Stolos. Da zur Zeit der Bildung der Öffnungen am Stolo auch dessen Zerfall vor sich geht, so ist es natürlich, daß die hierbei entstehenden Teile desselben entweder eine Mundspalte oder auch keine besitzen können, was davon abhängt, in welcher Beziehung die Teilungsstellen des Stolos zu den Bildungsstellen der Mundöffnungen stehen. So werden auf der Fig. 23, wo die punktierten Linien, die quer über den Stolo gehen, die Stellen seines Zerfalls bezeichnen, die Teile *ab*, *bc* und *de* Mundöffnungen besitzen, während die Teile *cd* und *ef* ohne solche bleiben. In solchen Fällen bilden sich die Mundspalten an den Teilen des Stolos erst nach deren Abtrennung von dem letztern.

Aus allem, was uns über die Bildung des Mundes bekannt ist, geht hervor, daß sich am Aufbau des Mundkegels der freilebenden Form nicht nur Knospenkörper und Fuß, sondern auch der entsprechende Teil der Stolonenwand beteiligt.

### Die Histologie.

Der Körper von *Polypodium* besteht aus 2 Schichten, dem Ectoderm und dem Entoderm, die voneinander durch eine Stützlamelle getrennt sind, an welcher die Muskelfasern angeheftet sind. Unmittelbar unter der Stützlamelle (vom Ectoderm aus gerechnet) liegt das Nervenetz. An einigen Stellen, nämlich in den Tentakeln und bei den freilebenden Formen auch im Mundkegel, befindet sich zwischen dem Entoderm und der Stützlamelle noch eine ziemlich dicke Schicht einer gallertigen Masse, die Mesoglöa, die soweit flüssig ist, daß in ihr bei Kontraktion der Tentakel und des Mundkegels runde Zellen vollkommen frei umherschwimmen, die von den Strömungen der Flüssigkeit passiv mitgerissen werden.

### Das Ectoderm.

In der Form mit innern Tentakeln kleidet das Ectoderm die ganze innere Höhlung des Stolos mit den Knospen vollkommen aus und geht unmittelbar auf die Tentakel über, wie das am Schema klar ersichtlich ist (Fig. 24). In den freilebenden Stadien sind die Beziehungen der Schichten, wie schon mehrfach erwähnt, umgekehrt, d. h. das Ectoderm bildet die äußere Begrenzungsschicht. In den Stadien, wo der Mundkegel schon vollkommen ausgebildet ist, geht an dessen Spitze das Ectoderm unmittelbar in das Entoderm über, indem es so die Umrisse der Mundöffnung darstellt.

Hinsichtlich des Baues des Ectoderms haben alle bisher bekannten Stadien der Entwicklung von *Polypodium* keine prinzipiellen Unterschiede aufzuweisen. Überall ist das Ectoderm aus 3 Arten von Zellen gebildet: Epithel-, Nessel- und Embryonalzellen („Interstitialzellen“ nach KLEINENBERG).

Die Deckschicht des Ectoderms besteht bei *Polypodium* aus Epithelzellen, zwischen denen mehr oder weniger dicht die Nesselzellen sitzen. Fig. 24 und 25 geben einen Begriff von dem allgemeinen Aussehen dieser Schicht, wie sie an Schnitten erscheint. Es gibt hier durchaus keine spezifischen Oberhautzellen im gewöhnlichen Sinne des Wortes; ihre Funktionen übernehmen Epithelzellen, die besonders in den freilebenden Stadien das Aussehen von drüsigen Zellen mit einem sehr großen vacuolisierten Zellkörper und einen dünnen, langen Stiel haben. Die Vacuole hat hier meistens die Struktur eines großmaschigen Netzes, in dessen Maschen man oft sogar an lebenden Zellen sehr kleine Kügelchen sehen kann (Fig. 26).

Das Protoplasma der Epithelzelle mit sehr entwickelter Vacuole ist zu einer sehr dünnen Schicht um letztere herum zusammengeschrumpft. Im proximalen Teil der Zelle aber zieht es sich in einen mehr oder weniger langen und in Abhängigkeit davon mehr oder weniger dünnen Stiel aus. In der Länge und Dicke variiert der Stiel ziemlich bedeutend. Die Ursachen dieser Erscheinung werden weiter unten betrachtet. Im oberen Teil des Stieles, direkt unter der Vacuole oder etwas niedriger, befindet sich der Kern.

Auf Flächenbildern erscheinen die Epithelzellen polygonal (Fig. 27), wobei in den Winkeln zwischen ihnen die Nesselzellen liegen, welche sich in verschiedenen Entwicklungsstadien befinden.

Alle angeführten Abbildungen von Epithelzellen wurden nach Macerationspräparaten angefertigt. Diese Zellen waren also zuerst fixiert und wurden dann isoliert. Ein etwas anderes Bild gaben lebende Epithelzellen, die durch vorsichtigen Druck auf das Deckglas isoliert wurden. Die hierbei hervorquellenden Epithelzellen zeigten einen Stiel, der mit seinem proximalen Ende an der Stützlamelle (Fig. 28) befestigt war. Vollkommen befreit und durch keinen äußern Druck mehr eingeengt, zieht eine solche Zelle den Stiel allmählich ein und rundet sich ab (Fig. 29). Hieraus folgt, daß der Stiel der Epithelzelle kein selbständiger, vorgebildeter Fortsatz der letztern ist, sondern nur einen unter dem Drucke der umgebenden Gewebe hervorgestreckten Teil ihres Protoplasmas darstellt. Am distalen Ende der Zelle findet man oft nicht eine, sondern mehrere Vacuolen, die durch dünne Plasmawände voneinander getrennt sind (Fig. 30). Es ist wohl möglich, daß das grobmaschige Netz der Vacuole der konservierten Epithelzellen als Ausdruck des Vorhandenseins von mehreren Vacuolen zu deuten ist.

Dieses ungewöhnliche Aussehen der ectodermalen Deckschicht von *Polypodium* läßt sich durch die Art der Entstehung der Epithelzellen erklären. Da aber diese Frage sehr eng mit den Nesselzellen zusammenhängt, so will ich sie erst nach Darlegung meiner Beobachtungen über den Bau, die Entwicklung und die Funktion der Nematocysten erörtern.

### Die Nesselzellen.

Die Nesselzellen von *Polypodium* können nach der Größe der in ihnen eingeschlossenen Kapseln in zwei Kategorien eingeteilt werden: Zellen mit großen Kapseln und Zellen mit kleinen Kapseln. Die erstern sind auf den Stützentakeln konzentriert und zwar haupt-

sächlich an deren Enden, obgleich sie zuweilen als Ausnahme sich auch an den Tasttentakeln vorfinden und sogar auch am Mundkegel. An den Enden der Stütztentakel sind sie sehr dicht gehäuft, eine förmliche Nesselbatterie bildend. Infolge dieses Umstandes erscheinen die Enden der Stütztentakel bei durchfallendem Licht für das unbewaffnete Auge oder bei geringer Vergrößerung dunkel und fast undurchsichtig, bei reflektiertem Licht aber (auf dunklem Grunde) haben sie eine zartweise Farbe.

Die kleinen Kapseln sind über das ganze Ectoderm des Körpers ziemlich gleichmäßig zerstreut, aber bei weitem nicht so dicht wie die großen Kapseln in den Enden der Stütztentakel. Eine Ausnahme bilden nur der Rand der Mundöffnung, wo die kleinen Kapseln hinsichtlich ihrer Gehäuftheit nicht hinter den großen an den Stütztentakeln zurückstehen, und die Stütztentakel selbst, wo die Zahl dieser Kapseln im Gegenteil im Vergleich mit dem Mundkegel und den Tasttentakeln vermindert ist. Außerdem sind an den Enden der Tasttentakel die kleinen Kapseln etwas dichter vereinigt als in deren Längsrichtung, aber dieser Unterschied erreicht nie den Grad wie bei den Stütztentakeln.

Die großen Nesselkapseln haben das Aussehen von glänzenden Kreisflächen, die von doppelten Konturen umgeben sind. Bei passender Lage der Kapseln kann man sehen, daß an dem distalen Ende (Pol) derselben die Wand eine kleine, aber gut bemerkbare kegelförmige Erhöhung bildet (Fig. 31). Mit dieser Erhöhung liegt die Kapsel gewöhnlich der dünnen Plasmaschicht am distalen, d. h. nach außen gewandten, Ende der Nesselzelle an. Bei Entladung der Kapsel wird deren Faden aus der Spitze der erwähnten kegelförmigen Erhöhung hervorges Schleudert. Bei starker Vergrößerung erscheint diese Spitze ein wenig abgestutzt, was offenbar für das Vorhandensein einer Öffnung spricht.

Die Wand der Kapsel erscheint, wie schon gesagt, in doppelter Kontur und hat eine feste Konsistenz. Letzteres wird dadurch erwiesen, daß nur bei genügend starkem Drucke auf das Deckglas einige Kapseln platzen. Außerdem besitzen die Wände der Kapseln noch eine Eigenschaft: sie sind elastisch. Das folgt mit logischer Notwendigkeit aus folgender Beobachtung. Im Wasser haben lebende entladene Kapseln eine vollkommen runde Form. Vertauscht man das Wasser mit starkem Spiritus, so schrumpfen die Kapseln ein und nehmen unregelmäßige Umrißformen an; wird dann der Spiritus aufs neue durch Wasser ersetzt, so dehnen sich die Kapselwände

aus, und die anfängliche runde Form wird wieder hergestellt. Dieser Versuch kann vielemal hintereinander mit stets demselben Erfolge wiederholt werden. Zuweilen, wenn auch sehr selten, konnte ich eine Erscheinung beobachten, die auf Fig. 32 dargestellt ist: es schien, als ob im Innern der festen Hülle noch eine andere sich befand, die dünner und zarter war und zusammenschrumpfend sich von der äußern abtrennte. Dieser Umstand weist darauf hin, daß die Kapseln eine zweifache Hülle besitzen.

Der Inhalt einer unentladenen Kapsel erscheint körnig. In einigen sehr günstigen Fällen gelang es mir, die Windungen des Fadens ganz deutlich zu sehen, die unmittelbar der innern Wandseite der Kapsel anlagen (Fig. 33). Diese Beobachtungen bewiesen, daß der Faden im Innern der Kapsel liegt, ziemlich unordentlich zusammengerollt. Zwischen seinen Windungen ist im Innern der Kapsel eine besondere gelblich gefärbte Masse eingeschlossen, die stark lichtbrechend ist; das ist das Kapselsecret. Da es als einzelne glänzende Pünktchen durchschimmert, verleiht es der unentladenen Kapsel ein körniges Aussehen. Von dieser Substanz wird noch weiterhin die Rede sein. An einigen Präparaten sieht man deutlich, daß der Nesselfaden an der erwähnten kegelförmigen Erhöhung der Kapselhülle beginnt, sich ins Innere der letztern wendet und sich in den eigenen Windungen verliert. Bei starkem Druck auf das Deckglas gelingt es, die Entladung vieler, bei weitem aber nicht aller Kapseln zu veranlassen. Darauf verschwindet die kegelförmige Erhöhung, und die Kapsel nimmt eine vollkommen runde Form an. Hierbei verkleinert sich ihr Umfang: so beträgt der äußere Durchmesser einer reifen Kapsel vor der Entladung 0,016 mm, nach derselben aber 0,012 mm. Der Nesselfaden bleibt auch nach der Herausschleuderung in Verbindung mit der Kapsel, da er mit seinem Basalende an ihr befestigt ist. Er stellt eine (1,2 mm) lange dünnwandige Röhre dar, die etwa 0,0025 mm breit und an ihrem distalen Ende geschlossen ist; trotz aller Mühe konnte ich keinerlei Öffnung finden. Außen ist der Nesselfaden spiralig von einem andern umwunden, der sehr dünn und zuweilen kaum erkennbar ist. Wenn man von der Spitze des Nesselfadens auf die Kapsel sieht, so verläuft der dünne Faden zum Beobachter hin schraubenförmig in der Richtung des Uhrzeigers (im Gegensatz zum Nesselfaden vieler anderer Cölenteraten) (Fig. 34). Der Inhalt einer entladenen Kapsel, wie auch der des Fadens, stellt eine homogene, wässrig durchsichtige Flüssigkeit dar, die in lebenden Kapseln durch

Methylenblau intensiv blau gefärbt wird, während der Inhalt unentladener Kapseln sich entweder gar nicht oder nur sehr schwach färbt (die Kapselhülle wird durch Methylenblau überhaupt nicht gefärbt). Übrigens muß ich bemerken, daß zuweilen beim Färben mit Methylenblau eben entladener Kapseln der Inhalt einiger von ihnen und ihrer Fäden sich nicht durchgängig färbt, sondern nur stellenweise, wobei die gefärbten und ungefärbten Partien in Form, Zahl und Verteilung eine große Mannigfaltigkeit aufweisen. Genaue werde ich hierüber berichten, wenn wir auf die Ursachen der Entladung der Nesselkapseln zu sprechen kommen.

Bei der Entladung der großen Nesselkapseln stülpen sich ihre Fäden aus. Hiervon kann man sich vollkommen klar überzeugen, wenn man seinen Blick auf eine noch nicht vollständig entladene Kapsel richtet oder wenn man unter dem Mikroskop den Entladungsprozeß selbst beobachtet. Im erstern Falle sieht man, daß im Innern des ausgeschleuderten Fadenteiles, der vollkommen glatte, ebene Konturen besitzt, ein anderer Faden liegt, der den noch nicht ausgestülpten Teil des Nesselfadens darstellt. Er beginnt immer vom distalen Ende des schon ausgeschleuderten Teiles und endet je nach dem Entladungsgrade, noch innerhalb der Kapsel, hier zuweilen sogar noch einige Windungen machend (Fig. 35), oder außerhalb derselben, irgendwo auf der Strecke des ausgestülpten Fadenteiles (Fig. 36). Bei der Beobachtung des Entladungsprozesses sieht man deutlich, wie das noch nicht ausgestülpte Ende des Nesselfadens sich im Innern des ausgeschleuderten Teiles in der Richtung von der Kapsel fort bewegt, wobei die Länge des erstern sich allmählich vermindert, während die Länge der zweiten dementsprechend zunimmt. Der nicht ausgeschleuderte Teil des Fadens unterscheidet sich in seinem Aussehen scharf vom ausgeschleuderten: er hat einen unvergleichlich kleinern Durchmesser, unregelmäßige Umrisse und ist stark lichtbrechend. Alles dies hängt offenbar davon ab, daß seine Wände kollabieren und im Innern nur ein sehr kleines Lumen übrig bleibt.

Die kleinen Nesselkapseln besitzen ebenfalls eine vollkommen runde Form, unterscheiden sich aber von den großen durch einen bedeutend geringern Umfang (ihr äußerer Durchmesser beträgt 0,007 mm). Ihre Hülle ist dünner, hat aber offenbar auch eine feste Konsistenz, ist elastisch und bildet am distalen Ende ebenfalls eine kleine kegelförmige Erhöhung, an deren Spitze ein Nesselfaden befestigt ist. Dieser Faden ist aber zum Unterschiede vom Faden

der großen Kapseln 1. durch geringere Länge und Breite, 2. durch das Fehlen der dünnen Spirale und 3. dadurch charakterisiert, daß einige seiner ersten Windungen in eine ganz regelmäßige Spirale zusammengelegt sind, deren Achse mit der der Kapsel zusammenfällt, d. h. mit deren Maximaldurchmesser, welcher durch die Spitze der kegelförmigen Erhöhung geht; nur das distale Ende des Fadens liegt unordentlich zusammengerollt ähnlich wie der Faden der großen Kapseln.

Außerdem unterscheiden sich die kleinen Kapseln von den großen noch durch das Vorhandensein eines Cnidocils, das fast bei allen großen Kapseln fehlt.

Das Cnidocil der kleinen Kapseln hat das Aussehen eines feinen, dünnen Auswuchses von ungefähr 0,02 mm Länge. Es reicht bis zur Kapsel selbst und ist offenbar mit seinem Basalende an deren Hülle befestigt (Fig. 37). Leider kann ich keine Beschreibung aller Einzelheiten im Baue der kleinen Nesselkapseln geben, sowie auch nicht ihres Cnidocils, da einige derselben von mir nicht erkannt wurden wegen der äußerst geringen Größe der kleinen Kapseln.

Wie die großen so sind auch die kleinen Kapseln im reifen Zustande von Vacuolen umgeben (Fig. 31 u. 37), die man am ehesten an lebenden Zellen feststellen kann, während die Fixierungsflüssigkeiten oft ihren Umfang verringern, sogar bis zu gänzlichem Verschwinden, so daß man an konservierten Nesselzellen bei weitem nicht immer diese Vacuolen zu sehen bekommt. Ich muß aber bemerken, daß die lebenden Zellen keine gleichbleibende Größe der Vacuolen aufweisen: in einigen Zellen sind sie größer, in andern kleiner, zuweilen bis zu einer dünnen Schicht herabsinkend, welche die Kapsel umzieht. Letztere Fälle sind übrigens ziemlich selten.

Jede Vacuole besitzt eine eigne, sehr dünne Hülle, welche sie von dem sie umgebenden Plasma trennt. Das wird durch folgende Beobachtung bewiesen. Wenn man auf das Deckglas, in dem sich in reinem Wasser ein lebender Polyp befindet, einen bestimmten Druck ausübt, so reißen viele Nesselzellen ab und treten, das Ectoderm verlassend, in das umgebende Wasser heraus. Die Vacuolen sind in derartig isolierten Zellen im Vergleich zu den Gewebszellen vergrößert. Oft kann man sehen, daß die Kapseln sich im Innern derselben frei bewegen. Nach einiger Zeit platzt die Hülle einer solchen Zelle, und das Protoplasma zerfließt, indem es die Vacuole mit der in ihr eingeschlossenen Kapsel frei läßt. Diese Vacuole bleibt nach der Zerstörung der sie enthaltenden Zelle heil und fährt einige Zeit

fort selbständig zu existieren; dann platzt auch ihre Hülle, und die Kapsel wird vollständig frei.

Bei den Nesselzellen mit großen Kapseln ist die Vacuole am distalen Ende der Zelle, mit dem letztere nach außen gewandt ist, durch eine Plasmaschicht von verschiedener Dicke begrenzt. Im allgemeinen kann man annehmen, daß, je größer der Umfang der Vacuole, desto geringer diese Schicht ist; dementsprechend erscheint sie bei der Mehrzahl der Zellen ziemlich dünn und erreicht so zuweilen in dieser Hinsicht das Äußerste, nämlich die Dicke einer häutigen Hülle. Bei fixierten Zellen mit kleinen Kapseln sieht man an dieser Stelle einen kleinen, die Basis des Cnidocils umkleidenden plasmatischen Kragen in Gestalt einer Erhöhung von der Form eines abgestumpften Kegels. Am entgegengesetzten, proximalen Pol der Vacuole liegt in ihrer Nähe der Kern der Nesselzelle. Das Basalende der letztern ist zu einem Stiel ausgezogen, mit dem die Zelle an die Stützlamelle befestigt ist. Dieser Stiel bildet kein morphologisch differenziertes Organ der Zelle, sondern erscheint nur als ein durch den Druck des umgebenden Gewebes ausgestreckter Teil des Zellkörpers. Dieser Teil existiert als Stiel nur so lange, als die Zellen aufeinander einen Druck ausüben: bei Zunahme des letztern ist das von der Vacuole aufgetriebene distale Ende jeder Zelle bestrebt, sich von der Stützlamelle zu entfernen, hält sich aber durch den Stiel fest, der auf diese Weise sich verlängert und dementsprechend dünner wird. Eine Verminderung des Seitendruckes wirkt umgekehrt: die Stiele werden kürzer und dicker. Bei aus dem Ectoderm herausgetretenen, vollkommen isolierten, lebenden Zellen verkürzt sich der Stiel allmählich und verschwindet schließlich ganz, so daß die Zelle fast rund (Fig. 38) wird; die größte Protoplasmamasse konzentriert sich um den Kern, und nur eine dünne Schicht derselben umgibt die Vacuole am entgegengesetzten Ende. Die vom Drucke des umgebenden Gewebes befreite Zelle zieht also ihren Stiel vollkommen ein, und dies beweist, daß letzterer ein Teil des undifferenzierten Protoplasmas ist mit allen Eigenschaften der letztern, auch elastisch. Da bei der Maceration die Zellen in ihrem Zusammenhange fixiert und erst später isoliert werden, so ist es natürlich, daß sie an Macerationspräparaten immer einen Stiel besitzen.

Einige Nesselzellen enthalten nicht eine, sondern zwei oder sogar mehrere Kapseln. Es kam vor, daß ich Zellen mit 4—5 großen Kapseln fand (Fig. 39). Kleine Kapseln können in einer Zelle in

noch größerer Anzahl vorkommen (Fig. 40). Was die Zahl der Vacuolen anlangt, so kommen sehr verschiedene Fälle vor: entweder ist jede Kapsel von einer eignen Vacuole umgeben, die von den benachbarten durch eine dünne Wand getrennt ist (in solchen Fällen nehmen die Vacuolen infolge des gegenseitigen Druckes polygonale Umrisse an, Fig. 41), oder alle Kapseln sind in eine große gemeinsame Vacuole eingeschlossen (Fig. 39 u. 40).<sup>1)</sup>

Ziemlich oft findet sich unter mehreren Kapseln, die in einer Zelle enthalten sind, eine oder zwei leere, die gar keinen Inhalt besitzen (Fig. 39). Sind in einer Zelle nur zwei Kapseln, so ist die eine von ihnen oft leer. Die leeren Kapseln haben das Aussehen und die Größe von entladenen Kapseln und unterscheiden sich von ihnen nur durch die vollständige Abwesenheit des Fadens. Sie färben sich in Methylenblau gar nicht.

Aus der kurzen hier angeführten Beschreibung der Morphologie der Nesselzellen von *Polypodium* ist ersichtlich, daß sie gar nicht so einfach sind, wie GRIMM (1873) und USSOW (1887) es sich vorstellten. Abgesehen davon, daß die genannten Autoren keinen Unterschied zwischen den beiden Arten von Nesselzellen machten, hatten sie sich von ihrem Bau eine falsche Vorstellung gebildet. GRIMM stellt das Nessellement in Gestalt einer kleinen, kugelförmigen Kapsel mit einfachen, ausgeschleuderten Faden dar, der bis auf  $\frac{2}{3}$  von der Basis hinauf ganz glatt und im letzten Drittel körnig ist. USSOW aber sagt: „Die Nessellemente entwickeln sich in besondern Cnidoblasten und haben das Aussehen fadenförmiger, geknöpfter, einfacher Gebilde ohne besondere Bewaffnung.“ Im Gegensatz hierzu sahen wir, daß die morphologische Zweigestaltigkeit, die Anwesenheit von Cnidocilen, das Vorhandensein einer dünnen Spirale, welche den Nessel-faden (der großen Kapseln) umwindet, und anderes mehr den Bau der Nesselzellen von *Polypodium* sehr viel komplizierter erscheinen läßt.

Oben war davon die Rede, daß *Polypodium* 2 Arten von Tentakeln besitzt, nämlich Stütztentakel und Tasttentakel. Ferner sahen wir, daß auch seine Nesselzellen von zweierlei Art sind, große

1) Es ist sehr möglich, daß auch in diesem Falle ursprünglich mehrere Vacuolen vorhanden waren mit je einer Kapsel, dann aber durch Schwinden der dünnen Zwischenwände eine große Vacuole mit mehreren Kapseln aus ihnen entstanden ist.

und kleine, wobei die erstern sich ausschließlich auf die Stütztentakel beschränken und sich hauptsächlich an deren Enden befinden. Wir wissen endlich, daß eben gerade dank diesen Kapseln und ihren Fäden die Stütztentakel instande sind, die Rolle von Haftorganen zu spielen. Die Gesamtheit dieser Tatsachen gestattet es uns, verschiedene histologische Fragen zu entscheiden, viele Besonderheiten in der Organisation von *Polypodium* klarzustellen, die ohne dieses ganz unbegreiflich bleiben würden. So z. B.: warum besteht bei *Polypodium* ein so bedeutender Unterschied in der Länge, Dicke und Reizbarkeit der Tast- und Stütztentakeln? Weil die Tasttentakel als Verteidigungsorgane dienen (ihre Fähigkeit zu aggressiver Tätigkeit ist für mich sehr zweifelhaft), so müssen sie länger sein, um ihre Wirkungssphäre in der Umgebung möglichst auszuweiten; gleichzeitig aber müssen sie beweglicher (also dünner) und empfindlicher sein, um mit größerem Erfolge ihre Funktionen ausüben zu können. Die Stütztentakel aber müssen kurz sein, da es für das *Polypodium* vorteilhafter ist, sich näher am Substrat zu halten; dicker müssen diese Tentakel sein, weil sie Stütztentakel sind, und deshalb entwickelt sich in ihnen eine ziemlich dichte Schicht widerstandsfähiger Substanz, die Mesogläa. Endlich ist eine große Reizbarkeit für sie nicht nur unnütz, sondern direkt schädlich, da sie bei ihrer beständigen Berührung mit dem Boden in beständigem Kontraktionszustande (Tetanus) sich befinden würden, was natürlich nicht zum Vorteil des Tieres wäre. Ferner, warum sind in den Stütztentakeln die großen Nesselzellen so ungewöhnlich dicht nur an deren Enden konzentriert? Weil sie eben nur hier nötig sind, da das *Polypodium* nur mit den Enden der Tentakel das Substrat berührt und sich an demselben befestigt. Warum haben die Nesselkapseln, die als Haftorgane dienen, relativ einen so großen Umfang? Weil sie das lange und ziemlich breite Nesselrohr aufnehmen müssen. Warum aber muß dieses Rohr lang und breit sein? Um die Möglichkeit zu haben, eine möglichst große Oberfläche für die Berührung mit dem zu umspinnenden Körper zu entwickeln und so ihn mehr umstricken zu können, also auch einen festern Halt für das *Polypodium* zu gewinnen. Vielleicht dient zu demselben Zwecke auch die dünne Spirale, welche die Nesselfäden der großen Kapseln umwindet. So werden nicht nur die Ursachen der morphologischen Differenzierung der Tentakel und der Nesselkapseln von *Polypodium* in 2 Arten klar, sondern auch einige Einzelheiten im Bau der einen wie der andern.

Hinsichtlich der physiologischen Rolle der großen Nesselkapseln steht *Polypodium* nicht als Unikum unter den übrigen Cölenteraten da, indem auch andere Repräsentanten derselben bekannt sind, bei denen die Nesselfäden zur Anheftung des Tieres an das Substrat dienen. So sagt MÖBIUS<sup>1)</sup>: „Für Polypen, die ihren Ort verändern (Lucernarien, Actinien, Hydra), dienen sie (die Nesselröhrchen) als Befestigungsmittel der Tentakel, wenn letztere andere Körper bei der Ortsveränderung umklammern.“ Und IWANZOW fügt (1896) hinzu: „Ich kann dieses hinsichtlich *Bunodeopsis strumosa* ANDR. bestätigen.“

Die Fähigkeit der Nesselfäden, die Tentakel an andere Körper zu befestigen, erklärt MÖBIUS durch das Ankleben der Fäden an die Gegenstände. Diese Erklärung könnte auch für *Polypodium* gelten, da nichts dagegen spricht; gleichzeitig aber kann ich auch keine Tatsachen anführen, die zugunsten dieser Erklärung sprächen.

Wenn man aus einem Aquarium mit Sandboden, in dem Polypodien sich befinden, etwas Sand mit der Pipette nimmt und unter dem Mikroskop betrachtet, kann man oft Tausende entladener, großer Kapseln bemerken, deren Fäden endlos ineinandergeflochten, sich gegenseitig und hauptsächlich die Sandkörnchen und andere Bodenteilchen umspinnen. Das zeugt natürlich davon, daß die Kapseln nach der Entladung aus den sie enthaltenden Zellen heraustraten. Die Verschwendung des *Polypodium*, das seine Kapseln links und rechts umherschlendert, erreicht einen erstaunlichen Grad, da es genügt, das Tier im Uhrgläschen einige Minuten zu halten, um es zu veranlassen, eine Masse entladener Nesselkapseln zu hinterlassen. Und das ist offenbar eine sehr nützliche Anpassung für das *Polypodium*, da, wenn die Kapseln nach der Entladung in den Zellen bleiben würden, das Tier nicht vom Platz kommen könnte, indem es durch die Nesselfäden an das Substrat angeheftet wäre. Dennoch besitzt es die Fähigkeit der Ortsveränderung, und das ist nur unter einer Bedingung denkbar, daß nämlich die Tentakel von den entladenen Nesselkapseln loskommen. Um also einerseits den Nesselkapseln mit ihren Fäden die Möglichkeit zu geben, die Rolle von Anheftungsorganen zu spielen, müssen sie sich genügend fest in ihren Zellen halten können, andererseits aber, um nicht die freie Beweglichkeit der Polypodien zu hindern, müssen sie die Fähigkeit besitzen, diese Zellen leicht zu verlassen. Die zwei Fähigkeiten der

1) Zitiert nach IWANZOW (1896).

Nesselkapseln müssen in Kollision geraten. Wie hilft sich das *Polypodium* aus diesem Zwiespalt heraus?

Man könnte vermuten, daß bei genügend starker Anspannung der Nesseläden deren Kapseln eo ipso aus ihren Zellen heraustreten. Das ist aber unter natürlichen Verhältnissen, unter denen das *Polypodium* lebt, kaum möglich. Ich habe schon gesagt, daß, wenn man ein *Polypodium* vom Sandboden nimmt, es an seinen Stützentakeln einige Sandkörnchen trägt, was darauf hinweist, wie fest die Nesselkapseln in ihren Zellen festsitzen: eher können Sandkörner sogar aus tiefer liegenden Schichten mitgezogen werden (wozu natürlich eine bedeutende Kraft gehört, die den Widerstand überwinden kann, den das Gewicht der obern Sandschichten leistet), als daß die Kapseln aus den sie umschließenden Zellen heraustreten. Wo aber findet das *Polypodium* unter natürlichen Umständen den Stützpunkt, um diesen Widerstand zu überwinden, mit dem die Kapseln an ihrem natürlichen Ort festgehalten werden? Solch eine Stütze kann ihm doch nur und ausschließlich durch andere Stützentakel zuteil werden, die in entgegengesetzter Richtung wirken. Dadurch würde der ganze Vorgang auf einen Kampf der Stützentakel untereinander hinauslaufen, die in entgegengesetztem Sinne arbeiten. Aber auch unter diesen Bedingungen, wie schon gesagt, würde bei weitem nicht immer das Ziel erreicht werden, d. h. das Austreten der Kapseln aus ihren Zellen. Eine solche Lösung der Frage kann also kaum als zutreffend angesehen werden.

Man kann noch eine andere Erklärung bieten, daß nämlich das *Polypodium* selbst, aus eigenem Willen, die Lage der entladenen Kapseln reguliert, d. h. sie festhalten oder entlassen kann. Doch ist diese Lösung der Frage für mich schon deshalb nicht annehmbar, weil ich mich zu skeptisch nicht nur zu den vom Willen ausgehenden Regulierungsprozessen, sondern überhaupt zur Möglichkeit eines „Willens“ bei niedern Tieren und den niedersten unter den Metazoen — den Cölenteraten — insbesondere verhalte. Ich kann mich hier auf eine eingehende Darlegung der Frage nicht einlassen und will mich daher mit folgender Bemerkung bescheiden. Mir scheint, daß es gar keinen wissenschaftlichen Grund gibt, bei so niedrig organisierten Geschöpfen mit primitiv eingerichtetem Nervensystem die Existenz eines „Willens“ als regulierendes Prinzip anzunehmen, als eines selbständigen Faktors, der in gewissem Grade von äußern Umständen unabhängig ist und eine gewisse Dosis freier Wahl und Willenshandlung besitzt. Daher scheint mir eine Entscheidung

der oben gestellten Frage durch die Anerkennung einer Willensregulation durch das Tier unwissenschaftlich. Ich will versuchen die erwähnten Erscheinungen rationeller zu erklären.

Möge Textfig. C das distale Ende einer Nesselzelle mit der Vacuole und der in letzterer eingeschlossenen entladenen Kapsel darstellen. Bei einer Kontraktion des Tentakels werden die Ectodermzellen einem gegenseitigen Drucke unterworfen. Folglich erfährt jede Nesselzelle seitens des umgebenden Gewebes einen seitlichen

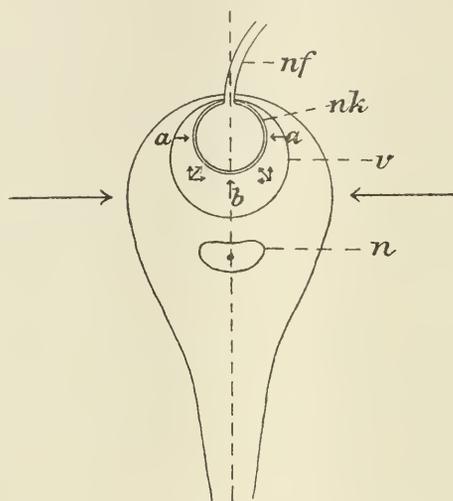


Fig. C.

Eine Nesselzelle mit der großen Kapsel. *n* Kern. *nf* Nesselkapsel. *nk* Nesselkapsel. *v* Vacuole.

Druck, der auf Textfig. C durch die Pfeile außerhalb der Zelle angedeutet ist. Dieser Druck wird der Vacuole mitgeteilt, und da kommt denn die große Bedeutung der letztern für die in ihr eingeschlossene Kapsel zur Geltung: die Vacuole verwandelt den Seitendruck in einen hydrostatischen, der auf die Kapsel von allen Seiten gleichmäßig wirkt, wie die Pfeile in der Vacuole zeigen. Aber der Seitendruck *a* auf die Kapsel kommt ins Gleichgewicht; der Druck *b*, der perpendikulär in der Richtung zu *a* wirkt, strebt die Kapsel aus der Zelle hinauszustoßen, während jeder andere Druck, dessen Richtung zwischen *a* und *b* liegt, d. h. unter spitzem Winkel zu diesen geht, in zwei zueinander senkrecht stehende Drucke zerlegt werden kann, von denen der eine parallel *a*, der

andere parallel  $b$  sein wird. Die erstern Kräfte, als einander entgegengesetzt, heben sich auf, die andern helfen der Kraft  $b$  die Kapsel hinauszustoßen, wobei die Summe aller dieser Kräfte eine gleichmäßige, vollkommen genügende Größe gibt, um den Widerstand zu überwinden, welcher dem Austritt der Kapsel durch die dünne Plasmaschicht entgegengesetzt wird.

Bei der Ausdehnung des Tentakels treten entgegengesetzte Erscheinungen ein: alle angeführten Kräfte wirken gerade den beschriebenen entgegengesetzt, und die resultierende konstante Größe wird bestrebt sein, die Kapsel im Zellinnern festzuhalten, was im Verein mit dem Widerstande der Plasmaschicht für diesen Zweck vollkommen genügend erscheint. Es ist also klar, je stärker die Kontraktion des Tentakels, desto größer wird der in der Vacuole entstehende positive Druck, und desto leichter das Ausstoßen der Kapsel aus der Zelle: umgekehrt, je stärker die Ausdehnung des Tentakels, desto größer wird der negative Druck in der Vacuole und desto stärker ihre ansaugende Wirkung auf die Kapsel.

Stellen wir uns nun vor, daß der Stütztentakel durch seine Nesselfäden am Substrat haftet. Soll das *Polypodium* vom gegebenen Ort fortrücken, so muß es natürlich den befestigten Tentakel an einen andern Platz bringen; um ihn aber vom gegebenen Platz fortzunehmen, muß er kontrahiert werden; bei einer Kontraktion aber, wie wir oben sahen, kommen die entladenen Kapseln aus ihren Zellen heraus und befreien so den Tentakel von der Anheftung, so daß er an einen beliebigen andern Ort gebracht werden kann. Hierbei scheint es nicht überflüssig zu bemerken, daß der Tentakel sich vom distalen Ende aus zu kontrahieren beginnt, an dem die entladenen Kapseln sich befinden, und dann läuft die Kontraktionswelle in der Richtung zum proximalen Ende hin. Schon im ersten Moment, also bei der Kontraktion des Tentakels, verlassen die entladenen Kapseln ihre Zellen und machen so den Tentakel frei.

Nehmen wir jetzt einen andern Fall. Gesetzt, daß irgendeine äußere Kraft, z. B. der Wasserstrom, das *Polypodium* vom Platze rücken will, das mit seinen Nesselfäden sich an den Boden fest geheftet hat. Natürlich wird im ersten Augenblick der Körper des Tieres der Stromrichtung nachgeben und so jene Tentakel ausdehnen, mit welchen es sich am Substrat festhält. Hierbei aber werden, wie wir wissen, die Kapseln durch den negativen Druck in ihren Zellen festgehalten, der in den Vacuolen entsteht. Und je

mehr sich der Tentakel vom Druck des Wasserstroms streckt, desto stärker werden die Kapseln in den Zellen festgehalten, also desto sicherer wird auch das *Polypodium* dem Wasserstrom widerstehen, wenn nur das Substrat, an dem es festsitzt, Haltbarkeit genug besitzt.

Meine Erklärung wird noch dadurch bekräftigt, daß es mir fast nie gelang, unter dem Mikroskope entladene Kapseln zu sehen, die sich noch in ihren Zellen befanden. Oft habe ich mit dem Wunsche, ein solches Bild zu sehen, dem Aquarium mit Sandboden Polypodien entnommen, an deren Stütztentakeln einige Sandkörner hafteten (was mit bloßem Auge wahrgenommen werden kann), aber jedesmal, wenn ich sie auf das Objektglas zu bringen suchte und mit dem Deckglase zudeckte, erwies es sich, daß schon keine einzige der entladenen Kapseln mehr im Innern der Zellen saß — alle diese Kapseln waren aus ihren Zellen hervorgetreten, und ihre Fäden umwoben in dichtem Knäuel die Sandkörner. Von meinem Standpunkte aus erscheint dies ganz begreiflich. Während ich die Polypodien mit der Pipette nahm, waren ihre Stütztentakel noch in ausgestrecktem Zustande, da sie eine sehr geringe Empfindlichkeit gegen äußere Reize besitzen. Als ich sie aber nach Übertragung auf das Objektglas mit dem Deckglase bedeckte, trat ein mechanischer Reiz ein, der stark genug war, um eine Kontraktion der Stütztentakel hervorzurufen und das Austreten der entladenen Kapseln aus ihren Zellen zu bewirken. An fixierten Tieren gelingt es auch nicht, das gewünschte Bild zu erhalten, da im Moment der Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit sie sich stark kontrahieren. Sogar in dem Falle, daß die Polypodien vor der Fixation mit Cocain (dessen Wirkung sie sehr zugänglich sind) narkotisiert werden, kann man es nicht gänzlich vermeiden, daß die Stütztentakel sich zusammenziehen.

Man könnte mich fragen, warum bei der Kontraktion der Tentakel nur die entladenen Kapseln ausgestoßen werden und die unentladenen in ihren Zellen bleiben, obwohl sie genau demselben Drucke seitens ihrer Vacuolen unterliegen? Dieser Zweifel ist folgendermaßen leicht zu lösen. In den Zellen mit nicht entladenen Kapseln ist die Plasmaschicht, die die Kapseln am Austritt hindert, noch ganz heil, nirgends beschädigt und besitzt daher eine Festigkeit, die genügt, um sogar bei sehr starker Kontraktion des Tentakels die Kapsel im Innern der Zelle festzuhalten. Bei einer Entladung der Kapsel aber durchbohrt deren Faden diese Schicht, bildet eine Bresche, durch welche die Kapsel schon viel leichter nach außen

gelangen kann, wenn das umgebende Gewebe einen Druck ausübt. Diese Erklärung des Austretens und Festgehaltenwerdens der Kapseln löst auch leicht noch die weitere Frage, warum die Stütztentakel eine so geringe Reizbarkeit besitzen. Es ist klar, daß, wenn ihre Reizbarkeit eben so groß wäre wie bei den Tasttentakeln, sie sich bei dem geringsten Reize stark kontrahieren würden, und die Kapseln müßten aus ihren Zellen austreten und wären dann nicht imstande, die Rolle von Haftorganen zu übernehmen.

Nun können wir uns klar vorstellen, wie groß bei *Polypodium* der Verbrauch an großen Kapseln sein muß. Am Ende der Stütztentakel sind aber die Kapseln fast immer gleichmäßig dicht gestellt, folglich ist die Menge der letztern, ungeachtet des großartigen Verbrauchs, annähernd immer eine gleichbleibende. Woher wird nun der Vorrat ergänzt? Woher kommen als Ersatz der ausgeschiedenen Kapseln die neuen Mengen derselben? Die Antwort ist dieselbe wie für die andern Cölenteraten: aus den interstitiellen, kapselbildenden Zellen. Aber ähnlich wie bei vielen andern Vertretern der Cölenteraten zeigt sich bei *Polypodium* eine interessante Eigentümlichkeit: die Interstitialzellen, welche die großen Nesselkapseln liefern, sind ganz im Anfang des Stütztentakels konzentriert; hier kann man verschiedene Stadien ihrer Entwicklung antreffen, von den allerfrühesten an. Aber in der Richtung zum distalen Ende des Tentakels werden sie schnell seltner und verschwinden schließlich ganz. In der Länge des Tentakels aber findet man nur hier und da zerstreute Nesselzellen mit schon gut entfalteter Kapsel, die von scharfen Konturen umgrenzt ist und einen Faden umschließt. Somit befindet sich der Ort der Bildung und des Verbrauchs der großen Nesselkapseln an zwei entgegengesetzten Enden des Tentakels, durch die ganze Länge des letztern getrennt, in deren Ausdehnung einzelne Nesselzellen mit fast fertigen Kapseln zerstreut sind. Als mir die Frage aufstieß, wie die Nesselzellen an den Ort ihrer Verwendung, an das Ende des Stütztentakels gelangen, hatte ich nur die eine Annahme, daß die Nesselzellen durch die ganze Länge des Tentakels wandern, von der Basis bis zu dessen Ende. Diese Annahme war logisch notwendig; damit aber der a priori-Schluß die Bedeutung einer unumstößlichen Tatsache erhielt, mußten empirische Daten geschafft werden. Bloß das Vorhandensein von auf dem

Wege zerstreuten, d. h. in der Länge liegenden Zellen, war nicht genügend.

Ich wollte die Wanderung dieser Zellen durch den Tentakel unmittelbar sehen. Von dem Gedanken ausgehend, daß die Nesselzellen bei ihrer Bewegung eine verschiedene Schnelligkeit entwickeln müssen und daß somit ihre gegenseitige Lage sich stets ändern muß, begann ich meine Beobachtungen, und zu meinem großen Erstaunen übertrafen die Tatsachen alle meine Erwartungen. Ich wählte eine bestimmte Gruppe von Nesselzellen (die Beobachtungen wurden natürlich an einem lebenden Objekt mit ziemlich starker Vergrößerung vorgenommen), die am Anfang der Beobachtungen sich nicht mehr weit von der Nesselbatterie am Ende des Tentakels befand. Die Fig. 42 stellt die Resultate meiner Beobachtungen dar: hier sind 8 aufeinanderfolgende Phasen der Bewegung großer Kapseln dargestellt; die Ziffern geben in Minuten die Zeiträume an, die die Phasen voneinander trennen. Diese Zeiträume umfaßten 1—2 Minuten. Ich konnte in buchstäblichem Sinne zeichnend kaum mitkommen, um die Veränderungen in der gegenseitigen Lage der Zellen festzuhalten! Während man die eine Phase zeichnet, hat sie schon Zeit gefunden sich so zu verändern, daß man sofort die nächste Phase zeichnen muß. Auf der Fig. 43 ist die aufeinanderfolgende Ortsveränderung einer solchen Zelle hinsichtlich der unbeweglichen Konturen der Ectodermzellen dargestellt, und ebenso hinsichtlich einer reifen und daher in ihrer Lage fixierten kleinen Nesselkapsel. Indem ich mich beim Zeichnen auf die Festhaltung der hier dargestellten drei aufeinanderfolgenden Momente der Bewegung beschränkte, beobachtete ich weiter die Zelle, ohne sie zu zeichnen. Das Bild war so demonstrativ, daß es nichts zu wünschen ließ. Es war ganz klar zu sehen, wie die Nesselzelle, die Ectodermalzellen auseinanderschiebend und sich zwischen ihnen einkeilend (wobei ihre Konturen natürlich sich immerfort änderten), langsam aber stetig an das Ende des Tentakels vordrang. Und was noch merkwürdiger war: der Eindruck war ein derartiger, daß sie gleichsam sehr wohl wußte, welche Richtung sie einzuhalten hatte; daß, wenn sie auf einen Kreuzungspunkt stieß, von dem aus 2 oder 3 Wege führten, sie immer den wählte, dessen Richtung mit der Achse des Tentakels den geringsten Winkel bildete, folglich den geradesten Weg zum Ziele, den nächsten. Es war auch deutlich sichtbar, daß die beobachtete Zelle in der tiefen Ectoderm-schicht sich fortbewegte, da sie unter der kleinen Kapsel durchging.

Die Wanderung der Nesselzellen mit großen Kapseln erklärt auf die einfachste Weise einen interessanten Fall, der sonst kein geringes Rätsel gebildet hätte. An einem Stütztentakel war aus unbekanntem Gründen eine Einschnürung (Fig. 44) entstanden, die mit der Zeit immer tiefer und tiefer wurde, so daß es klar war, daß sie die distale Hälfte des Tentakels ganz von der proximalen abtrennen würde. Aber jetzt schon hat der Tentakel, wie die Abbildung zeigt, eine neue Nesselbatterie hervorgebracht, die sowohl in der Einschnürung selbst als auch an ihren beiden Seiten gelegen ist, wobei diese Batterie an der Basis des Tentakels zugewandten Seite viel größer war als an der entgegengesetzten. Außerdem übertraf sie bedeutend auch die alte Batterie, die am äußersten Ende des Tentakels sich befand. Es hatte den Anschein, als hätte das *Polypodium* so sehr gefürchtet, seine Stütztentakel ohne große Nesselkapseln zu lassen, daß es schon frühzeitig einen Vorrat an solchen an der Stelle anlegte, wo in Zukunft das neue distale Ende des Tentakels sich bilden mußte. Bei der Ortsbewegung der Nesselzellen ist dieser Zufall leicht erklärlich. Es ist klar, daß für die wandernden Zellen die Einschnürung ein rein mechanisches Hindernis bildet, und je enger die Brücke wird, die die beiden Tentakelhälften verbindet, desto mehr hält sie die wandernden Zellen auf — daher ihre große Anhäufung vor der Einschnürung und ihre so geringe Anzahl hinter derselben. Die alte Nesselbatterie aber schwindet schnell dahin infolge des ununterbrochenen, unverminderten Verbrauchs großer Kapseln, deren Vorrat entweder gar nicht ergänzt wird oder fast gar nicht, weil die Einschnürung ein Hindernis dazu bietet.

Indem ich mich den kleinen Nesselkapseln zuwende, muß ich zuerst bemerken, daß ihre größte Menge sich am Rande des Mundkegels befindet, um die Mundöffnung herum, wo sie äußerst dicht zusammengedrängt sind. Außerdem sind die kleinen Kapseln an den Tasttentakeln auch nicht ganz gleichmäßig verteilt: an den Tentakelenden sind sie in etwas größerer Zahl vereinigt als in deren Längsrichtung, obwohl dieser Unterschied bei weitem nicht den Grad erreicht wie bei den großen Kapseln der Stütztentakel. Ebenso sind die Bildungszellen der kleinen Kapseln hauptsächlich an der Basis der Tentakel konzentriert und werden in der Richtung zum Ende des Tentakels immer seltner.

Schon aus dieser Verteilung der kleinen Kapseln geht hervor, daß ihre Bildungszellen die Fähigkeit zu wandern besitzen müssen.

In der Tat bewiesen die Beobachtungen, daß sie im Mundkegel sich in der Richtung zum Rande der Mundöffnung hin bewegen und in den Tasttentakeln in der Richtung zu deren distalen Enden. Die Fig. 45 zeigt 9 Phasen dieser Wanderung im Mundkegel. Die stets wechselnde Lage der sich fortbewegenden Zelle ist hinsichtlich der unbeweglichen Konturen der Ectodermzellen und der ebenso unbeweglichen reifen kleinen Kapseln registriert, die in der Oberflächenschicht des Ectoderms liegen. Hier wie bei der Wanderung der großen Kapseln sieht man deutlich, daß die Zellen in der Tiefe des Ectoderms wandern, unter den reifen Kapseln unten durchgehend.

Man darf aber nicht vergessen, daß die reifen Kapseln, mit Ausnahme des Randes der Mundöffnung und der Enden der Tasttentakel, sonst über den ganzen übrigen Körper mehr oder weniger gleichmäßig verteilt sind, selbst den Mundkegel und die Tentakel nicht ausgeschlossen. Dies läßt voraussetzen, daß bei weitem nicht alle wandernden Zellen das Ende des Mundkegels oder der Tasttentakel erreichen: im Gegenteil, viele (wenn nicht gar die Mehrzahl) werden fixiert, ehe sie noch bis zu den angedeuteten Punkten gelangt sind.

Die Wanderung der Nesselzellen wird bei weitem nicht von allen Zoologen anerkannt. Als ihre wärmern Verfechter erscheinen SCHNEIDER und MURBACH. Der erstere sprach in seinen frühern Arbeiten (1891, 1892) a priori die Überzeugung aus, daß eine Wanderung der unreifen Nesselzellen (besonders bei den Siphonophoren) von ihrem Bildungsorte zu den Orten ihrer Verwendung stattfinden müsse. In einer spätern Arbeit (1900) sagt er: „Meiner Ansicht nach entsteht auch nicht eine einzige Cnide an dem Orte, wo sie verbraucht wird, sondern die Verbrauchsstätten werden von den oben besprochenen Bildungsherden aus versorgt . . . Allerdings direct am lebenden Materiale ist die Ueberwanderung nur in einem Falle bis jetzt beobachtet worden. MURBACH (in: Arch. Naturg., Jg. 60, Bd. 1) hat sie für die Taster von *Tetella*, die vom Centalkörper aus versorgt werden, festgestellt, indem er Lageverschiebungen junger Stadien in der Richtung vom Bildungsherd zur Verbrauchsstätte constatirte und auch illustrierte. Gleiche Beobachtungen machte ich auch 1894 und in diesem Jahre wieder und illustrierte sie . . .“

Somit gibt SCHNEIDER in den erwähnten Arbeiten seinen frühern a priori-Schlüssen eine tatsächliche Begründung.

MURBACH teilt außer der in SCHNEIDER's Arbeit erwähnten, eben

zitierten Angabe auch in seinen weiteren Arbeiten über die Wanderung der Nesselzellen manches mit. So schreibt er über *Veella* (1895): „One case, however, which was observed for fifteen minutes, made such pronounced and rapid amoeboid movements, that it might well have been taken for an *Amoeba* [es war die Nesselzelle. A. LIPIN] which had swallowed a nematocyst.“ Hinsichtlich *Pennaria* sagt der Autor im selben Artikel: „At the end of the stated time of observation [ $1\frac{1}{2}$  Stunde — A. L.] the (nettling) organ had passed through a distance equal to its own diameter. In another case a nettling organ traveled toward a tentacle a distance equal to three times its diameter. . . . Another case particularly drew attention; the cell-body was changing its form quite rapidly, progressing at the same time between the ectoderm cells. . . .“ Endlich teilt MURBACH in einer spätern Arbeit (1899) über die Wanderung der Nesselzellen von *Hypolytus peregrinus* und *Corynitis agassizii* ähnliches mit.

SCHNEIDER wie auch MURBACH versichern, daß die Nesselzellen bei ihrer Wanderung in ganz bestimmter Weise orientiert sind. Das künftige Basalende der Zelle, das die größte Anhäufung von Protoplasma besitzt und den Kern umschließt, ist immer der Fortbewegungsrichtung zugekehrt, während der Pol der Entladung nach rückwärts gerichtet ist. Bei *Polypodium* bemerkte ich eine solche Orientierung nicht.

Aus den angeführten Zitaten ist ersichtlich, daß die Wanderung der Nesselzellen in den von SCHNEIDER und MURBACH beschriebenen Fällen lange nicht so demonstrativ auftritt wie bei *Polypodium*. Das letztere zeigt ein höchst eklatantes Beispiel dieser Wanderung dank der großen Schnelligkeit, mit der diese vor sich geht.

Einige Autoren, wie JICKELI (1882), IWANZOW (1896) und andere, leugnen die Wanderung der Nesselzellen aus dem Grunde, weil zuweilen zwischen den Orten der Bildung und der Verwendung dieser Zellen eine zu unbedeutende Menge von Nematoblasten sich befindet, als daß durch deren Wanderung der Verbrauch an reifen Kapseln ersetzt werden könnte. Diese Ansicht kann kaum als begründet angesehen werden, da die Zahl der wandernden Nesselzellen in umgekehrt proportionalem Verhältnis zur Schnelligkeit der Bewegung steht; wenn also diese Menge gering ist, so bedeutet das, daß die Zellen schnell genug sich bewegen, um den Verbrauch an Kapseln zu ersetzen.

In der Tat, nehmen wir an, daß in der Minute 20 Kapseln verbraucht werden. Dieser Verlust kann auf verschiedene Arten er-

setzt werden, von denen wir zwei als Beispiele herausnehmen. Wenn jede der wandernden Zellen für das Zurücklegen des ganzen Weges 1 Minute braucht, so ist es klar, daß alle 20 Zellen gleichzeitig sich auf der Wanderung befinden müssen. Wenn aber dieser Zeitraum  $\frac{1}{20}$  Minute ist, so können die Zellen den ganzen Weg einzeln zurücklegen. Im erstern Falle werden auf der ganzen Strecke zwischen dem Orte der Bildung und der Verwendung vom Beobachter 20 wandernde Zellen gesehen werden müssen, im zweiten aber nur eine, und der Ersatz des Verbrauchs an Kapseln bleibt in beiden Fällen genau derselbe. Je geringer also die Zahl der wandernden Zellen, desto größer muß ihre Geschwindigkeit sein. Außerdem befindet sich die Zahl der Zellen wie die Schnelligkeit der Bewegung natürlich in direkter Abhängigkeit vom Verbrauch der Kapseln am Orte ihrer Verwendung.

Zur Entwicklung der Nesselzellen übergehend, halte ich es vor allem für nötig zu bemerken, daß alle meine Beobachtungen sich auf die Nesselzellen mit großen Kapseln beschränken. Was die zweite Kategorie der Nesselzellen anbetrifft, so habe ich wie auch beim Studium der Morphologie derselben, infolge ihrer zu kleinen Dimensionen, fast nichts erreicht. Aber auch in bezug auf die Nesselzellen mit großen Kapseln leidet meine Beschreibung an bedeutenden Lücken, die durch spätere Beobachtungen ausgefüllt werden müssen.

Die Interstitialzellen, die beiden Arten von Nesselzellen den Ursprung geben, keilen sich zwischen die Basalauswüchse der Ectodermzellen ein und sind stets an der Stützlamelle gelegen, mit der sie ihre Berührung nie verlieren. Der Unterschied zwischen den erwachsenen Zellen der einen wie der andern Art ist schon frühzeitig durch die entsprechend verschiedene Größe der Interstitialzellen, aus denen sie hervorgehen, vorausbestimmt.

Über die Verteilung der kapselbildenden Zellen beider Arten ist schon oben das Nötige gesagt.

Sie teilen sich amitotisch (Fig. 46).

Die Entwicklung der Interstitialzellen, welche die großen Kapseln produzieren und eine ziemlich bedeutende Größe haben, beginnt damit, daß in der Zelle eine Vacuole erscheint, die mit einer hellen, gänzlich durchsichtigen Flüssigkeit erfüllt ist, welche sich durch Methylenblau nicht färben läßt (Fig. 46, a). Beim Anwachsen um-

faßt diese Vacuole gewöhnlich den Kern von einer Seite. Gleichzeitig erscheint in ihr ein homogenes Körperchen, das etwas dunkler ist als die dasselbe umgebende Flüssigkeit (Fig. 46, *b*). Das ist die Anlage der Kapsel. Oft kann man sehen, daß dieser Körper an den Enden aufgetrieben wird, in der Mitte aber sich entsprechend zusammenzieht, so daß eine Einschnürung entsteht (Fig. 46, *c*). Mehr als einmal sah ich auch zwei Körperchen in ein und derselben Vacuole (Fig. 46, *d*), wobei beide die Gestalt kurzer aufgetriebener, zuweilen auch kugelförmiger Bläschen besaßen. Schon die Zusammenstellung dieser zwei Tatsachen führt zu der Annahme, daß die Kapselanlage die Fähigkeit besitzt, sich vollständig zu teilen. Dieser Schluß wurde zur wirklichen Tatsache, als ich beim Beobachten eines lebenden *Polypodiums* unter dem Mikroskop den Teilungsvorgang selbst direkt wahrnahm: die Einschnürung in der Mitte des Körperchens wurde immer dünner und dünner und riß schließlich ganz — so entstanden zwei selbständige Kapselanlagen (Fig. 46, *e*).

Der Faden wird außerhalb der Vacuole angelegt, also auch außerhalb der Kapsel. Das zeigen aufs deutlichste die Beobachtungen an lebenden Zellen. Wenn man letztere in situ beobachtet, so verdunkeln die Oberflächenschichten des Ectoderms, unter denen die sich entwickelnden Nesselzellen gelegen sind, das Bild bedeutend: das Protoplasma dieser Zellen erscheint einfach grobkörnig und weiter nichts. Einen eben solchen Eindruck machen konservierte und mit Methylenblau gefärbte Zellen. Wenn aber bei vorsichtigem Drucke auf das Deckglas, unter dem sich das lebende *Polypodium* befindet, einige der sich entwickelnden Nesselzellen aus dem Ectoderm hervorkommen und so isoliert werden (wobei sie eine runde Form annehmen), so wird in ihrem Protoplasma die Anwesenheit von Körnchen sichtbar, die nicht in unordentlichen Haufen liegen, sondern in Form einer Kette, die in zahlreichen Windungen zusammengelegt ist (Fig. 46, *f*). Die Körner haben eine gelbliche Schattierung und zeichnen sich durch starke Lichtbrechung aus. Ihre Form kann verschieden sein: entweder haben sie das Aussehen von annähernd kugelförmigen Kokken, oder sie zeigen eine merkwürdige Ähnlichkeit mit Bakterienstäbchen. Sie sind durch regelmäßige Zwischenräume getrennt, die nach ihren optischen Eigenschaften sich in nichts von dem umgebenden wässrigen, durchsichtigen Plasma unterscheiden. An einigen Partien dieser Kette sieht man deutlich, daß diese Zwischenräume an den Seiten von Konturen in Form gerader, paralleler, äußerst dünner Linien begrenzt sind.

die zwei benachbarte Körner verbinden, und dann wird es klar, daß dieses ganze Gebilde eine dünnwandige Röhre darstellt, in der auf annähernd gleichen Entfernungen voneinander Körner aus einer stark lichtbrechenden Substanz gelagert sind (Fig. 46, *f*). Aber besonders scharf treten alle diese Beziehungen in dem Falle hervor, wenn die Hülle der Zelle platzt und ihr Protoplasma im umgebenden Wasser zerfließt (das geschieht bald nachdem die Zelle das Ectoderm verlassen hat) (Fig. 46, *g*). Der sich entwickelnde Nesselfaden, befreit von dem ihm einengenden Protoplasma, streckt sich, offenbar infolge der ihm innewohnenden Elastizität, ein wenig. Wenn bis dahin noch einige Zweifel hinsichtlich der morphologischen Natur dieser Bildung auftauchen konnten, so schwinden jetzt diese Zweifel vollkommen. Ein sehr demonstratives Bild erhält man, wenn der Faden und die Vacuole mit der in ihr eingeschlossenen Kapselanlage durch den Strom des umgebenden Wassers in irgendeiner bestimmten Richtung fortgetragen werden: zwischen den Resten des zerfallenen Gewebes hingleitend, strecken sich die Vacuole und zuweilen auch die Kapsel in der Richtung der Bewegung, indem sie ovale Form annehmen (Fig. 46, *h*), und ziehen den Faden hinter sich her, der sich nach Maßgabe der Fortbewegung immer mehr entwirrt und sich schließlich zuweilen in seiner ganzen Länge ausdehnt. Jetzt kann man sich klar überzeugen, daß der Faden mit dem einen Ende untrennbar mit der Hülle der Vacuole verbunden ist; ob er sich aber im Innern der letztern fortsetzt und ob er bis zur Kapselanlage reicht, darüber geben unmittelbare Beobachtungen an lebenden Nematocysten keinerlei Auskunft, da in der Vacuole außer dieser Anlage absolut nichts zu sehen ist, weshalb es den Anschein hat, als ob der Faden von der Vacuole ausgeht. Nur an mit IWANZOW'scher Flüssigkeit konservierten und mit Methylenblau gefärbten Zellen kann man unmittelbar sehen, daß das Proximalende des Fadens in der Tat sich in engstem Zusammenhange mit der Kapselanlage befindet (Fig. 46, *i*).

Die letztere ist ihren optischen Eigenschaften nach mit den Körnern des Fadens identisch. In lebendem Zustande kann man an ihr keinerlei Hülle unterscheiden, da die Grenzschicht derselben in optischer Hinsicht sich in nichts von ihrer ganzen übrigen Masse unterscheidet. Aber in konservierten und gefärbten Zellen wird diese Schicht in Gestalt einer dunklen, sehr dünnen Hülle abgetrennt, die gleichmäßig den ganzen Kapselkeim umkleidet (Fig. 46, *i*). Und das ist ohne Zweifel in der Tat eine Hülle, die in der fertigen

reifen Kapsel die Benennung der innern Hülle erhält. An fixierten Zellen sieht man, daß sie unmittelbar in die Wand des Fadens übergeht (Fig. 46, *i*). Somit bilden die Nesselzellen von *Polypodium* noch einen Beweis für die Meinung, die SCHNEIDER verteidigt und IWANZOW bestreitet, daß die Wand des Fadens die unmittelbare Fortsetzung der innern Kapselhülle ist.

Der Inhalt der eben beschriebenen Hülle stellt eine homogene, stark lichtbrechende Substanz dar, in der man an lebenden Kapseln oft ein oder mehrere sehr kleine, helle, durchsichtige Bläschen sehen kann (Fig. 46, *g*, *h*, *k*). Zuweilen geht von der runden Kapsel zur Hülle der Vacuole ein Fortsatz dieser Substanz (Fig. 46, *f*), und einmal sah ich sogar, daß die Körner aus dem Faden mit Beibehaltung ihrer Gestalt eins nach dem andern die Strecke zwischen der Hülle der Vacuole und der Kapselanlage zurücklegten (Fig. 46, *k*) und in die letztere eintretend, mit ihrem Inhalt in eins zusammenflossen, ohne im geringsten dessen Einförmigkeit zu stören und ohne sein homogenes Aussehen zu verändern. Diese Tatsachen dienen meiner Ansicht nach als weitere Bestätigung davon, daß der Faden bis zur Kapsel selbst reicht und mit ihr eine gemeinsame kontinuierliche Wand besitzt.

In den Zellen mit extracapsulärem Faden kann man nicht selten zwei oder mehrere Kapselanlagen sehen, wobei entweder jede von ihnen in eine eigne, von der andern getrennte Vacuole eingeschlossen ist (Fig. 46, *l*), oder aber mehrere von einer gemeinsamen Vacuole umschlossen werden (Fig. 46, *m*).

Wir sahen schon, daß ähnliche Bilder ihre Entstehung der auf den frühesten Entwicklungsstadien der Kapseln vorhandenen Fähigkeit zur Vermehrung durch Teilung verdanken. Solche Kapselanlagen verwandeln sich, sich selbständig entwickelnd, später in vollkommen reife Kapseln. Auf diesem Wege wurden auch jene Nesselzellen gebildet, die mehrere Kapseln besitzen und von denen oben die Rede war.

Die extracapsuläre Anlage des Fadens wurde zuerst von JICKELI (1882) bei *Hydra* beschrieben. Aber auch jetzt ist die Frage, ob der Faden außer- oder innerhalb der Kapsel angelegt wird, noch strittig und trennt die Forscher in zwei Lager. Als Verteidiger der ersten Ansicht erscheinen außer JICKELI noch NUSSBAUM, MURBACH, IWANZOW und andere, während MÖBIUS, BEDOT und CHUN der zweiten Meinung sind. SCHNEIDER schloß sich in seinen frühern Arbeiten der zweiten Gruppe der Forscher an, ging aber später auf die Seite der Ver-

teidiger der extracapsulären Anlage des Fadens über. Nach einstimmigem Zeugnis der letztern gelangt der Faden in die Kapsel nur auf sekundäre Weise, nämlich durch Einstülpung. Doch bestehen hinsichtlich der Art, wie dieser Prozeß vor sich geht, Meinungsverschiedenheiten. So geht nach IWANZOW (1896) die Einstülpung gleichzeitig und parallel mit dem Wachstum des Fadens vor sich, während andere Autoren behaupten, daß die Einstülpung des Fadens erst dann beginnt, wenn er vollkommen ausgebildet und sein Wachstum ganz beendet ist. Alle aber stimmen darin überein, daß die Einstülpung vom distalen Ende des Fadens aus beginnt.

Jetzt erscheint es vollkommen festgestellt, daß als nächste und unmittelbare Ursache der Einstülpung der in der Kapsel entstehende negative Druck wirkt, nur besteht eine Meinungsverschiedenheit der Forscher bezüglich der Frage, was den negativen Druck selbst in der Kapsel verursachen könnte. Nach MURBACH (1894) ist die Kapselanlage rings von einer hellen Zone umschlossen, die mit einem Secret gefüllt ist. Diese Zone erscheint deshalb hell, weil sie den verdünnten Teil des Protoplasmas darstellt. Das sie umgebende Protoplasma verhält sich ihr gegenüber hygroskopisch, indem es aus ihr Flüssigkeit aufsaugt. Dieser Verlust wird seinerseits durch Ausziehen von Flüssigkeit aus der Kapselanlage ergänzt, weshalb in letzterer der negative Druck entsteht. Dabei wird bei fortgesetzter hygroskopischer Einwirkung des Protoplasmas die helle Zone verdichtet; sie wird fester und verwandelt sich so in die feste äußere Hülle der Kapsel. Für die aufsaugende Wirkung, die von dem negativen Druck im Innern der Kapsel ausgeübt wird, bleibt ein nachgiebiges Objekt übrig, der Faden, der infolgedessen beginnt, sich vom distalen Ende aus einzustülpen. IWANZOW erhebt gegen einen Punkt dieser Hypothese einen Einwand: „Wenn am Ende des langen Fadens die Einstülpung auch unter dem Einflusse des negativen Druckes im Innern der Kapsel begonnen hat, so wird, je weiter sie fortschreitet, die Reibung desto stärker, und sehr bald würde das Zusammenfallen der dünnen Wände des hohlen Fadens einen geringeren Widerstand bilden als die Fortsetzung der Einstülpung.“ Wenn man in Betracht zieht, daß MURBACH in der zitierten Arbeit mit den übrigen Autoren den Inhalt der Kapsel und des Fadens für eine wässrige Flüssigkeit hält, so muß man sich mit dem besagten Einwand einverstanden erklären.

IWANZOW schlägt seinerseits eine eigne Erklärung vor. Wie oben erwähnt wurde, nimmt dieser Autor an, daß die Einstülpung

schon in den frühesten Entwicklungsstadien des Fadens beginnt: ... die Einstülpung des Fadens beginnt dann“, — sagt er — „wenn die Kapsel noch klein ist und der Faden kurz“. Da beim Wachstum der Kapsel und des Fadens ihr Umfang wächst, so entsteht in ihrem Innern ein negativer Druck, der das distale Fadenende zwingt sich ins Innere hineinzuziehen. So soll der Beginn der Einstülpung entstehen. Man muß in Betracht ziehen, daß IWANZOW zuerst bekannt machte, daß das Secret, welches das Innere der Nesselkapsel füllt, keine wässrige Flüssigkeit darstellt, wie die früheren Forscher lehrten, sondern eine gelatinöse Masse, die quellungsfähig ist und sehr gierig Wasser anzieht.

SCHNEIDER (1900) kehrt bei der Erklärung der Einstülpung des Fadens, den er „Schlauch“ nennt, zu der MURBACH'schen Anschauung zurück, indem er sie etwas modifiziert. MURBACH nimmt, wie wir gesehen haben, an, daß die Einstülpung des Fadens erst dann beginnt, wenn die äußere Hülle der Kapsel ihre Entwicklung vollkommen beendet und einen vollkommenen Dichtigkeitsgrad erreicht hat. SCHNEIDER bestreitet diese Behauptung. Nach seiner Meinung bleibt die äußere Hülle („Sclera“ nach des Autors Terminologie) „nach der Einstülpung noch flüssig, wenn auch dichter, als vorher“. In Übereinstimmung mit MURBACH und gegen IWANZOW spricht SCHNEIDER die Überzeugung aus, daß die Einstülpung der Nesselröhre nach der beendeten Reifung der letztern außerhalb der Kapsel beginnt, und daß: „nach Abschluß der Schlauchbildung — ja vielleicht auch schon früher, kein Wachstum der Cnidariums<sup>1)</sup> mehr stattfindet“. Den Einstülpungsprozeß stellt er sich folgendermaßen vor: „Die von Seiten des Protoplasmas auf die sich entwickelnde Cnide<sup>2)</sup> ausgeübte hygroskopische Wirkung bedingt eine fortdauernde Entziehung der wasserhaltigen Skleraanlage aus dem Cnidarium. Infolgedessen entsteht im Kapselinnern ein negativer Druck, welcher durch entsprechend überschüssige Vermehrung des Schlauchinhaltes, der in die Kapsel eintritt, aufgewogen wird.“

Dieser Inhalt stellt nach SCHNEIDER ein körniges Secret dar, das die Form eines Stranges besitzt — Secretstrang —, der an einem Ende mit dem distalen Ende des Rohres verwächst. Die Oberfläche des Stranges wird von der Propria durch eine helle wässrige Schicht

1) Die innere Kapselhülle nennt SCHNEIDER „Propria“ und die Propria mit dem in ihr eingeschlossenen Secret „Cnidarium“.

2) Cnide — die Kapsel mit dem Faden und Secret. A. L.

— die Scleraanlage — getrennt. „Nach Schluss der Schlauchbildung bedingt bei andauernder hygroskopischer Wirkung des Plasmas der negative Druck in der Kapsel die völlige Einsaugung des Schlauchinhaltes, wobei der Secretstrang die mit ihm in Verbindung stehende, sich einstülpende und contrahirende Schlauchwand (Innenrohr) nach sich zieht. Die aus dem Schlauche in die Kapsel eintretende Scleraanlage wird während der folgenden Reifung nach und nach völlig der Kapsel entzogen, bis diese allein vom festen (gelatinösen) Nesselsecret erfüllt ist.“

So hübsch diese Hypothese auch ist, so ist sie doch, wie mir scheint, nicht ganz einwandfrei. In der Tat geht die Einstülpung nach dieser Hypothese folgendermaßen vor sich: „Am sich bildenden Schlauche steht der Secretstrang am distalen Ende direct mit der Propria im Zusammenhang. . . . Wird nun der Secretstrang fortschreitend in die Kapsel eingesogen, so wird er einfach die zusammenschrumpfende Propria nach sich ziehen. . . . Hierbei müsste nun aber auch die Wand des Aussenrohres collabiren, wenn nicht zwischen Secretstrang (oder Innenrohr) und Aussenrohr die Scleraanlage vorhanden wäre, die bei der Einstülpung dem Secretstrange folgt. So gleitet das Innenrohr als directe Fortsetzung des Secretstranges im prall gefüllten Aussenrohre ohne alle directe Reibung an der Wand des letzteren nach der Kapsel zu, in die es gleich dem Secrete eintritt. . . .“

Die Reibung zwischen dem innern und äußern Rohr wird also die ganze Zeit über durch die sie trennende Schicht der Scleraanlage verhindert, die, wie oben gesagt, auch den Secretstrang von der Propria des Schlauches scheidet. Aber der negative Druck in der Kapsel, der den Secretstrang einsaugt, wird dadurch hervorgerufen, daß aus der Kapsel die wässrige Scleraanlage herausgezogen wird. Eine Kompensation dieses Verlustes kann nur auf Kosten des Inhalts des Schlauches erfolgen; in letzterm befinden sich aber nur zwei Substanzen: eine dichtere, die den Secretstrang bildet, und eine wässrig-dünne, die die Scleraanlage darstellt. Welche von diesen beiden Substanzen wird nun zu allererst in die Kapsel strömen, um dort die Fortsetzung der Scleraanlage zu ersetzen? Das wird ohne Zweifel die flüssige, eine größere Beweglichkeit besitzende Substanz, d. h. die Scleraanlage, sein, um so mehr als der vom Secretstrang geleistete Widerstand durch den Widerstand des distalen Schlauchendes verstärkt wird, mit dem der Strang untrennbar verbunden ist. Zu allererst wird also in die Kapsel die Scleraanlage hineingesogen,

und je stärker die Einsaugung, desto mehr wird sie sich aus dem Schlauche hinausbegeben — so lange, bis sie ganz hinausgetreten ist. Dann aber schwindet die Schicht, welche den Secretstrang von der Propria trennt, die letztere sinkt zusammen, legt sich an die Oberfläche des Stranges und erschwert durch Reibung an dieser Oberfläche noch mehr die Bewegung des Stranges im Innern des Rohres.

Abgesehen von alledem hat aber SCHNEIDER's Hypothese kaum eine allgemeine Bedeutung für die Cnidarien überhaupt, ohne Ausnahme, wenn auch allein schon deshalb, daß nicht bei allen Cnidarien die Existenz eines Secretstranges innerhalb des sich bildenden Fadens erwiesen ist.

Man kann diese Hypothese zur Erklärung der Einstülpung des Fadens bei *Polypodium* nur mit einigen Abänderungen und Ergänzungen verwerthen.<sup>1)</sup>

Vor der Einstülpung, vielleicht auch in ihren ersten Augenblicken ist in den sich entwickelnden Nematocysten von *Polypodium* noch durchaus keine Kapselhülle bemerkbar (oder keine Sclera, nach SCHNEIDER). Die innere Hülle aber (Propria) ist zu dieser Zeit weich, elastisch und dehnbar. Das wird dadurch bewiesen, daß in Zellen, die in situ konserviert wurden, die Kapselanlagen oder Cnidarien gewöhnlich nach einer Richtung hin ausgedehnt sind (Fig. 46. *i*), während sie in lebenden, isolierten Nematoblasten eine runde Form annehmen (Fig. 46, *f*, *k*, *l*, *m*). Wenn außerdem, wie wir schon sahen, bei der passiven Fortbewegung, die durch den Strom des umgebenden Wassers hervorgerufen wird, ein solcher Nematoblast zwischen den Überbleibseln des zerstörten Gewebes hindurchzugehen hat, so verändert das in ihm eingeschlossene Cnidarium mit der dasselbe umgebenden Vacuole und dem Nematoblasten selbst in entsprechender Weise seine Form. Diese Tatsachen beweisen auch noch eine andere Behauptung, daß nämlich das in der sich entwickelnden Kapsel eingeschlossene und stark lichtbrechende Eigenschaften besitzende Secret keine feste, dichte Konsistenz besitzt, sondern im äußersten Falle die Konsistenz einer dicken Flüssigkeit. Das sieht man auch noch daraus, daß die „Körner“ des Secrets beim Übergang aus dem Faden in die Kapsel vollkommen mit dem Inhalt der letztern zusammenfließen; eine solche Erscheinung ist aber nur bei

1) Da ich die von SCHNEIDER aufgestellte Terminologie für sehr gelungen halte, so werde ich mich ihrer auch fernerhin bedienen.

flüssigen Körpern möglich. Diese Erscheinung spricht auch dafür, daß im Cnidarium und im Faden ein und dieselbe Substanz eingeschlossen ist. Somit stellt bei *Polypodium* das Secret des sich entwickelnden Nesselfadens keinen ununterbrochenen Strang dar, wie ihn SCHNEIDER für die andern Cnidarien beschreibt, sondern ist in der Länge des Fadens in einzelnen Partien verteilt, die das Aussehen von Körnern haben. Außerdem hat dieses Secret keine dichte Konsistenz, die SCHNEIDER dem Strang zuschreibt, sondern wenigstens die Konsistenz einer dickflüssigen Masse.

Auf die Frage, mit was für einer Substanz die Zwischenräume zwischen den einzelnen Partien des Secrets im Faden angefüllt sind, kann ich nur mit Vermutungen antworten: da diese Substanz nach ihren optischen Eigenschaften sich in nichts von Wasser unterscheidet, (was natürlich kein Hindernis für einen chemischen Unterschied vom Wasser bildet), so scheint mir die Annahme zulässig, daß solches eben die „Scleraanlage“ SCHNEIDER'S ist. Folglich ist das Secret und die Anlage der künftigen äußern Hülle der Kapsel im Faden in regelmäßig abwechselnden Partien verteilt, die voneinander scharf getrennt sind. Das zeugt davon, daß wir hier zwei chemisch ganz verschiedene Flüssigkeiten vor uns haben, die sich nicht miteinander vermischen.

Man muß offenbar für *Polypodium* dieselbe Ursache zur Einstülpung des Fadens annehmen, die auch für die übrigen Cölenteraten festgestellt ist, nämlich den negativen Druck in der sich entwickelnden Kapsel, der infolge des Aufsaugens der wässrigen Scleraanlage aus ihr entsteht. Da aber bei *Polypodium* das Cnidarium nicht von Protoplasma, sondern von der Vacuole umschlossen ist, so muß man zugeben, daß diejenigen chemischen Substanzen, die bei andern Cölenteraten im Protoplasma enthalten sind und dessen hygroskopische Einwirkung auf das Cnidarium bedingen, bei *Polypodium* sich in der Flüssigkeit der Vacuole selbst befinden, der man also im gegebenen Falle auch die hygroskopische Wirkung zuschreiben muß. Das Wesen des ganzen Prozesses wird hierdurch kaum geändert.

Ich glaube nicht zu irren, wenn ich annehme, daß das von mir beobachtete Eintreten von „Körnern“ des Secrets aus dem Faden in das Cnidarium eben den Einstülpungsprozeß bezeichnet.<sup>1)</sup> Hier-

---

1) Man muß bemerken, daß es sehr selten gelingt, den eingestülpten Teil des Fadens im Innern des Cnidariums zu erkennen, und das auch nur mit großer Mühe.

bei muß natürlich aus dem Faden in die Kapsel zusammen mit dem Secret auch die wässrige Flüssigkeit gelangen, d. h. die Scleraanlage. Daß dies sich in der Tat so verhält, wird durch die Anwesenheit derselben kleinen, runden, hellen Bläschen im Secret des Cnidariums bewiesen, die ich oben erwähnte: aller Wahrscheinlichkeit nach sind diese Bläschen nichts anderes als Tröpfchen der wässrigen Flüssigkeit, die in das Cnidarium bei der Einstülpung des Fadens geriet und aus ihm noch nicht durch die hygroskopische Wirkung der Vacuole extrahiert worden ist. Sobald der Faden seine Entwicklung beendet hat, beginnt seine Einstülpung. Es ist ersichtlich, daß der ansaugenden Wirkung des Cnidariums zuerst ihr frischgebildetes distales Ende unterliegt, als der weichste und somit am wenigsten widerstrebende Teil. Hier hat nun scheinbar der oben angeführte Einwand IWANZOW's gegen MURBACH und überhaupt alle die Raum, die darauf hinausgehen, daß die Einstülpung des Fadens von seinem distalen Ende aus erst nach seiner endgültigen Ausbildung stattfindet (anfängt). Nach IWANZOW soll der Widerstand, der durch die gegenseitige Reibung der innern und äußern Wand des sich einstülpenden Fadens entsteht, so groß sein, daß eher eine Abflachung (ein Zusammenfallen) der Nesselröhre eintritt als deren weitere Einstülpung. Nach meiner Ansicht hat man keinen Grund, diese Reibung für so groß zu halten, denn erstens ist die Wand des Fadens an sich weich genug, um sie abzuschwächen, und zweitens — und das ist vielleicht das Wichtigste — wird die innere Oberfläche dieser Wand beständig, wenn nicht von beiden, so jedenfalls von einer der in ihr enthaltenen Flüssigkeit befeuchtet und mildert schon in bedeutendem Maße die gegenseitige Reibung der Außen- und Innenwand des Fadens. Ferner kann der nicht eingestülpte Teil der Nesselröhre schon deshalb nicht zusammenfallen, weil im Innern derselben der ganzen Länge nach gleichmäßig sozusagen Pfröpfchen aus dickflüssigem Secret eingelagert sind, welche die Röhrenwände in beständiger Spannung halten und sie nicht zusammenfallen lassen.

Was die Geschwindigkeit anbelangt, mit der die Einstülpung vor sich geht, so nehmen fast alle Autoren, die diese Frage berühren, an, und zwar a priori, daß dieser Prozeß ziemlich schnell vor sich gehen muß. Man schließt dies daraus, daß man in der erdrückenden Mehrzahl der Fälle nur die äußersten Momente der Einstülpung — d. h. der Faden ist noch gar nicht im Begriff

sich einzustülpen oder hat sich schon ganz eingestülpt — zur Beobachtung bekommt; die Zwischenstadien aber, in denen der Faden sich noch nicht vollständig eingestülpt hat, werden höchst selten beobachtet. Soviel mir bekannt, bildet die einzige Ausnahme unter allen Autoren SCHNEIDER (1900), der auf Grund unmittelbarer Beobachtungen am Einstülpungsprozeß (an dem von ihm entdeckten *Plutus cnideporus*) diesen für ziemlich langsam hält. Nach seiner Berechnung muß die ganze Einstülpung sich im Laufe von circa 14 Stunden vollziehen. Diese Zahl sieht der Autor selbst für zu hoch an, aber sie ist, nach seinen Worten „immerhin von Interesse als die einzige bis jetzt abgeleitete“. „An eine besonders geschwinde, vielleicht nur minutenlange Einstülpung dürfen wir schon deshalb nicht denken, weil der Prozess, den wir als Ursache der Einstülpung anzusehen haben, nicht übermäßig schnell sich abspielen kann. Die Seltenheit der Bilder erklärt sich auch genügend bei einer Einstülpungsdauer von mehreren Stunden, während das Wachstum vielleicht tagelang andauern dürfte.“

Ich zweifle stark daran, daß der Einstülpungsprozeß so langsam vor sich gehen sollte, wie SCHNEIDER angibt. Er beobachtete ihn eine Viertelstunde lang und machte seine Berechnung in der Voraussetzung, daß der ganze Prozeß die ganze Zeit über mit gleichbleibender Schnelligkeit vor sich geht. Aber eine derartige Gleichmäßigkeit der Einstülpung ist gar nicht erwiesen. Es ist sehr wohl möglich, sogar wahrscheinlich, daß sie im ersten Moment schneller vor sich geht und dann sich verlangsamt sowohl infolge allmählicher Ausgleichung des Druckes wie auch infolge anwachsenden Widerstandes. Da aber SCHNEIDER die Erscheinung in einem Momente beobachtete, als schon fast  $\frac{2}{3}$  des Fadens eingestülpt waren und nur noch  $\frac{1}{3}$  sich draußen befand, d. h. da er den Prozeß in der Phase starker Verlangsamung antraf, so ist es vollkommen begreiflich, daß die Berechnung eine zu geringe Schnelligkeitsziffer für die Einstülpung ergab. Eine viel wichtigere Rolle spielt aber im gegebenen Falle folgender Umstand. Wie schon gesagt, beobachtete SCHNEIDER den Prozeß im Verlaufe einer Viertelstunde. Dann mußte er die Beobachtung einstellen, weil die Zelle abgestorben war. Wenn der Tod aber kein gewaltsamer war, sondern ein natürlicher, so konnte er nicht momentan eintreten; im Gegenteil, das Absterben mußte allmählich erfolgen, und im selben Maße mußten, auch im Sinne der Schnelligkeit und der Intensität, alle positiven, schaffenden Prozesse im Protoplasma sich abschwächen. Es ist klar, daß auch

die hygroskopische Wirkung des Plasmas auf das Cnidarium und der durch diese Wirkung bedingte Einstülpungsprozeß des Fadens den deprimierenden Einfluß der Necrobiose unterliegen und sich stark verlangsamten mußten. Daher kann die von SCHNEIDER beobachtete Einstülpungsgeschwindigkeit in keinem Falle als normal angesehen werden, da infolge von Absterbeerscheinungen diese Schnelligkeit bedeutend herabgesetzt gewesen sein mußte.

Meine Beobachtungen führen mich zu dem Schlusse, daß wenigstens bei *Polypodium* der Einstülpungsprozeß recht schnell vor sich geht. Das ersieht man z. B. daraus, daß an dem Tentakel in der Nähe von dessen Basis Zellen zusammengehäuft sind sowohl mit noch gar nicht eingestülpten Fäden als auch mit schon eingestülpten. Ferner spricht der von mir beobachtete Einstülpungsprozeß auch dafür, daß derselbe, wenn auch nicht momentan, so doch mit bedeutender Schnelligkeit, jedenfalls viel schneller, als SCHNEIDER'S Berechnung ergibt, vor sich geht. Leider kann ich diese Geschwindigkeit nicht genauer bestimmen, da ich keine entsprechenden Zahlen zur Verfügung habe.

Die Wanderung der sich entwickelnden Nematoblasten beginnt nach SCHNEIDER'S Meinung nach der Einstülpung. „Alle . . . überwandernden Zellen haben etwas Gemeinsames. Stets ist das hintere Kapselende gegen die Verbrauchsstätte zu gewendet, und immer ist es ein und dasselbe Entwicklungsstadium (Wanderstadium). Der Schlauch ist eingestülpt, die Widerhaken sind gebildet, aber die Sclera ist noch weich und unverfestigt.“

Ich kann bestätigen, daß die wandernden Zellen, die der ganzen Länge des Tentakels nach gelagert sind, sich auf ein und demselben Entwicklungsstadium befinden und sich scheinbar nicht voneinander unterscheiden. Hinsichtlich der Zellen aber, die am Anfange des Tentakels sich befinden, hat man, wie wir gleich sehen werden, Grund anzunehmen, daß sie in dieser Hinsicht eine Ausnahme bilden. Ein von mir beobachteter Fall veranlaßt mich zu bezweifeln, daß bei *Polypodium* die Wanderung der Zellen erst nach der Einstülpung des Fadens beginne, wie dieses nach SCHNEIDER bei den Siphonophoren statthat. Ich hatte Gelegenheit zu beobachten, daß eine in lebendem Zustande isolierte Zelle, deren Faden noch nicht eingestülpt war, ihre Gestalt amöbenartig veränderte, wobei sie an einem Platze blieb (Fig. 46 n): wie bei einer Amöbe erschien bei ihr an irgendeinem Körperteil allmählich ein stumpfes, sehr kurzes Pseudopodium und verschwand wieder nach und nach, während

zur selben Zeit an einem andern Teil genau ebenso sich ein zweites Pseudopodium zeigte usw. Es ist wohl möglich, daß, wenn eine solche Zelle sich an ihrem Orte befunden hätte und in normalen Verhältnissen, sie dank ihren amöboiden Bewegungen sich im Tentakel fortbewegt hätte. Somit ist es möglich, daß die Wanderung der Nesselzellen bei *Polypodium* zu der Zeit beginnt, wo der Faden noch nicht eingestülpt ist, folglich die Einstülpung schon während der Wanderung (vielleicht während ihrer ersten Stadien) stattfindet. Nach der Einstülpung aber, wie schon gesagt, sind die wandernden Zellen in ihrem Aussehen vollkommen gleich.

Die Frage nach der Reifung der Sclera in den Nesselzellen von *Polypodium* bleibt für mich unaufgeklärt. Oft kann man an der Basis des Tentakels auf einer Querebene ziemlich verschiedene Stadien der Entwicklung der äußern Kapselhülle antreffen. Z. B. unter einer Menge von Zellen mit noch nicht eingestülpten Fäden sah ich eine, bei der nicht nur der Faden eingestülpt war, sondern auch schon eine doppelt konturierte Hülle sich gebildet hatte (Fig. 46 p). Außer diesen äußersten Momenten in der Reifung der Sclera findet man an ein und derselben Stelle des Tentakels gar nicht selten auch Zwischenstadien der Entwicklung. Nach Maßgabe der Einstülpung des Fadens in das Innere des Cnidariums nimmt dieses eine rundere Gestalt an, und sobald die Einstülpung beendet ist, wird es vollkommen rund. Zu dieser Zeit ist jedoch die Sclera noch nicht an der Oberfläche der Propria angelegt, da ihre Kondensation erst nach der Beendigung des Einstülpungsprozesses beginnt. Die innere Hülle hat aber hierbei ungleiche, gewundene Konturen (Fig. 46 r), die dadurch bedingt werden, daß die ausgedehnte und gespannte Propria allen Erhöhungen und Vertiefungen folgt, die durch die Windungen des Fadens gebildet werden, der unordentlich im Innern der Kapsel zusammengelegt ist. Dann beginnt sich allmählich die Sclera anzulegen. Die Umrisse der sich entwickelnden Kapsel gleichen sich aus und werden ganz glatt. Allmählich werden sie schärfer und schärfer, doch bewahrt die Kapselhülle hierbei das Aussehen mit einer Kontur (Fig. 46 s). Endlich wird auch die zweite Kontur scharf sichtbar, und die Kapsel erhält ihre endgültige Form.

Sobald die Nesselzelle den Ort ihrer Verwendung erreicht hat, befestigt sie sich mit einer Partie ihres Körpers an der Stützlamelle, und der Teil von ihr, der die Vacuole mit der Kapsel umschließt, wird an die Ectodermoberfläche vorgeschoben, indem hierbei der befestigte Teil des Zellkörpers sich zu einem Stiel auszieht. Damit

ist der Prozeß der Entwicklung der Nesselzelle mit einer großen Kapsel beendet. Wie wir aber weiter sehen werden, bedeutet dies noch nicht, daß die Kapsel ganz fertig zur Entladung ist. Zu diesem Zwecke müssen in ihr noch einige Prozesse stattfinden, die bei der Behandlung der Entladungsursachen besprochen werden sollen.

Die Frage über die Entladung der Nesselkapseln bei den Cölenteraten rief unter den Forschern das lebhafteste Interesse schon von dem Augenblicke an hervor, als man zuerst die Funktion dieser Organe verstanden hatte, die zuweilen in ihrem Bau wirklich einen wunderbaren Grad von Vollkommenheit erreichen. Die Geschichte der Versuche, so oder anders diesen Prozeß zu erklären, läßt zwei Richtungen erkennen, zwischen denen IWANZOW'S Arbeit eine scharfe Scheidelinie bildete (1896). Die Vertreter der ersten Richtung wollen den Prozeß der Entladung durch Kontraktion entweder der Plasmahülle, die von allen Seiten die Kapsel umschließt, oder aber des Stieles oder schließlich beider zusammen erklären. Die einen Autoren halten diese Kontraktion für die einzige Ursache der Entladung, die andern sprechen ihr nur eine Nebenrolle zu hinsichtlich des Hauptfaktors — der innern Spannung der Kapsel. Wie dem auch sein mag, so wird nach dieser Anschauung für die mechanische Ursache der Entladung der Druck gehalten, der auf die Kapsel durch die Kontraktion des Plasmamantels und des Fußes entsteht. Um aber dieser Annahme eine größere Wahrscheinlichkeit zu verleihen, muß man die Muskulatur der eben genannten Bildungen nachweisen. Und in der Tat halten viele Autoren nicht nur a priori diese Bildungen morphologisch und physiologisch für identisch mit dem Muskelgewebe, sondern sind auch bestrebt, dies durch Tatsachen zu belegen. Eine kurze kritische Übersicht ihrer Meinungen wird uns zeigen, wie weit diese Versuche von Erfolg gekrönt waren.

CIAMICIAN (1879) schreibt in einer Arbeit über *Tubularia mesembryanthemum*: „CLAUS hat an den Nesselkapseln von *Charybdea marsupialis* anstatt eines, drei solcher Fortsätze beschrieben und spricht dabei die Vermuthung aus, dass dieselben muskulöser Natur sein könnten. Diese Auffassung erscheint nach dem Vorliegenden äusserst wahrscheinlich, da unsere fadenförmigen Ausläufer im selben Verhältnisse zu den ectodermalen Cnidoblasten stehen, wie die Muskelfasern zu ihren ectodermalen Bildungszellen.“

Wie aus diesem Zitat zu ersehen, erscheinen weder CLAUS noch CIAMICIAN als eifrige Verteidiger der Muskelnatur der Stiele, sondern sprechen sich nur vermutungsweise in diesem Sinne aus. Hierbei beruft sich der letztere Autor zur Begründung dieser Voraussetzung auf die Analogie der fadenförmigen Fortsätze der Nesselzellen mit den Muskelfasern der Ectodermzellen, aber Analogien sind bei weitem nicht immer ein Beweis.

Die von CHUN (1881) gemachte Entdeckung, daß die Stiele der kleinen Nesselzellen bei *Physalia* eine deutliche Querstreifung besitzen, wurde ihrer Zeit als starkes Argument für den Muskelcharakter der Stiele der Nesselzellen hingestellt. Aber MURBACH (1894) wies nach, daß diese Querstreifung nichts anderes ist als eine sehr dünne Spirale, die in enggeschlossenen Kreisen den Stil der Nesselzelle umwindet. Das Vorhandensein von Spiralen an den Stielen wurde ebenso von SCHNEIDER (1894) bei *Velella* festgestellt, wobei er sich jedoch nicht entschließen konnte, ihnen einen Muskelcharakter zuzusprechen. MURBACH (1895), der ungeachtet dessen, daß er selbst das Versehen in den Beobachtungen CHUN's klarstellte, dennoch fortfährt die Stiele für Muskelbildungen zu halten, bemerkt: „Recently SCHNEIDER confirmed the presence of spiral structures in *Velella*, but he denies their contractile nature, without giving substantial reasons. Since spiral muscles are now found in Cephalopods, I hold to my interpretation.“

Mir scheint, daß der Vorwurf ungenügender Begründung eher gegen MURBACH selbst gerichtet werden kann, da die Berufung auf die Cephalopoden gar nichts beweist. Hier ist wiederum das Sprichwort gültig „comparaison n'est pas raison“, und wenn bei den Cephalopoden das Vorhandensein von spiraligen Muskeln erwiesen ist, so folgt daraus noch gar nicht, daß die spiraligen Stiele bei den Siphonophoren durchaus Muskelbildungen vorstellen müssen.

Als einer der entschiedenen Verfechter der Muskelnatur des Stieles und der Plasmahülle um die Nesselkapsel erscheint JICKEL (1882). An den Nesselzellen von *Hydra* fand er nach seiner Meinung zweifellose Muskelfortsätze. Aber vergeblich suchen wir bei JICKEL tatsächliche Beweise für die Muskelnatur dieser Fortsätze, da man eine Aufzählung der Autoren, die eine Muskelbildung in den Nesselzellen verschiedener Cnidarien beschrieben, nicht für einen solchen Beweis ansehen kann, und deren Ansichten in dieser Hinsicht JICKEL ohne jede Kritik beipflichtet.

Nach v. LENDENFELD (1883, 1897) wird die Entladung der

Kapsel durch die Kontraktion des sie umgebenden Plasmamantels, aber nicht die des Stieles bedingt — also vertritt dieser Autor die Muskelnatur des Plasmamantels. Aber auch bei ihm finden wir keine tatsächliche Begründung dieser Behauptung, die ohne Beweise als selbstverständlich angenommen wird, wenn man nicht den Hinweis auf die Beobachtungen CHUN's an *Physalia* hierfür ansehen will, deren Irrtümlichkeit, wie wir sahen, schon MURBACH aufdeckte. Derselben Meinung wie LENDENFELD ist auch NUSSBAUM (1887); er meint, daß die gemeinsame Einwirkung der Spannung der Kapsel und der Kontraktion des umgebenden Plasmamantels vollkommen genügen, um eine Entladung der Kapsel hervorzurufen. GRENACHER (1895) ist gezwungen zuzugeben, daß die Kontraktion des Stieles als Anstoß zur Entladung der Kapsel dienen kann. Aber für die Hauptursache der Entladung hält er demnach die innere Spannung der Kapsel, ohne welche seiner Meinung nach die Kontraktion der Muskelemente der Nesselzelle die Entladung nicht bedingen kann. Somit zwingt nur der Wunsch, die Ursache der Entladung der Kapsel klarzustellen, diesen Autor, die Muskelnatur der Nesselzelle anzuerkennen.

Die angeführten Ansichten der verschiedenen Autoren beweisen, daß alle diese Autoren genau genommen den Muskelcharakter der ganzen Nesselzelle oder ihrer Teile als vollkommen verständliche und keines Beweises bedürftige Wahrheit anerkennen. Das erklärt sich aus dem Bestreben, unter allen Umständen die verborgenen Ursachen des Entladungsprozesses aufzufinden. Die einen Autoren nehmen an, daß dieser Prozeß durch die Kontraktion der Kapsel bedingt wird. Letzteres ist aber ohne äußern Druck auf diese nicht denkbar. Ein Druck kann aber seinerseits nur auf Rechnung der Kontraktion des Plasmamantels stattfinden; ergo muß dieser Mantel ein Muskelmantel sein. Andere Autoren schrieben einen Anteil an der Entladung der eigenen Spannung der Kapselwand zu, wobei es nur eines schwachen Anstoßes bedarf, um das Gleichgewicht zu stören und eine Entladung hervorzurufen. Dieser Anstoß wird durch eine Kontraktion des Stieles gegeben, der also eine muskulöse Bildung vorstellen muß. So entsteht eine *petitio principii*: die Entladung wird durch den Muskelcharakter der Nesselzellen, und die Muskelnatur der Zellen durch die Notwendigkeit ihrer Anerkennung für die Erklärung des Entladungsprozesses bewiesen, da andere rationelle Grundlagen für eine derartige Annahme absolut fehlen.

Nicht alle Autoren verfielen aber in diesen tautologischen Fehler.

So erhob schon HAMANN (1882) gegen die Muskelnatur der Nesselzellen Einspruch; er sagt: „Die Fortsätze [der Nesselzellen. A. L.] dienen der in die Höhe gerückten Zelle als Stützfasern und haben nichts mit Nerven oder Muskel zu tun.“

DELAGE (1901) leugnet ebenfalls, wenn auch vorsichtig, den Muskelcharakter der Cnidoblasten. Zu dieser Meinung neigt auch IWANZOW (1896).

Ich erwähnte bisher absichtlich einen der bedeutendsten Cölenteratenforscher der Gegenwart, nämlich SCHNEIDER, noch nicht, um dessen Ansicht besonders zu besprechen. In den Anschauungen dieses Autors ging, was die behandelte Frage angeht, mit der Zeit eine Evolution vor sich. Erst erschien er als entschiedener Verteidiger der Muskelnatur der Nesselzellen (bei *Hydra*, 1890) und zwar wieder infolge des Umstandes, daß ohne diese Annahme der Entladungsprozeß unerklärbar schien. Außerdem führt er als Beweis für seine Ansicht die Ähnlichkeit der in Rede stehenden Nesselzellen im optischen Verhalten ihrer Struktur mit der Muskelsubstanz an. Diesen Beweis benutzten auch andere Autoren, doch ist er kaum haltbar, da er auf rein äußerliche Analogie gestützt ist. Auf Grund einer solchen Übereinstimmung der Stiele mit der Stützlamelle schreibt, wie wir sahen, HAMANN ihnen eine ausschließlich stützende Funktion zu.

Als SCHNEIDER (1892) in den Nesselzellen von *Forskalia contorta* „nicht die Spur von muskulösen Gebilden“ fand, so setzte er voraus, daß die äußere Wand der Kapsel selbst (die Sclera, nach seiner spätern Terminologie) muskulös erscheint und Kontraktionsfähigkeit besitzt. Er bemüht sich aber noch seine frühere Stellung zu verteidigen: „HAMANN, sagt er, kann . . . im Recht sein, wenn er diesen beiden Nesselzellarten die muskulöse Natur auf Grund ihres Zusammenhangs mit der Lamelle abspricht; die Allgemeingiltigkeit dieser Ansicht widerlegen jedoch vor allem CHUN's Befunde an *Physalia*.“ Wir sahen schon, daß diese „Widerlegung“ nichts widerlegt. In seiner nächsten Arbeit (1894) ist SCHNEIDER bei der Entscheidung dieser Frage schon ganz unschlüssig: „Ob der Stiel muskulös ist und ebenso eine stets vorhandene, dünne, glänzende, der Kapsel dicht angeschmiegte Hülle . . . das kann ich vor der Hand nicht entscheiden.“ Im Jahre 1899 schreibt er: „Auch die muskulöse Natur der kurzen Stiele [bei *Rosacca*. A. L.], welche die Endfadenkapseln an die zwei elastischen Fasern befestigen, und derjenigen, durch welche die Gruppe birnförmiger Kapseln vorn am

Knopf an die Verbindungsstelle von Angelband und Gitter sich anheftet, muß ich entschieden bestreiten und alle diese Stielbildungen für einfache Verbindungsfasern erklären, die einen innigen Zusammenhang aller Knopfgeschosse bewirken und elastischer Natur sind.“ Endlich in der nächsten Arbeit (1900) verkündet er geradezu, daß er den Stielen der Nesselzellen keine andere Funktion zusprechen kann als eine bloß stützende. Diese Äußerung steht offenbar im Zusammenhang damit, daß SCHNEIDER in dieser Arbeit schon als Anhänger von IWANZOW'S Theorie erscheint (der Entladungstheorie, mit einigen Abänderungen), welche jede Muskelstruktur in den Nesselzellen überflüssig macht.

So führt die bloße Zusammenstellung der Anschauungen verschiedener Autoren über die Muskelnatur der Nesselzellen bei den Cnidarien zu dem Schlusse, daß diese Frage in negativem Sinne entschieden werden muß, da das Vorhandensein von Muskelstrukturen in den Cnidoblasten weder anatomisch noch physiologisch als bewiesen gelten kann, da niemand jemals den Kontraktionsprozeß der Nesselzellen bei deren Entladung gesehen hat.

*Polypodium* liefert eine entschiedene Bestätigung dieser Schlußfolgerung: das Protoplasma seiner Nesselzellen ist, wie wir sahen, überhaupt so wenig differenziert, daß die Stiele der Cnidoblasten sogar keine beständigen Gebilde darstellen, sondern nur als ein Teil des Protoplasmas erscheinen, der unter äußern Einflüssen rein mechanischer Natur sich ausstreckte. Nach Aufhebung dieser Einflüsse werden sie wieder eingezogen, und die Nesselzelle nimmt unter solchen Umständen eine runde Gestalt an.

Die Theorie der Entladung, die sich auf die Anerkennung von kontraktile Muskelstruktur im Protoplasma der Nesselzellen stützt, kann man Kontraktionstheorie nennen.

Diese Theorie unterzog IWANZOW (1896) einer gerechtfertigten Kritik, deren Hauptpunkte in Folgendem bestehen.

Die Kontraktionstheorie nimmt an, daß die unentladene Kapsel mit wässriger Flüssigkeit gefüllt ist, die bei einer Kontraktion der Wände der Kapsel den Nesselfaden aus ihr herausdrückt, in den sie sich nach Maßgabe der Ausstülpung ergießt. Es ist klar, daß die Quantität der Flüssigkeit, wie in der unentladenen Kapsel, so auch in der entladenen mit dem Faden ein und dieselbe sein muß. Damit diese Flüssigkeit zur Füllung der Kapsel und des Fadens ausreicht, muß die erstere an Umfang abnehmen. Die Messungen aber bewiesen IWANZOW, daß in einigen Fällen die Kapsel sich nicht

nur nicht verkleinert, sondern im Gegenteil größer wird. Sogar in den Fällen, wo eine Umfangabnahme stattfindet, ist der Unterschied zwischen dem Umfange der unentladenen und entladenen Kapsel durchaus nicht so groß, um den ganzen Faden zu füllen.

Die großen Kapseln von *Polypodium* bestätigen vollkommen diese Kalkulation. In der Tat ist der Umfang der Kapsel  $= \frac{\pi D^3}{6}$ , wobei D den Durchmesser der Kapsel bedeutet; der Umfang des Fadens (Rauminhalt des Fadens)  $= \frac{\pi d^2 l}{4}$ , wobei d der Durchmesser des Fadens, l dessen Länge ist; also das Verhältnis dieser Rauminhalte ist  $= \frac{\pi \cdot D^3 \cdot 4}{6 \cdot \pi \cdot d^2 \cdot l} = \frac{2D^3}{3d^2 \cdot l}$ ; da  $D = 0,016$  mm,  $d = 0,0025$  mm und  $l$  (im Durchschnitt)  $= 1,2$  mm ist, erhalten wir bei Einstellung dieser Werte in die Formel  $\frac{2 \cdot 0,016^3}{3 \cdot 0,0025^2 \cdot 1,2} = \frac{1}{2,7}$ , d. h. der Rauminhalt der Kapsel ist fast 3mal so klein wie die des Fadens. Diese Berechnung ist mit Fehlern gemacht, die den Rauminhalt der Kapsel vergrößern und daher für die Kontraktionstheorie günstig sind: erstens wurde statt des innern Durchmessers der Kapsel der äußere genommen, und zweitens wurde angenommen, daß das ganze Innere der Kapsel nur mit der Flüssigkeit gefüllt sei, während in Wirklichkeit ein bedeutender Teil derselben vom Faden selbst eingenommen wird und nur der übrige Teil auf die Flüssigkeit kommt.

Sogar wenn man diese Fehler nicht in Betracht zieht und dabei zuläßt, daß bei der Entladung die ganze Flüssigkeit aus der Kapsel in den Faden überströmt (was in Wirklichkeit nicht geschieht, da nach der Entladung die Flüssigkeit gleichmäßig in der Kapsel und im Faden verteilt ist), so füllt auch in diesem Falle die Flüssigkeit aus der Kapsel kaum  $\frac{1}{3}$  des Fadens aus. Da aber der Faden nur infolge des Druckes dieser Flüssigkeit ausgestülpt wird, so würde die Ausstülpung niemals eine vollkommene sein.

Ähnliche Rechnungen und Schlüsse veranlaßten IWANZOW, die Entladungsursache in andern Faktoren zu suchen. Es ist klar, daß, wenn nach der Entladung das Volumen der Kapsel + Volumen des Fadens viel größer ist als der Umfang der unentladenen Kapsel, und wenn nach der Entladung das Secret fortfährt, die Kapsel und den Faden zu füllen, seine Masse sich bedeutend vermehrt haben muß und diese Zunahme nur auf Kosten des umgebenden Wassers geschehen kann. Um den Eintritt von Wasser ins Innere der

Kapsel und des Fadens zu erklären, nahm IWANZOW an, daß das Secret eine gelatinöse Masse darstellt, die äußerst gierig Wasser anzieht und somit zu starkem Aufquellen fähig ist. Diese Annahme erscheint als Grundlage der Theorie IWANZOW's, die daher mit vollem Recht als Quellungstheorie bezeichnet werden kann.

IWANZOW setzt voraus, daß die Kapselhülle für Wasser absolut undurchdringlich ist, während die Wand des Fadens eine starke Wasserdurchlässigkeit besitzt. So wie nun der erste Anstoß zur Entladung gegeben und die Basis des Fadens kaum aus der Kapsel getreten ist (die Ausstülpung des Fadens erfolgt von dessen proximalen Ende aus), so beginnt sofort die hygroskopische Wirkung des Secrets, das Wasser durch die Fadenwand einzieht, und die weitere Ausstülpung des Fadens ist gesichert. IWANZOW bleibt unentschieden vor der Frage stehen, wodurch der allererste Moment der Ausstülpung des Fadens aus der Kapsel bedingt wird, und neigt schließlich sich MÖBIUS' Ansicht zu, daß der erste Anstoß durch den Druck des umgebenden Gewebes gegeben wird. Dieses bildet aber den schwachen Punkt der Theorie. SCHNEIDER, der IWANZOW's Theorie akzeptiert, mit Ausnahme eben dieses Punktes, erklärt den Anfangsmoment der Entladung viel wahrscheinlicher. Nach seiner Meinung wird dieser Moment durch eine Reizung des Cnidocils bedingt, das durch einen besondern Mechanismus mit einem Deckelchen verbunden ist, welches die Öffnung am distalen Ende der Kapsel schließt. Bei einer Reizung des Cnidocils wird der Deckel abgeworfen; dadurch erhält das Wasser Zutritt zur Kapsel, es folgt eine schnelle Aufquellung der gelatinösen Masse, und der Faden wird hinausgeschleudert.

Daß das Secret der großen Kapseln von *Polypodium* eine stark hygroskopische Masse darstellt, dank deren Aufquellung der Entladungsprozeß vor sich geht, wird durch folgende Beobachtungen bewiesen. Die entladenen Kapseln färben sich ziemlich schnell und intensiv mit Methylenblau. Hierbei färbt sich der Inhalt der Kapsel und des Fadens entweder durchweg oder in unordentlich verteilten Partien, die das Aussehen von Klümpchen verschiedener Größe haben (Fig. 47). Im Innern der Kapsel haben diese Partien eine runde, tropfenförmige Gestalt. Setzt man unter dem Deckglase den im Wasser befindlichen, frisch entladenen Kapseln 95° Alkohol zu, so kann man auch den gleichmäßig gefärbten Inhalt in ähnliche Partien zerteilen. Ersetzt man den Alkohol wieder durch Wasser, so vergrößern sich allmählich die gefärbten Partien in ihrem Umfange

und fließen dann wieder in eine gleichmäßig blaue Masse zusammen, welche das Innere der Kapsel und des Fadens vollkommen ausfüllt. Offenbar besitzt der Alkohol stärkere hygroskopische Eigenschaften und zieht so aus dem gefärbten Secret das Wasser aus, wodurch die Masse des Secrets vermindert wird und in getrennte Partikel zerfällt, die durch Partien verdünnten Alkohols getrennt sind. Bei Ersatz des Alkohols durch Wasser aber quellen die gefärbten Partien auf und fließen wieder in eine allgemeine Masse zusammen.

Einige Autoren bestreiten IWANZOW gegenüber die Undurchdringlichkeit der Kapselwand. So ist nach v. LENDENFELD'S Meinung (1897) diese Wand so dünn, daß sie kaum dem Wasserstrom ins Innere der Kapsel Widerstand leisten kann, wo sich eine Substanz befindet, die so starke hygroskopische Eigenschaften besitzt. „Und in der Tat — schreibt dieser Autor — beweist die Tingierbarkeit des Inhaltes intakter Kapseln jene Wasserdurchlässigkeit der Kapselwand.“ Dasselbe sagt auch DELAGE (1901).

Mir scheint dieser Einwand gerechtfertigt, wenigstens für einige Fälle. So sind die Hüllen der großen Kapseln bei *Polypodium* für Wasser bis zu einem gewissen Grade durchdringlich. Das wird dadurch bewiesen, daß der Inhalt von reifen, noch nicht entladene Kapseln, die sich nur kurze Zeit in der Färbungsflüssigkeit (Methylenblau) befanden, gar nicht gefärbt ist; wenn sie jedoch länger in der Farbe bleiben, so färbt sich ihr Inhalt schwach. Folglich läßt die Kapselwand, wenn auch nur in schwachem Maße, doch Wasser durch.

Wenn man aber auch annimmt, daß dieser Einwand für alle Unidarien gerechtfertigt ist, so gibt das noch keinen Grund, um IWANZOW'S Theorie als Ganzes zurückzuweisen, wie das v. LENDENFELD tut, der sie für „ganz unhaltbar“ erklärt. Übrigens nimmt v. LENDENFELD ungeachtet dieser kategorischen Erklärung, die in verschiedenen Ausdrücken an mehreren Stellen wiederholt wird, genau genommen die Grundlage dieser Theorie, nämlich die hohe hygroskopische Fähigkeit des Secrets, dennoch selbst an. Das ist aus folgendem Zitat (1897) ersichtlich: „Diese Theorie kann jedoch der Kritik nicht Stand halten. Es erscheint vielmehr am wahrscheinlichsten, dass die in der Kapsel vorhandene hygroskopische Substanz, durch die Kapselwand Wasser osmotisch aufsaugend nur den, von den meisten Autoren angenommenen Turgor, die Kapselspannung verursacht. Die physikalischen Eigenschaften solcher Substanzen, wie die gallertige Kapselfüllmasse machen ihr Entweichen durch

die Kapselwände beim Aufquellen unmöglich und es wird daher der Druck innerhalb der Kapsel so lange zunehmen, bis er der hygroskopisch-osmotischen, Wasser-herinsaugenden Wirkung der intrakapsulären Substanz die Wage hält. Explodiert dann die Kapsel, so wird — durch Ausstossung (Spirocysten), beziehungsweise durch Um- und Ausstülpung (Nematocysten) des Fadens — plötzlich Raum geschaffen, der Druck nimmt ab und die Endosmose füllt nun, allein wirkend, den ganzen frei werdenden Raum rasch mit Wasser an. Es ist also die hygroskopische Natur der Kapselfüllmasse die Ursache der Kapselspannung und somit auch zum großen Teile die Quelle der Kraft, durch welche beim Schusse der Faden hervorgeschnellt wird; sie bewirkt aber keineswegs die Explosion in der von IWANZOFF angegebenen Weise, und es dringt das Wasser auch nicht, wie dieser Autor meint, durch die Fadenwand allein, sondern ebenso durch die Kapselwand ins Innere ein. Man wird daher immer noch irgend ein andres Agens als mechanische Schussursache ansehen müssen; und dieses Agens erscheint heute, da die Annahme einer muskulösen Natur des Stiels und des Mantels mehr als fraglich geworden ist, zweifelhafter denn je.“

Ich führte absichtlich dieses lange Zitat an, um eine unbeabsichtigte Entstellung von v. LENDENFELD'S Anschauungen zu vermeiden. Soviel ich verstehe, geht nach des Autors Meinung die Sache folgendermaßen vor sich. Das Wasser wird so lange durch die Wand in die Kapsel hineingesogen, bis der in der Kapsel anwachsende Druck und die hygroskopische Wirkung der gelatinösen Masse sich gegenseitig aufheben. Sobald dieser Moment eintritt, hört die Einsaugung von Wasser auf, die Kapsel aber bleibt noch unentladen. Danach beginnt aus unbekannter Ursache die Entladung der Kapsel, d. h. die Ausstülpung des Nesselfadens. Die weitere, völlige Ausstülpung des letztern wird durch das Eindringen immer neuer Massen von Wasser durch die Fadenwände bedingt.

Ich verstehe nicht, was v. LENDENFELD veranlaßt zu glauben, daß im Innern der Kapsel zuerst ein Moment des Gleichgewichts eintritt, das den weitem Eintritt von Wasser in dieselbe von außen aufhören läßt, und daß dann erst die Entladung der Kapsel erfolgt. Warum soll man nicht annehmen, daß dank der äußerst starken Quellungsfähigkeit der gelatinösen Masse das in die Kapsel eingesogene Wasser so lange den intrakapsulären Druck erhöhen wird, bis letzterer den Basalteil

des Fadens, der den Ort des geringsten Widerstandes bildet, aus der Kapsel drückt? Ich persönlich glaube, daß die Entladung der Kapsel gerade durch den immer mehr anwachsenden Druck in ihrem Innern derselben bedingt wird und früher erfolgt, als in ihr der Moment des Gleichgewichts eintritt. Sobald aber der Basalteil des Fadens auch nur ein wenig nach außen gelangt ist, wird infolge der großen Permeabilität seiner Wände der weitere Entladungsprozeß, d. h. seine volle Ausstülpung, sehr rasch vor sich gehen. Ich glaube, daß der Entladungsprozeß der großen Nesselkapseln von *Polypodium* gerade in dieser Weise stattfindet.

Nach SCHNEIDER'S Ansicht, der ich mich anschließe, entwickelt sich das intracapsuläre Secret zusammen mit der ganzen Nesselzelle, und nur wenn dieses Secret vollkommen reif ist, ist die Kapsel vollständig zur Entladung bereit. Daß das Secret eine lebende Substanz ist und als solche sich entwickeln kann, dafür spricht schon die von mir angeführte Beobachtung über die Fähigkeit junger Cnidarien sich selbständig zu teilen. Die Reifung des Secrets besteht in solchen chemischen Veränderungen, infolge deren es jene erwähnte ungewöhnlich starke hygroskopische Fähigkeit erwirbt, wie es sie vor dem Momente der Reife nicht besaß. Dabei gehen auch einige Veränderungen seiner physischen Eigenschaften vor sich: das Secret wird dichter und härter, da es in reifen Kapseln das Aussehen wirklicher Körner hat.

Sobald also das Secret der großen Kapseln von *Polypodium* reif ist, d. h. sich in eine leicht quellbare Masse verwandelt hat (die Nesselzelle hat dann schon ihre Wanderung beendet und hat sich an der Verwendungsstelle festgesetzt), beginnt das Einsaugen von Wasser ins Innere der Kapsel durch deren Wand aus der sie umgebenden Vacuole, d. h. der Strom der Flüssigkeit geht in umgekehrter Richtung wie bei der Reifung der Kapsel. Nach Maßgabe des Aufquellens der intracapsulären gelatinösen Masse nimmt die Kapsel an Umfang zu. Das wird dadurch bewiesen, daß der Durchmesser der reifen Kapseln zwischen 0,012 mm (leer und entladen) und 0,016 mm schwankt (Maximalgröße einer normalen, nicht entladenen Kapsel). Hieraus ist ersichtlich, daß die Kapsel nur bis zu einer bestimmten Größe anwächst, nämlich bis 0,012 mm. Die weitere Vergrößerung ihres Durchmessers bis zu 0,016 mm wird durch die Ausdehnung ihrer elastischen Wand unter dem Einflusse der innern Spannung bedingt, die durch die Aufnahme von Wasser

hervorgerufen wird. Sobald die Grenze erreicht ist und die Kapsel sich entladen hat, zieht sich ihre Wand bis auf ihren ersten Umfang von 0,012 mm wieder zusammen.

Es dauert also, wiederhole ich, das Einsaugen von Wasser in die Kapsel so lange, bis der anwachsende intracapsuläre Druck jenen Grad erreicht hat, bei welchem der Basalteil des Fadens aus der Kapsel hinausgedrückt wird, was denn auch den Anfangsmoment der Entladung darstellt. Die großen Kapseln von *Polypodium* entladen sich also je nach Maßgabe der Reifung vollkommen automatisch. Die Erklärung SCHNEIDER's vom Anfangsmoment der Entladung, welche die notwendige Anwesenheit eines Cnidocils voraussetzt, ist auf diese Kapseln nicht anwendbar, einfach deshalb, weil eine größere Menge derselben, wie gesagt, keine Cnidocile besitzen. Ihre automatische Entladung bei Fehlen eines Perceptionsorgans wird aber vollkommen klar, wenn man bedenkt, daß diese Kapseln nur zur Befestigung des Tieres an das Substrat dienen, sie also durchaus nicht nötig haben, auf irgendwelche besondern Reize von außen her zu reagieren.

Bei den von SCHNEIDER (1900) beschriebenen, mit Cnidocilen versehenen Kapseln der Siphonophoren befindet sich am distalen Ende ein besonderes Gebilde, das der Autor „einen konischen Aufsatz“ nennt. Seine Wand ist in Längsfalten zusammengelegt, weshalb sie auch SCHNEIDER „die gefältelte Membran“ nennt. In dieser Membran ist eine Kreislinie, in der sich der Druck auf das Deckelchen konzentriert, welcher letzteres von der Öffnung herabwirft. Diese Kreislinie heißt beim Autor „Sprenglinie“. Den Beginn des Entladungsprozesses beschreibt er folgendermaßen: „1. Reizphase. Das Cnidocil empfängt den Entladungsreiz und leitet ihn über auf die Sprenglinie, mit der es jedenfalls in directer Verbindung steht . . . Ohne Cnidocil ist die Entladung isolirter Cnidocyten unmöglich . . . Die Existenz cnidocilloser Cniden . . . erweist indessen auch die Empfänglichkeit der Sprenglinie für Nervenreize, die durch das Zellprotoplasma übergeleitet werden, und die vielleicht auch bei Cniden mit Cnidocils eine Rolle spielen.

2. Sprengphase. Auf den Entladungsreiz hin verstärkt sich momentan die Fältelung in der Sprenglinie, und der dadurch hinreichend gesteigerte Druck auf die Kapselmündung lockert den Deckel in seiner Lage, treibt ihn vielleicht sogar aus der Mündung auf der Cnidocilseite heraus.“ Hierdurch wird dem Wasser der Zu-

tritt zum hygroskopischen Secret eröffnet, und der weitere Gang des Prozesses beruht schon auf dem Aufquellen des Secrets.

SCHNEIDER erwähnt nirgends, daß irgendein Teil des Explosionsapparats aus Muskelsubstanz besteht. Und überhaupt erscheint dies zweifelhaft. In diesem Falle kann ich mir aber gar nicht vorstellen, wie die Sprenglinie für Nervenreizungen empfänglich sein und normal auf sie reagieren sollte. Bisher kennen wir bei den Organismen nur eine Form des Überganges von Nervenenergie in mechanische, nämlich durch die Muskelsubstanz. Wie kann Nervenreiz auf andern Wege in Bewegung umgesetzt werden?

Außerdem, wenn SCHNEIDER'S Voraussetzung vom Einfluß des Nervensystems auf den Sprengapparat richtig ist, so müssen alle Nesselzellen (oder wenigstens die von ihnen, denen ein Cnidocil fehlt) in Zusammenhang mit Ganglienzellen stehen; das kann aber keineswegs als bewiesen gelten. Folglich bleibt für Zellen ohne Cnidocil die nächste unmittelbare Entladungsursache unbekannt. Dabei gibt es aber solche Zellen in verschiedenen Klassen der Cölenteraten. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auf sie die Erklärung anwendbar ist, die ich für die großen Kapseln von *Polypodium* vorgeschlagen habe.

Der Zusammenhang der Nesselzellen mit Ganglienzellen wird von vielen Forschern angenommen. In einigen Fällen ist er unmittelbar festgestellt, in andern wird er a priori anerkannt. JICKELI (1882a) z. B. beschreibt *Perigonimus steinachi* (eine Anthomeduse) und sagt: „Die in HERTWIG'Scher Flüssigkeit isolierten Nesselkapselzellen liessen niemals die muskulösen Ausläufer, wohl aber häufig, ausser ihrem von Protoplasma umschlossenen Kern, noch einen zweiten ähnlichen Kern sammt Plasma erkennen. Häufig liessen sich Ausläufer nachweisen, welche von jener ersten oder zweiten Plasmamasse abgingen. Wie bei anderen Polypen so betrachte ich auch hier diese Ausläufer als Verbindungen mit Ganglienzellen.“ Derselbe Autor (1882) macht über den Zusammenhang der Fortsätze der Ganglienzellen mit den Nesselzellen bei *Hydra* und *Eudendrium* Mitteilung. v. LENDENFELD (1882) schreibt: „Von dieser kerntragenden Verdickung der Plasmahülle [der Nesselzelle. A. L.] ausgeht ein dicker körniger Fortsatz ab. Ich habe an Isolationspräparaten den direkten Zusammenhang von Nesselzellen und subepithelialen Ganglienzellen mittels dieses Fortsatzes mehrmals beobachtet.“

Eine solche Verbindung zwischen Ganglien und Nesselzellen aufzufinden gelingt zwar selten, allein die von mir beobachteten Fälle machen es doch höchst wahrscheinlich, daß eine solche Ver-

bindung der Cnidoblasten, welche die grössere Nesselkapselart enthalten, bei *Cyanea annaskala* stets vorhanden ist.“ Über die Wehrpolypen der *Plumaridae* sagt derselbe Autor (1883): „Obwohl ich nicht sicher bin, so hat es mir doch den Eindruck gemacht . . ., dass von den multipolaren Ganglienzellen feine Fäden an diesen Stielen [der Nesselzellen. A. L.] emporziehen und sich mit dem Plasma des Cnidoblasten in Verbindung setzen.“ SCHNEIDER (1890) sah nur einmal bei *Hydra* einen ähnlichen Zusammenhang und hält daher diese Beobachtung für zweifelhaft. Ebenso hatte CHUN (1889—1892) nur einmal beobachten können, daß eine Ganglien- und eine Nesselzelle verbunden waren und zwar bei *Cordylophora*, und HARDY (1891) konstatierte einen solchen Zusammenhang bei *Myriothela*. Bei IWANZOW (1896) lesen wir: „LENDENFELD<sup>1)</sup> beschreibt bei einigen Nesselzellen noch einen zweiten proximalen Auswuchs, der körnig ist und seiner Meinung nach mit Ganglienzellen in Verbindung steht, mir aber gelang es nicht, etwas derartiges zu beobachten. Ebenso gelang es mir nicht einen Zusammenhang zwischen den Nervenfasern und Nesselzellen zu sehen, obwohl ich einen solchen a priori zuzugeben bereit wäre.“

Aus dieser kurzen Übersicht ist ersichtlich, wie fragmentarisch, zweifelhaft und wenig beweisend die Beobachtungen sind, die für einen Zusammenhang der Nesselzellen mit dem Nervensystem bei den Cölenteraten sprechen. Daher erscheint dieser Zusammenhang gegenwärtig ziemlich problematisch.

Die Verhältnisse bei *Polypodium* sprechen auch gegen einen solchen Zusammenhang. In meiner vorläufigen Mitteilung (1909) wies ich darauf hin, daß es mir ein- oder zweimal gelang, das Herantreten einer Nervenfaser an eine Nesselzelle mit großer Kapsel zu beobachten. Da ich dies aber in der mittlern Partie eines Stützentakels beobachtete, so kann natürlich von keinerlei Zusammenhang dieser Zellen mit Nervenfasern die Rede sein, da diese Zellen sich im Wanderstadium befanden und wandernde Zellen nicht mit unbeweglichen Fasern verbunden sein können.

Was die Frage vom funktionellen Wechselverhältnis der Nessel-elemente und des Nervensystems angeht, so bestehen unter den einzelnen Forschern bedeutende Meinungsverschiedenheiten. Es ist natürlich, daß die Autoren, welche als Verteidiger des morphologischen

1) v. LENDENFELD, The function of Nettlecells, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 27, 1887.

Zusammenhanges der Nesselzellen mit Ganglienzellen auftreten, sich zugunsten auch eines physiologischen Zusammenhanges aussprechen. CHUN (1881) sagt: „... während die früheren Hypothesen die Entladung dem Willen des Thieres entzogen und sie auf die jeweilig von einem äusseren Einfluss betroffenen Nesselzellen beschränken, so kann nach unserer Vorstellung es dem Willen des Thieres anheimgestellt bleiben, eine beliebig grosse Zahl von Nesselzellen in Activität treten zu lassen.“

Eine ganz eigentümliche Anschauung über das Verhältnis des Nervengewebes zu den Nesselzellen entwickelt v. LENDENFELD (1883). Nach seiner Ansicht ist das Nervensystem imstande aktiv auf die Tätigkeit der Nesselzellen einzuwirken. „Die Kontraktion des Plasmamantels wird durch einen Reiz veranlasst, welcher vom Cnidocil, oder von einem solchen, der vom Nervensystem ausgeht. Ausserdem kann aber vom Nervensystem aus ein Hemmungsreiz ausgehen, welcher den Cnidocilreiz, der unter gewöhnlichen Umständen die Kapsel sprengen würde, paralytirt. Es kann also das Nervensystem die Rolle eines „Hemmungscentrum“ übernehmen, während die Entladung durch den Cnidocilreiz einer „Reflexbewegung“ zu vergleichen ist. Wir sehen also schon hier den Anfang jenes Wechselspiels von Reflex und Hemmung, dem die neuere Psychologie eine so grosse Bedeutung zuschreibt.“

Im Gegensatz zu diesen Autoren behauptet NUSSBAUM (1887), daß jede Nesselzelle einen taktilen Apparat besitzen muß, der den äußern Reiz empfängt, auf den die Zelle durch Kontraktion automatisch reagiert, wobei jede Zelle selbständig reagiert, unabhängig von den andern; ein Übergehen des Gereiztseins von einer Zelle zur andern existiert aber nicht. GRENACHER (1895) zweifelt an der Möglichkeit, daß eine Nesselzelle einen Reiz vom Cnidocil durch das Nervensystem erhalten könnte. MURBACH (1895) sagt im Gegenteil: „The stimulus at one cnidocil may be distributed by nerve connections to the surrounding nettling organs, thus inducing explosions en masse. Next the cell body and stalk contract, and this double pressure on the nematocyst, is transmitted by its fluid contents to all parts of the thread within, and it begins to be evaginated from its basal part outward to its end, with explosive rapidity.“

Es ist natürlich, daß jeder, der einen unmittelbaren Einfluß des Nervensystems auf die Nesselzellen anerkennt, damit auch den Muskelcharakter der letztern anerkennen muß, weil, wie oben klargelegt, der Nervenreiz nicht anders als durch Muskelsubstanz in

Bewegung (Entladung) übergehen kann. Da aber die Muskelnatur der Nesselzellen mehr als zweifelhaft erscheint, so kann man kaum eine Einwirkung des Nervensystems auf die Cnidoblasten annehmen.

Früher hatte ich schon Gelegenheit mein negatives Verhalten zur Frage über eine vom Willen abhängige Regulierung der Tätigkeit der Nesselzellen zu äußern. Hier will ich zu dem oben Gesagten noch folgendes hinzufügen. Der Meinung von CHUN und v. LENDENFELD nach können die Cnidarien aus eigenem Willen die Entladung der Cnidoblasten so fein regulieren, daß sie imstande sind, nach CHUN'S Äußerung „eine beliebig grosse Zahl von Nesselzellen in Activität treten zu lassen“, also auch eine einzige. Ich muß gestehen, daß mir eine so erstaunlich vollkommene Koordination der Bewegungen sogar unter den höchsten Tieren unbekannt ist, auch nicht beim Menschen! Der allergrößte Teil unserer Bewegungen wird durch gleichzeitige Kontraktion einer ganzen Gruppe von Muskeln bedingt, und aus einer solchen Gruppe irgendeinen Muskel physiologisch zu isolieren, erscheint fast unmöglich, ganz abgesehen schon davon, daß wir absolut nicht imstande sind nach eigenem Willen den Reiz auf eine Nervenfasern hin zu dirigieren. Der Ansicht der genannten Forscher nach sollen aber relativ so niedrig organisierte Tiere wie die Cnidarien diese Fähigkeit in vollkommenem Grade besitzen! Es erweist sich, daß sie nach ihrem Willen den Reiz an eine beliebige Nesselzelle auf einer an sie herantretenden Faser senden können. Das aber ist schon allzu unwahrscheinlich.

---

Nun möchte ich die Frage nach der Entstehung der Epithelzellen des Ectoderms entscheiden. Ich sah kein einziges Mal die Teilung dieser Zellen, weder eine caryokinetische noch eine direkte (ersteres gelang mir überhaupt nie bei *Polypodium* zu beobachten). In keinem Falle also kann man voraussetzen, daß sie sich durch Teilung vermehren. Wo stammen sie aber dann her? Die einzige Lösung dieser Frage besteht in folgendem: die Epithelzellen gehen aus Nesselzellen nach Entfernung der Nesselkapseln aus ihnen hervor. Unwiderlegliche Beweise für diese Behauptung ergeben sich aus dem Vergleich einer epithelialen und einer reifen Nesselzelle. In der Tat braucht man nur einen flüchtigen Blick einerseits auf die Figg. 26, 28 und 29, andererseits auf die Figg. 31, 38, 41 zu werfen, um sich zu überzeugen, daß der einzige Unterschied der Epithelzelle von der Nesselzelle darin

besteht, daß in der erstern die Nesselkapsel fehlt; im übrigen sind sie fast bis zur Identität einander ähnlich. Diese Ähnlichkeit geht sogar so weit, daß sowohl in den einen wie in den andern Zellen eine oder mehrere Vacuolen sein können, wobei in letzterm Falle (vgl. Fig. 26 u. 41) die vacuolisierten Auswüchse ein gleiches Aussehen haben, wenn man natürlich die Anwesenheit von Kapseln in der Nesselzelle und das Fehlen derselben in den Epithelzellen nicht in Betracht zieht. Endlich zeigen sowohl die epithelialen wie die Nesselzellen im lebenden Zustande ein und dieselbe Fähigkeit, bei Isolation die Stiele einzuziehen und eine runde Form anzunehmen (vgl. Fig. 29 u. 38).

Es ist somit klar, daß nach der Entladung und Ausschleuderung der Kapsel die Nesselzelle in Zusammenhang mit der Stützlamelle bleibt und sich in eine gewöhnliche Epithelzelle verwandelt. Auf diese Weise geschieht bei *Polypodium* das Wachstum des Ectoderms. Wenn sich das so verhält, müssen die Tentakel in Form einer Anhäufung von Nesselzellen in verschiedenen Entwicklungsstadien angelegt werden, und nur nach Maßgabe des Wachstums des Tentakels müssen in ihm in immer größerer Anzahl Epithelzellen erscheinen. So verhält es sich auch in der Tat. Das Wachstum des Tentakels geschieht auf Kosten der Vermehrung der Zahl der Epithelzellen, die somit immer mehr und mehr den Ort der Bildung der Nesselzellen von dem Orte ihrer Verwendung trennen, indem letzterer gleichzeitig als Ort der Bildung der Epithelzellen dient. Dies ist wenigstens für die freilebenden Formen richtig. Was die frühern Entwicklungsstadien von *Polypodium* anbetrifft, so muß man für dieselben offenbar eine selbständige, von den Nesselzellen unabhängige Entstehung der Epithelzellen annehmen, da in dem noch nicht ausgestülpten Stolo die Nesselkapseln noch nicht die Fähigkeit besitzen, sich zu entladen, und noch weniger, aus den Zellen auszutreten. Aller Wahrscheinlichkeit nach entwickeln sich hier die Epithelzellen des Ectoderms unmittelbar aus den Embryonalzellen. Übrigens kann es sein, daß auch bei den freilebenden Formen neben der Bildung von Epithelzellen aus Nesselzellen die erstern sich auch unmittelbar aus Embryonalzellen entwickeln, indem sie das Stadium der Nesselzellen umgehen.

### Die Stützlamelle und die Mesoglöa.

Die Stützlamelle von *Polypodium* hat das Aussehen einer dünnen, durchsichtigen Haut, in der man stellenweise deutlich eine Strich-

zeichnung sehen kann (Fig. 48). Senkrecht zu dieser letztern ziehen Längsmuskelfasern, die an die Stützlamelle von der Seite des Entoderms aus befestigt sind. Dies sieht man ziemlich deutlich schon an Schnitten, die quer zu den Muskelfasern gehen; aber besonders tritt dies an Macerationspräparaten zutage, an denen Stellen von Umbiegungen der Stützlamelle nach der einen oder andern Seite vorkommen. Hier kann man mit vollster, keinerlei Zweifel zulassender Deutlichkeit die Lage der Muskelfasern an der innern Oberfläche der Stützlamelle feststellen. Die Strichelung der Stützlamelle muß man wahrscheinlich als den Ausdruck einer gewissen Struktur derselben ansehen, die die Zusammenziehung und Faltung der Lamelle in der Richtung der Verkürzung der Muskelfasern erleichtert.

An der entgegengesetzten, d. h. äußern Oberfläche der Stützlamelle sitzen auf Stielen die an ihr befestigten Epithel- und Nesselzellen des Ectoderms. Diese Zellen bleiben nach vorsichtigem Abstreifen derselben mit einem Pinsel auf der Stützlamelle in Gestalt unordentlicher Fragmente sitzen (Fig. 49).

In den Tentakeln und im Mundkegel, d. h. in den am meisten beweglichen Teilen des Organismus, gibt es noch außer der Stützlamelle eine ziemlich dicke Schicht einer dünnen, offenbar gallertartigen Substanz oder der Mesoglöa, die an der entodermalen Seite der Stützlamelle gelegen ist. Das Vorhandensein der gallertartigen Schicht bei Gegenwart einer Stützlamelle darf keine Zweifel hervorrufen, da eine ähnliche gleichzeitige Existenz derselben bei einigen Hydroiden festgestellt ist, z. B. in der Schwimmblase von *Forskalia* (SCHNEIDER, 1892). Bei *Polypodium* ist die gallertartige Schicht von feinen Fäserchen und von kleinen Zellen mit Fortsätzen durchsetzt, was deutlich sichtbar wird sowohl an Schnitten wie an Macerationspräparaten. Diese Zellen werden offenbar vom Entoderm geliefert, um so eher, da es zuweilen gelingt den Zusammenhang ihrer Fortsätze mit den Fortsätzen des Entoderms zu beobachten (Fig. 50). Ihrem Aussehen nach erinnern die Zellen der Mesoglöa an Ganglienzellen. Diese Ähnlichkeit wird noch durch die Anwesenheit von varikösen Auftreibungen an einigen Fortsätzen dieser Zellen verstärkt, die ebensolchen an Nervenfasern analog sind.

In der Gallertschicht sowohl des Mundkegels wie des Tentakels befinden sich außer den oben beschriebenen Zellen noch Zellen von einem andern Typus. Sie haben eine vollkommen runde Form, besitzen einen großen Kern mit Nucleolus und erreichen zuweilen

einen bedeutenden Umfang, was ihnen eine große Ähnlichkeit mit Eizellen verleiht (Fig. 51). Da sie bei einer Kontraktion des Mundkegels und des Tentakels vollkommen frei in der Mesoglöa schwimmen (Fig. 52), so haben wir das Recht, anzunehmen, daß letztere eine genügend flüssige Konsistenz besitzt. Die Entstehung und Funktion dieser Zellen sind mir unbekannt.

Hinsichtlich der Stützlamelle von *Polypodium* schreibt Ussow: „Am Anfange meiner Untersuchung war ich geneigt, obige Bildung [nach unserer Ansicht die Mesoglea. A. L.] für eine Art von Stützlamelle zu halten, bis ich mich später davon überzeuete, dass diese bei unseren Tieren nicht existiert.“ Es ist vollkommen richtig, daß Ussow, als er die Gallertschicht und die Stützlamelle identifizierte, sich irrte, doch wurde dieses Versehen durch die volle Negation einer Stützlamelle bei *Polypodium* nicht gut gemacht. Wir haben gesehen, daß für letzteres die Anwesenheit sowohl der Mesoglöa wie der Stützlamelle charakteristisch ist.

### Das Muskelgewebe.

Die Muskulatur von *Polypodium* wird durch typische glatte Muskelfasern gebildet, aber ausschließlich durch Längsfasern; Ringmuskel gibt es hier überhaupt nicht. Sie ist an der entodermalen Seite der Stützlamelle gelegen und in den beweglichsten Teilen des Organismus, den Tentakeln und dem Mundkegel, besonders stark entwickelt. Die Fasern, aus denen sie gebildet ist, besitzen eigne spindelförmige Zellen und sind dem Aussehen nach ziemlich verschiedenartig: hier findet man einzellige, zweizellige und mehrzellige Fasern. Die erstern stellen gewöhnliche Muskelfibrillen mit einem Kern dar (Fig. 53); die zweiten unterscheiden sich von ihnen nur durch das Vorhandensein eines statt zweier Kerne und die dritten dreier Kerne (Fig. 54). Es ist sehr wahrscheinlich, daß es Fasern dieses Typus gibt, die vier und möglicherweise noch mehr Kerne besitzen, doch kann ich mit Sicherheit nur das Vorhandensein von drei Kernen feststellen.

Dennoch besitzt *Polypodium* Fasern eines andern Typus, die zweifellos viele Kerne haben; das sind die dichotomisch sich verzweigenden Muskelfasern. Wie die Fig. 55 zeigt, ist hier die Verzweigung nicht bloß von einer, sondern mehreren Ordnungen, wobei jeder Zweig eine selbständige Muskelfibrille mit eigenem Kern darstellt. Solche komplizierte, sich verzweigende Fasern kommen nie in den Tentakeln und dem Mundkegel vor, die durch das Vor-

handensein nur einfacher, parallel zur Achse und untereinander gelagerter Fasern charakterisiert sind. Die verzweigten Fasern aber stellen ein ausschließliches Zubehör der Orte des allmählichen Überganges der Tentakel und des Mundkegels in die Körperwand dar. Die Fasern, die in diesen Organen einander parallel verlaufen, gehen an den erwähnten Übergangsstellen radiär auseinander, indem sie leere, sich mehr und mehr vergrößernde Räume zwischen sich lassen. Letztere werden nun von verzweigten Muskelfibrillen ausgefüllt.<sup>1)</sup>

Jetzt entsteht die Frage: in welcher Weise zieht die Kontraktion der einzelnen Muskelfasern eine solche des ganzen Organs oder eines bedeutenden Teiles des Körpers nach sich? Mit andern Worten, wie ist bei *Polypodium* der enge und untrennbare Zusammenhang zwischen den Muskelementen und den umgebenden Geweben hergestellt? Bei der großen Mehrzahl der Hydroiden sind die Muskelfasern fest verbunden einerseits mit dem Deckepithel, dank dem Vorhandensein von Epithelmuskelzellen, andererseits durch Fortsätze des die Muskelfasern umkleidenden Protoplasmas mit der Stützlamelle, in welche diese Fortsätze eindringen. Eine so feste Verbindung garantiert die zweckentsprechende Tätigkeit der Muskelfasern vollkommen. Bei *Polypodium* liegt die Muskulatur auf einer andern Seite der Stützlamelle als das Deckepithel (Fig. 24 C u. 25). Daher besteht hier kein unmittelbarer Zusammenhang zwischen Muskelfasern und Ectoderm. Das einzige, was diese Fasern verbindet, ist die Stützlamelle, und dieser Zusammenhang, der die regelrechte Funktion des Muskelgewebes bei *Polypodium* vollkommen sicherstellt, ist ein so fester, daß es bei der Maceration fast nie gelingt, isolierte Fasern zu erhalten: stets sind sie ziemlich fest miteinander durch eine dünne, durchsichtige Haut verbunden, die nichts anderes darstellt als die Stützlamelle selbst. Da an dieser Lamelle auch die Ectodermzellen befestigt sind, so wird hierdurch eine feste Verbindung des Muskelgewebes und des Deckepithels hergestellt.

1) In meiner vorläufigen Mitteilung behauptete ich, daß außer den zwei eben beschriebenen Arten von Muskelfasern bei *Polypodium* noch eine dritte Art existiert — die gewundenen Fibrillen. Das hat sich als ein Irrtum erwiesen, der darauf beruhte, daß ich mich damals allein auf die Beobachtung von Macerationspräparaten beschränkte. Am lebenden Material überzeugte ich mich, daß, wenn der Tentakel sich streckt, alle seine Fasern gerade werden; verkürzt er sich aber, so nehmen einige von ihnen ein welliges Aussehen an. Durch die Wirkung des Reaktivs kontrahieren sich die Tentakel stets bei der Maceration. Hierdurch wird es klar, weshalb ich ziemlich häufig gewundene Fasern zu sehen bekam.

Als gemeinsame Entstehungsquelle beider Formen von Muskelfasern erscheinen bei *Polypodium* kleine runde Zellen, die dem Aussehen nach gewöhnlichen Embryonalzellen sehr ähneln. Sie liegen der Stützlamelle von der Entodermseite an, wodurch sich auch diese Lage des Muskelgewebes bei *Polypodium* erklärt. An der Basis der Tentakeln sind diese Zellen in einem spaltförmigen Raume zwischen dem Ecto- und Entoderm gelegen (Fig. 24 B u. 25).

Die Entwicklung der muskelbildenden Zelle zu einer Muskelfaser beginnt damit, daß ihr Protoplasma sich an beiden entgegengesetzten Polen in zugespitzte Enden auszieht, wodurch die Zelle eine spindelförmige Gestalt annimmt (Fig. 24 D u. Fig. 56). Dieses Ausziehen geht immer weiter und weiter, den Zellen das Aussehen von Bändern mit unregelmäßigen Konturen verleihend, die miteinander durch die Stützlamelle fest verbunden sind (Fig. 57). Danach beginnt die Zelle eine spezifische kontraktile Substanz auszuschleiden in Form einer stark lichtbrechenden Faser, die noch von undifferenziertem Protoplasma umkleidet ist (Fig. 58). Bei dem weiteren Fortgange des Prozesses verwandelt sich dieser Rest undifferenzierten Protoplasmas auch in Muskelsubstanz, und als Resultat erscheint die fertige einkernige Muskelfaser. Doch bleibt ihre Entwicklung nicht hierbei stehen. Ich besitze ganz direkte Hinweise darauf, daß eine solche einkernige Faser durch direkte Zellteilung sich in eine zweikernige verwandelt. Wie merkwürdig auch der Umstand ist, daß die vollkommen differenzierte Muskelzelle noch ihre Teilungsfähigkeit bewahrt hat, so ist es dennoch Tatsache. Dieser Prozeß (Fig. 59) beginnt mit der Teilung des Nucleolus, worauf eine Einschnürung und Teilung des Kerns folgt; die Tochterkerne treten auseinander, und das Protoplasma zwischen ihnen verengt sich ein wenig, teilt sich aber nicht. Bei dem weiteren Auseinandertreten der Kerne sondern offenbar beide Tochterzellen die kontraktile Substanz aus, infolgedessen das Protoplasma zwischen den Kernen allmählich in Muskelsubstanz sich umwandelt, und als Endresultat haben wir eine einfache, zweikernige Muskelfaser vor uns. Genau auf dieselbe Art entsteht aus der zweikernigen Faser eine dreikernige usw. Somit bilden die einfachen Muskelfasern von *Polypodium* mit einer verschiedenen Anzahl von Kernen eine gerade genetische Reihe, für welche die einfache, muskelbildende Zelle den Ausgangspunkt bildet.

Was die Entwicklung der verzweigten Fasern angeht, so konnte ich leider keine derartigen Übergangsformen derselben finden, die

mir die Möglichkeit geboten hätten, in dieser Hinsicht ganz bestimmte Schlüsse zu ziehen.

Ich muß bemerken, daß im Mundkegel und in den Tentakeln sogar auf relativ jungen Entwicklungsstadien fast gar keine muskelbildenden Zellen existieren, während die Muskelfasern selbst stets vorhanden sind. Es fragt sich, wo kommt denn das Muskelgewebe während des Wachstums der Tentakel her? Nachdem der Bildungsprozeß der einfachen, vielkernigen Fasern klargestellt ist, ergibt sich die Antwort auf diese Frage von selbst. Wenn sich aus den muskelbildenden Zellen schon einfache, einkernige Fasern gebildet haben, werden erstere Zellen für den fernern Wuchs der Muskulatur vollkommen überflüssig: sie wächst durch Umwandlung der einkernigen Fasern in vielkernige.

Wie von den Nessellementen des *Polypodiums*, so hatten GRIMM und USSOW auch von seiner Muskulatur eine allzuvereinfachte Vorstellung. Freilich zeichnet der erstere eine dichotomisch verzweigte Muskelfaser, aber erstens geht diese Verzweigung nur bis zur ersten Ordnung, und zweitens haben die Zweige keine eignen Kerne. USSOW aber spricht nur von einfachen, einkernigen Fasern und erwähnt irgendwelche komplizierten Formen von Muskelfibrillen gar nicht.

Bei der überwiegenden Mehrheit von Hydroiden ist das Muskelsystem aus kontraktile Fasern von Epithelmuskelzellen gebildet. Als einzelstehende Ausnahmen von dieser allgemeinen Regel erscheinen, soweit mir bekannt, unter den Hydroiden *Tubularia*, *Eudendrium*, die Wehrpolypen bei den *Plumularidae*, *Eucopella* und unter den Siphonophoren *Forskalea* und einige Agalmiden. Hier ist das Muskelsystem überall vom Epithel vollkommen getrennt, bildet ein selbständiges Gewebe und besteht aus typischen Muskelfasern mit eigenem Kern, der von Protoplasma umgeben ist. Übrigens kann bezüglich *Tubularia* die Frage kaum als endgültig entschieden angesehen werden, da über die Muskulatur dieses Hydropolypen auseinandergehende Angaben vorliegen. So erkennen ALLMAN, CIAMICIAN (1879) und HAMANN (1882) bei diesem Hydroiden entschieden selbständige, vom ectodermalen Epithel unabhängige Muskelfasern an, während JICKELI (1882) ebenso kategorisch die Angaben dieser Forscher zurückweist und mit großer Bestimmtheit für die Existenz von Epithelmuskelzellen bei *Tubularia* eintritt. Doch stützt JICKELI seine Behauptung hauptsächlich auf eine kritische Analyse von Literaturangaben in dieser Frage, und diese Kritik kann ihrerseits

nicht als einwandfrei gelten. SCHNEIDER (1890) sagt über das uns interessierende Thema folgendes: „Sinneszellen (bei *Tubularia* A. L.) konnte ich nicht beobachten, auch zeigte sich sonst nichts bemerkenswertes, da die Epithelmuskelzellen, die subepithelialen Zellen und deren Umbildungsformen im Grossen und Ganzen die gleichen waren, wie bei *Hydra*.“<sup>1)</sup> Mir scheint, daß dieses Zitat uns das volle Recht gibt anzunehmen, daß SCHNEIDER in der vorliegenden Frage derselben Meinung ist wie JICKEL. Somit weisen die beiden letztern Autoren, deren Untersuchungen über die Tubularien als die spätesten im Vergleich mit den übrigen Verfassern erscheinen, bei diesen Hydroiden die Existenz einer selbständigen, vom Ectoderm isolierten Muskulatur zurück. Daher sage ich auch, daß die angezogene Frage noch nicht als endgültig entschieden angesehen werden kann.

In den besondern Organen von *Eudendrium*, die WEISMANN (1882) entdeckte und Cnidophoren nannte, beschreibt er eine Ringmuskulatur „aus sehr feinen, langen, beiderseits zugespitzten Fasern“, die „der Innenfläche der Stützlamelle aufliegen“. Diese Fasern, die eigne Kerne haben und zuweilen zu zweien an einer Zelle sitzen, entwickeln sich nach WEISMANN aus subepithelialen Zellen, die „ganz in der Tiefe des Entoderms, unmittelbar auf der Stützmembran“ liegen.

Bei den Wehrpolypen der Plumulariden fand v. LENDENFELD (1883) eine Schicht von selbständigen, subepithelialen Längsmuskelfasern, die parallel zueinander liegen und von außen der Stützlamelle anliegen. Eben solche und ebenso gelagerte Muskelfasern konstatierte dieser Autor (1883a) in den Tentakeln der Nährpolypen von *Eucopeella*. Im Entoderm des Hypostoms dieser Polypen fand er eine Ringmuskulatur, die aus „glatten, dicht aneinander liegenden, circular verlaufenden Fasern“ besteht, deren Muskelkörperchen „bis nahe an die Oberfläche“ des Entoderms reichen. Im Körper dieser Polypen beschreibt v. LENDENFELD [epitheliale oder subepitheliale, bleibt für ihn fraglich] Längsmuskelfasern, die auf der Stützlamelle liegen. Doch entschließt sich der Autor nicht, sich für die Zugehörigkeit dieser Fasern zu der einen oder andern Embryonal-schicht auszusprechen, da zu einer solchen Entscheidung die Querschnitte keine genügenden Beweise liefern. Endlich fand LENDENFELD bei der Meduse *Eucopeella* in deren Subumbrella subepitheliale

1) Sperrdruck von mir. A. L.

Ringmuskelfasern, die durch die Stützlamelle aneinander befestigt waren.

SCHEIDER (1892) stellte das Vorhandensein von Muskelfasern mit eignen Kernen ebenso im Ectoderm von *Forskalea* und von ihm nicht bestimmter Repräsentanten der Agalmiden fest. Bei der erstern „ist — wie er sagt — die untere Kante der Muskelbänder etwas in die Lamelle eingesenkt; hieraus erklärt sich die feste Vereinigung beider.“

Ich habe mich absichtlich verhältnismäßig eingehend bei der Literatur der Angaben aufgehalten, welche jene Repräsentanten von Hydroiden behandeln, die sich durch eine selbständige, von den Epithelschichten unabhängige Muskulatur auszeichnen, um einige Beziehungen von *Polypodium* zu denselben aufzuklären. Abgesehen davon, daß mit dem letztern die Liste dieser Organismen durch noch einen Vertreter ergänzt wird, bildet *Polypodium* im Sinne des Baues der Muskulatur ein interessantes Objekt zu einem Vergleich mit ihnen und bietet zugleich eine sehr dankbare Basis für einige theoretische Schlußfolgerungen.

Wir haben gesehen, daß die Muskelfasern von *Polypodium* dank ihrer guten Befestigung an der Stützlamelle sowohl mit dieser als auch untereinander dauerhaft verbunden sind. Das verleiht ihnen eine Ähnlichkeit mit der Muskulatur der Hydromeduse *Eucopella* und der Siphonophore *Forskalea*. Aber ein großer prinzipieller Unterschied zwischen dem Muskelgewebe von *Polypodium* einerseits und *Eucopella* und *Forskalea* andererseits liegt darin, daß sie bei den letztern an der Außenseite der Stützlamelle, bei dem erstern an der Innenseite liegt. Der letztere Umstand nähert *Polypodium* dem *Eudendrium*, bei dem nach WEISMANN die Muskelfasern der Stützlamelle von der Entodermseite anliegen. Die Ähnlichkeit wird dadurch noch größer, daß in dem einen wie in dem andern Falle die Muskelfasern aus kleinen Zellen, die WEISMANN zu den indifferenten Zellen des Entoderms zählt, sich entwickeln. Aber auch hier zeigt sich zwischen den beiden Organismen ein scharfer Unterschied prinzipiellen Charakters: bei *Eudendrium* liegt an der Innenseite der Stützlamelle eine Ringmuskulatur, bei *Polypodium* dagegen eine Längsmuskulatur. Hierdurch unterscheidet sich *Polypodium* scharf nicht nur von *Eudendrium*, sondern auch von allen Hydroidtypen überhaupt.

Die Lage der Muskulatur von *Polypodium* an der Innenseite der Stützlamelle beweist deren Zugehörigkeit zum Entoderm; dement-

sprechend muß man die muskelbildenden Zellen, wie in WEISMANN'S Fall, für Embryonalzellen des Entoderms halten. Somit gehören die Längsmuskelfasern von *Polypodium* dem innern Keimblatte an. Dagegen hat, soweit mir bekannt, bei allen andern Polypen ohne Ausnahme die Längsmuskulatur eine ectodermale Entstehung, während die Ringmuskulatur (wenn sie vorhanden ist), entodermalen Ursprungs ist. Folgendes sagt hierüber v. LENDENFELD (1883 a): „Es ist eine bei allen polypoiden Coelenteraten konstante Erscheinung, dass die ektodermale Muskulatur stets aus meridional, die entodermale stets aus circular verlaufenden Fasern besteht.“

Nicht weniger entschieden äußert sich in dieser Hinsicht CHUX (1889—1892): „Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse dürfen wir wohl behaupten, dass sämtlichen Hydroidpolypen, nicht minder auch den Magenschläuchen und Tastern der Siphonophoren zwei antagonistisch wirkende Systeme von Muskelfasern: ektodermale Längsfasern und entodermale Ringfasern, zukommen.“

*Polypodium* steht nun, wie schon gesagt, in direktem Widerspruch zu diesen Schlußfolgerungen.

Wodurch soll man aber einen solchen außergewöhnlichen Fall erklären? Mir scheint, daß zur Lösung dieses Rätsels die Tatsache beitragen kann, daß der Stolo und die Knospen mit innern Tentakeln sich ausstülpfen. Wir sahen, daß vor dem Moment der Ausstülpfung die Embryonalschichten in der Knospe eine umgekehrte Lagerung hatten: das Ectoderm innen, das Entoderm außen. Wenn man sich vorstellt, daß bei der phylogenetischen Evolution die physiologische Differenzierung der Keimschichten in der Richtung stattfand, daß die äußere Schicht immer Längsmuskulatur lieferte, die innere aber die Ringmuskulatur (in den Fällen, wo sie vorhanden ist), und diese Eigenschaft durch Vererbung gefestigt war, so verliert hierdurch das rätselhafte Verhalten der Muskulatur bei *Polypodium* einen guten Teil seiner Sonderbarkeit, und die Frage läßt sich ziemlich einfach lösen: die Längsmuskulatur von *Polypodium* hat deshalb das Entoderm zum Entstehungsort, weil letzteres zur Zeit der Bildung der Muskulatur eine äußere Lage einnahm, woher es auch einige Funktionen des Ectoderms übernahm.

Das dient als neuer Beweis dafür, daß, wie verschiedentlich behauptet wird, bei den Cölenteraten die Embryonalschichten noch nicht physiologisch streng differenziert sind.

Zum Schluß will ich einiges über die Verteilung der Muskulatur

bei *Polypodium* in verschiedenen Stadien seiner Entwicklung mitteilen.

Im nicht ausgestülpten und eben erst ausgestülpten Stolo sind, wie auf Fig. 60 zu sehen, die Muskelfasern nach dessen Länge gerichtet. Da an beiden Enden der Stolo unmittelbar in die Randknospen übergeht, so bilden die Muskelfasern der letztern eine direkte Fortsetzung der Fasern des Stolos, d. h. sie liegen längs dem Stiele der Knospe. Dieselbe Richtung haben die Muskelfibrillen auch in den übrigen Knospen, aber weil diese Knospen selbst senkrecht zum Stolo sitzen, verlaufen ihre Muskelfasern zu denen des Stolos ebenfalls unter einem rechten Winkel (annähernd). Beim Übergang der Knospe in den Stolo verzweigen sich ihre Fasern; die Fasern des Stolos senden ihrerseits an dieser Stelle oft Seitenzweige in die Knospe. Die distalen Knospenenden entbehren eines Muskelgewebes vollkommen. Das bezieht sich auch auf die freilebenden Formen, bei denen am untern, dem Substrate zugewandten Körperende keine Muskelfasern vorkommen. Diese anatomische Tatsache wird auch durch physiologische Beobachtungen bestätigt: so stark man auch das Tier reizt, so kontrahiert sich doch nie dieser Teil seines Körpers.

Wir wissen, daß im Mundkegel der freilebenden Formen die Muskelfasern der Länge nach verlaufen; so liegen sie auch im Stiel der am Stolo sitzenden Knospe. Im Stolo selbst aber sind die Muskelfibrillen senkrecht zu den Fasern des Stieles gerichtet (mit Ausnahme der beiden äußersten Knospen). Wenn wir bedenken, daß zum Aufbau des Mundkegels nicht nur der Stiel der Knospe, sondern auch ein entsprechender Teil des Stolos verwandt wird, so taucht die Frage auf, wie die gegenseitig perpendikulären Fasern des Stieles und des Stolos nach Zerfall des letztern sich in die einander parallelen Fasern des Mundkegels verwandeln? Die Fig. 61 wird uns bei der Lösung dieser Frage behilflich sein.

Nehmen wir an, daß die Linie *mn* (Fig. 61 *a*) die Richtung des Zerfalles des Stolos in 2 Teile angibt. Der Teilungsprozeß ist auf Fig. 61 in den aufeinanderfolgenden Phasen *b*, *c*, *d*, *e* dargestellt. Hier ist deutlich sichtbar, wie nach Maßgabe des Fortschreitens dieses Prozesses, je enger das Brückchen wird, das die beiden Nachbarknospen verbindet, die Längsfasern des Stolos sich allmählich mit den Fasern des Stieles jeder der sich teilenden Knospen vereinigen. Wenn so die Teilung beendet ist und die geteilten Knospen aus mittlern sich in die äußersten verwandelt haben (Fig. 61 *e*), fallen

gerade in diesem Moment die Fasern des Stolos vollkommen in der Richtung mit den Fasern der Stiele dieser Knospen zusammen, und an der gegebenen Stelle erhalten wir die Enden der Teile des zerfallenen Stolos (Fig. 61 *f*), die mit den Enden des unverletzten Stolos vollkommen identisch sind (Fig. 61 *a*). Diese Erscheinung wiederholt sich bei jeder Teilung des Stolonteils. Wenn die Sache bis zur Bildung eines Teiles des Stolos gediehen ist, der aus 2 Knospen besteht, so müssen die letztern als äußerste sich so lagern, daß ihre Achsen in der Richtung zusammenfallen, und dann würden ihre Muskelfasern ununterbrochen aus einer Knospe in die andere übergehen. Aber zu dieser Zeit befinden sich schon diese Knospen selbst im Teilungsprozesse, der gleichzeitig von zwei Seiten her vor sich geht: einerseits vertieft sich die Furche zwischen den Knospen (Fig. 61 *g, a*) immer mehr, andererseits trennt eine ebensolche Furche auch die Spitze des Mundkegels (Fig. 61 *g, β*) in senkrechter Richtung zur Mundspalte. Diese letztere Furche trennt zugleich auch die Muskelfasern perpendikulär zu ihrer Richtung, infolgedessen — wie auf Fig. 61 *g, h, i* zu sehen — nach der Teilung der Knospen zwei selbständige, freilebende Formen resultieren, bei denen die Muskelfasern der Mundkegel in der Länge der letztern verlaufen.

### Das Nervengewebe.

Das Nervengewebe von *Polypodium* besteht aus Zellen, die durch ein ununterbrochenes Netz von Nervenfasern miteinander verbunden sind und so einen vollkommenen Nervenplexus bilden. Letzterer schließt sich der Stützlamelle und zwar ihrer innern Seite an, indem er zwischen der Muskulatur und dem Entoderm, resp. der Mesoglöa gelagert ist, und hat somit noch nähere Beziehungen zum Entoderm als die Muskelfasern. Wenn man also das Entoderm mit einem Pinsel entfernt, so erscheint der Nervenplexus, auf einem Flächenbilde innen auf der Stützlamelle ausgebreitet, zusammen mit den an ihr befestigten Muskelfasern. Der Zusammenhang des Nervengewebes mit der Stützlamelle ist so fest, daß beim Abstreifen des Entoderms weder die Ganglienzellen noch die Nervenfasern sich jemals vom Orte ihrer Befestigung trennen, weshalb es mir nicht gelang, sie in isolierter Gestalt zu erhalten, so daß ich mich bei dem Studium des Nervengewebes mit Flächenbildern desselben begnügen mußte. Übrigens glaube ich nicht, daß dieser Umstand der Sache viel geschadet hat, da diese Bilder — besonders dank dem Methylenblau —

so klar und demonstrativ waren, daß sie fast nichts zu wünschen übrig ließen.

Eine so feste Verbindung des Nervenplexus mit der Stützlamelle ist, wie ich glaube, durch den engen Zusammenhang der Nervenenden mit den Elementen bedingt, an die sie herantreten.

Die Ganglienzellen von *Polypodium* sind größtenteils dreipolig (Fig. 62), seltner bipolar (Fig. 63). Sie sind gewöhnlich mit einem großen Kern versehen, in dem man aber nicht immer den Nucleolus konstatieren kann (Fig. 64).

Die Nervenfasern sind dünne Fortsätze der Ganglienzellen von sehr verschiedener Länge. In den meisten Fällen sind sie mit variablen Verdickungen von verschiedener Größe besät (Fig. 65). Die Knoten des Nervengeflechts, in denen 2 oder 3 Fasern zusammentreffen, sind entweder von Ganglienzellen gebildet oder von kernlosen Protoplasmaanhäufungen, die also nicht für Zellen gehalten werden dürfen (Fig. 65 u. 66), oder sie bestehen endlich aus einfachen Verzweigungen der Nervenfasern ohne jede Plasmaanhäufung (Fig. 63).

Hinsichtlich der Entwicklung des Nervengewebes besitze ich keine bestimmten Daten, da im frühesten Stadium, das ich unter den Händen hatte, nämlich in der noch nicht umgestülpten Form, das Nervengewebe schon vollkommen ausgebildet erscheint. Es ist möglich, daß es in derselben Art wächst wie das Muskelgewebe, d. h. durch einfache Teilung der Ganglienzellen. Da ich aber überhaupt nur einmal eine zweikernige Nervenzelle (Fig. 65) zu sehen bekam, die in ihrem Aussehen sehr an eine sich teilende Muskelzelle erinnerte, so kann ich mich nicht kategorisch für eine solche Art des Wachstums des Nervengewebes erklären.

Wenn nun Ussow auch von besondern Zellen im Ectoderm von *Polypodium*, die er für sensitive ansieht, spricht, so fand ich solche trotz sorgfältigen Suchens nicht.

Ich gehe jetzt zu den Endigungen der Nervenfasern über. Hier entsteht vor allen Dingen die Frage: welche Gewebe werden bei *Polypodium* vom Plexus innerviert? Wie oben gesagt, stelle ich a priori und a posteriori einen Zusammenhang der Nervenfasern mit den Nesselzellen in Abrede. Da aber das ganze Ectoderm aus homologen Zellen besteht, die eine ununterbrochene genetische Reihe bilden (kapselbildende — Nesselzellen — Epithelzellen), so ist keine einzige Ectodermzelle mit dem Nervenplexus verbunden; mit andern Worten, dem Ectoderm fehlt jede Innervation von seiten des Plexus.

Dieser Schluß wird auch durch direkte Beobachtung bestätigt. Im Ectoderm gibt es tatsächlich keinerlei Elemente, die mit dem Nervensystem in Verbindung stehen. So bleibt also nur die Muskulatur übrig, für welche man einen solchen Zusammenhang voraussetzen kann. Und in der Tat beobachtete ich mehr als einmal eine Vereinigung der Nervenfasern mit den Muskelfasern. Fig. 67 gibt eine klare Vorstellung von diesem Zusammenhang. An der Stelle der Muskelfaser, an die die Nervenfibrille herantritt, ist eine Anhäufung von Protoplasma bemerkbar. In dieses Protoplasma dringen die Nervenfasern ein. Übrigens tritt die Nervenfaser oft direkt an die Muskelzelle heran. Auf Grund dieser Beobachtungen halte ich den Zusammenhang zwischen Nerven- und Muskelsystem bei *Polypodium* für erwiesen.

In der Literatur ist die Frage nach diesem Zusammenhang bei den Cölenteraten ziemlich schwach bearbeitet. SCHNEIDER (1890) stellt eine ähnliche Vereinigung bei *Hydra* fest, wo nach seinen Worten die Nervenfibrille im Protoplasma der Epithelmuskelzelle in der Nähe der Muskelfaser endet, ebenso bei *Eucharis multicornis* (1892). NUSSBAUM (1887) sagt über die Frage Folgendes: „Bei der Schwierigkeit einer derartigen Untersuchung muss ich mich jeder Angabe über etwaige Verbindungen [der Ganglienzellen. A. L.] mit Muskelzellen oder Nesselzellen enthalten.“

DELAGE (1901) leugnet einen solchen Zusammenhang trotz der positiven Erfolge einiger Forscher in dieser Frage. JICKELI (1882) behauptet, daß die Epithelmuskelzelle imstande ist, Reize von außen durch den Teil ihrer Oberfläche aufzunehmen, der unmittelbar an die äußere Umgebung grenzt, ähnlich wie es die Nesselzelle durch ihr Cnidocil tut. Der auf diesem Wege empfangene Reiz wird durch die Ganglienzellen weiter fortgepflanzt. Da aber im Organismus vieler Hydroidpolypen Stellen existieren, denen Ganglienzellen fehlen, so erkennt JICKELI eine andere Art der Reizleitung an, unmittelbar von einer Muskelzelle zur andern „durch den ganzen Muskelplexus“, wie er sich ausdrückt. Derselben Ansicht huldigt CHUN (1889—1892), nach dessen Meinung die unmittelbare Übertragung der Reize von einer Muskelfaser zur andern ausschließlich durch Plasmabrücken stattfindet.

Ich sagte, daß *Polypodium* gar keine sensitiven Zellen aufweist. Andererseits ist, wie wir schon wissen, sein Ectoderm ohne jegliche unmittelbare Verbindung mit dem Nervensystem. Auf welche Weise werden nun die intensiven Reize über den ganzen Körper des *Poly-*

*podium* verbreitet? Wie werden diese Reize aufgenommen, und was dient als Leiter derselben zum Nervenplexus? Auf diese Fragen gibt es offenbar keine andere Antwort als die Annahme, daß die Nessel- und Epithelzellen selbst die Fähigkeit besitzen, die Reize aufzunehmen und fortzuleiten. Von ihnen zeichnen sich durch die größte Fähigkeit zur Perception die Nesselzellen mit kleinen Kapseln aus, weil sie alle ein Perceptionsorgan besitzen — das Cnidocil. Die Perceptionsfähigkeit der Nesselzellen mit großen Kapseln und diejenige der Epithelzellen muß sehr begrenzt sein. Aber einen empfangenen Reiz durch sich fortzuleiten können wohl alle diese Zellen in gleichem Grade.

Daß die mit einem Cnidocil versehenen Nesselzellen vorzüglich geeignet sind, äußere, mechanische Reize aufzunehmen, und in diesem Sinne die sensitiven Zellen ersetzen, erhellt schon aus der Verteilung der Nesselzellen mit kleinen Kapseln im Körper von *Polypodium*.

Früher ist schon darauf hingewiesen worden, daß ihre Verteilung sich durch Gleichmäßigkeit auszeichnet. Eine Ausnahme bilden in dieser Hinsicht nur die Spitze des Mundkegels, wo diese Zellen sehr dicht gehäuft sind, und die Stützentakel, wo sie im Gegenteil nur in geringer Zahl vorhanden sind. Wenn man diese Tatsachen mit der Verteilung der Empfindlichkeit über den Körper von *Polypodium* zusammenstellt, so findet man, daß zwischen der Verteilung der mit Cnidocilen versehenen Nesselzellen und der Verteilung der Empfindlichkeit eine vollkommene Übereinstimmung herrscht, da die Spitze des Mundkegels die größte, die Stützentakel die geringste Empfindlichkeit zeigen.

Die von außen kommenden Reize übertragen die Ectodermzellen (einerlei ob Epithel- oder Nesselzellen) durch ihren Körper auf die unter ihnen liegenden Gewebe. An dieser ihrer Fähigkeit, Reizleiter zu sein, zu zweifeln, liegt kein Grund vor, weil das Protoplasma dieser Zellen, wie wir sahen, nicht differenziert ist (in keiner Richtung) und als solches die Fähigkeit besitzen muß, empfangene Reize weiter zu leiten.

Wie aber gelangt der auf diese Weise durch diese Zellen aufgenommene Reiz bis zum Nervenplexus, um sich über den Körper des *Polypodium* zu verbreiten? Mit andern Worten, welchen histologischen Elementen wird dieser Reiz mitgeteilt?

Wir sahen, daß die Ectodermzellen, sowohl die Nessel- wie die Epithelzellen, an der Stützlamelle mit dem in Form eines Stieles aus-

gezogenen Basalende befestigt sind. Ebenso wissen wir, daß von der andern Seite der Stützlamelle Muskelfasern an dieser angeheftet sind. Bei der sehr geringen Dicke der Stützlamelle erscheint es ganz undenkbar, daß die Stiele der Ectodermzellen absolut keine Berührung mit den Muskelfasern haben sollten. Daher halte ich einen unmittelbaren Zusammenhang der Ectodermzellen mit den Muskelfasern für höchst wahrscheinlich. Somit gelangt der äußere Reiz durch die Ectodermzellen an die Muskelfasern, die darauf in spezifischer Weise reagieren, nämlich durch Kontraktion. Da aber bei *Polypodium* der Zusammenhang von Muskelfasern und Nervenfasern keinem Zweifel unterliegt, so ist eben dank diesem Zusammenhang hier die Fortleitung des Reizes von den Muskelfasern zum Nervenplexus möglich, und durch letztern wird er dann weiter über den ganzen Körper verbreitet.

Gegen diese von mir vorgeschlagene Erklärung kann folgender Einwand erhoben werden: die mit Muskeln verbundenen Nerven sind sonst immer motorische, zentrifugale, leiten also den Reiz nach den Muskeln hin, während sie in dieser Hypothese umgekehrt als zentripetale, sensitive erscheinen. Dieser Einwand würde nicht ganz der Sachlage entsprechen. Denn nach meiner Hypothese wird der durch irgendeine Muskelfaser erhaltene Reiz durch den Nervenplexus andern Muskelfasern überliefert, und diese Annahme ist in absolut gleicher Wahrscheinlichkeit auf jede Muskelfibrille anwendbar, die mit dem Nervengewebe zusammenhängt. Wenn also die Fortleitung eines Reizes von der Faser A zur Faser B möglich ist, so existiert genau dieselbe Möglichkeit auch für die Fortleitung in umgekehrter Richtung. Somit gibt es nach meiner Ansicht im Nervensystem von *Polypodium* weder zentripetale noch zentrifugale Fasern, sondern sie besitzen alle die Fähigkeit, Reize in gleicher Weise in beiden Richtungen weiterzugeben. Diese doppelte Leitungsfähigkeit ist, wie nachgewiesen, sogar für die Nerven höherer Tiere, der Säugetiere, festgestellt. Eine Differenzierung der Nervenfasern in speziell sensitive und motorische, d. h. das Vorhandensein eines nicht umkehrbaren reflektorischen Bogens, ist nur bei Vorhandensein eines zentralen Organs des Nervensystems, des Gehirns, möglich oder im äußersten Falle bei einer Anhäufung von Ganglienknoten, die die erste Anlage zu einem solchen bildet. Da aber bei den Hydrotypen, vielleicht mit wenig Ausnahmen, keine derartigen Gebilde festgestellt sind, so kann bei ihnen von einer strengen Scheidung der Nervenfasern in zentrifugale und zentripetale auch nicht die Rede sein.

Somit besitzen nach meiner Ansicht alle Zellen der Epithelschicht des Ectoderms, d. h. sowohl die Nessel- wie die Epithelzellen, die Fähigkeit, Reize von außen aufzunehmen. Aber im Gegensatz zu andern Zellen ist diese Fähigkeit bei den Nesselzellen mit kleinen Kapseln sehr stark entwickelt, da sie dank dem Vorhandensein des Cnidocils sehr feinfühlig gegen äußere mechanische Insulte sind und in diesem Sinne eben die Rolle der dem *Polypodium* fehlenden spezifischen Sinneszellen übernehmen. Die Fähigkeit, Reize zu übermitteln, ist wahrscheinlich bei allen Zellen der epithelialen Schicht des Ectoderms dieselbe.

Um das Kapitel über das Nervengewebe abzuschließen, bleibt mir nur noch übrig, einige Bemerkungen hinsichtlich des entodermalen Ursprungs desselben zu machen.

Im Entoderm wurden Nerven Elemente zuerst von den Gebrüdern HERTWIG (1879) festgestellt und zwar bei einigen Actinien. Was aber die Hydropolypen angeht, so war *Eucopeella campanularia* die erste Form, in deren Hypostom v. LENDENFELD (1883 a) entodermale Ganglienzellen fand. Letztere sind untereinander durch Nervenfasern zu einem Nervenplexus verbunden. Diese Zellen bilden einen Nervenring, den v. LENDENFELD für das Zentralnervensystem von *Eucopeella* hält. Hinsichtlich der Entstehung dieses Ringes sagt er: „Wenn wir die Möglichkeit, daß die Ganglienzellen vom Ectoderm stammen und die Stützlamelle durch- oder umwandert haben, ausschließen, so müssen wir annehmen, daß das Zentralorgan des Nervensystems der *Eucopeella*-Polypen vom Entoderm stammt. Diese Tatsache ist ein neuer Beleg für die von vielen Seiten in neuester Zeit erkannte völlige Äquivalenz der Keimblätter der Cölenteraten.“

Dasselbe kann ich auch vom Nervengewebe von *Polypodium* sagen. Der Unterschied zwischen diesen und *Eucopeella* besteht nur darin, daß bei ersterem im Ectoderm gar keine Nerven Elemente vorkommen und das ganze Nervengewebe sich im Entoderm befindet, bei der zweiten aber diese Verhältnisse nur im Hypostom beobachtet werden.

Ich muß bemerken, daß die Hydropolypen überhaupt entweder nur ein ectodermales Nervensystem besitzen oder neben diesem auch ein entodermales; letzteres ist aber gewöhnlich im Vergleich zum ersten viel schwächer entwickelt. Hydropolypen mit bloß entodermalem Nervengewebe hat man, soviel ich weiß, bisher nicht gefunden, und *Polypodium* ist in dieser Beziehung von allen Hydroiden wieder

scharf unterschieden. Die Enträtselung dieser Tatsache, glaube ich, muß man in derselben umgekehrten Anlage der Embryonalschichten bis zum Augenblick der Ausstülpung suchen, die uns schon bei der Erklärung der nicht weniger rätselhaften Tatsache diente, daß nämlich die Längsmuskulatur bei *Polypodium* entodermalen Ursprungs ist.

### Das Entoderm.

Das Entoderm von *Polypodium* ist in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien nicht von gleicher Art. In der nicht ausgestülpten Form umkleidet es den ganzen Stolo mit den Knospen von außen (Fig. 24), auf diese Weise unmittelbar mit der Außenwelt in Berührung tretend; in den freilebenden Stadien aber begrenzt es den innern, gastrovascularen Raum des Körpers, und nur an der Spitze des Mundkegels geht es direkt in das Ectoderm über, dabei, wie oben gesagt, die Konturen der Mundöffnung bildend. An Schnitten von diesem Stadium gibt das Entoderm folgendes Bild. An der Stelle des unmittelbaren Überganges ins Ectoderm beginnend, steigt es in Gestalt eines beiderseits abgeflachten Rohres abwärts und bildet so einen Schlund. An den Stellen, wo die entgegengesetzten Enden des spaltenförmigen Schlundes an den gastrovascularen Raum angrenzen, bildet das Entoderm zwei kolbenförmige Vorsprünge, die in diesen Raum hinabhängen. Das sieht man sehr deutlich in den Figg. 68—71, welche Längsschnitte in zwei gegenseitig perpendikulären Richtungen (parallel und senkrecht zur Mundspalte) von Repräsentanten dreier verschiedener Generationen freilebender Polypodien zeigen, nämlich mit 24, 12 und 6 Tentakel. Durch die Entodermerhebung der letzten Form sind der größern Anschaulichkeit halber drei aufeinanderfolgende Längsschnitte senkrecht zur Mundspalte geführt. Die Rolle dieser Erhebungen blieb mir vollkommen unverständlich.

In den bisymmetrischen Formen (24 u. 12 Tentakel) liegen gleich hinter dem Mundkegel 2 Gruppen von Tentakeln, zu 6 in jeder Gruppe. An den geschlossenen Limien, welche die Flächen des Körpers begrenzen, innerhalb deren diese Tentakel beginnen, welche von außen durch die durchsichtige Wand des Körpers gut erkennbar sind, liegt das Entoderm unmittelbar dem Ectoderm an. An der Basis der Tentakel aber, ebenso wie im Mundkegel, wo also zwischen den beiden Embryonalschichten eine mächtige Schicht von Mesogläa eingeschaltet ist, drückt letztere das Entoderm in den Körperraum hinein.

An den übrigen Stellen, die durch das Fehlen der Mesoglöa charakterisiert sind, schmiegt sich das Entoderm ganz oder fast ganz (zuweilen einen engen spaltförmigen Raum freilassend) dem Ectoderm an. An den Stellen der Körperwand, wo keine Tentakel sind, nimmt die unmittelbare Berührung der beiden Schichten eine bedeutende Fläche ein, und dort, wo zwei unabhängige Mesoglöaschichten aneinandergrenzen (z. B. die Mesoglöa des Mundkegels und der beiden ihm anliegenden Tentakelgruppen), muß das Entoderm auf jeden Fall eine Falte bilden, welche, sich direkt an das Ectoderm anschließend, diese 2 Mesoglöaschichten trennt (Fig. 68).

Ich sagte schon, daß während der Umstülpung des *Polypodium* im Rogenkörnehen der Dotter des letztern mechanisch ins Innere der Knospen gedrückt wird und dort als Vorrat von Nahrungsmaterial liegen bleibt. Die weiteren Verwandlungen dieses Dotters, soweit man sie an den Schnitten verfolgen kann, sind folgender Art.

Die erste Phase des Verdauungsprozesses, beginnend mit dem Moment der Ausstülpung, wird dadurch charakterisiert, daß die Entodermzellen Dotterkörnehen in ihr Inneres aufnehmen, wie das auf Fig. 72 zu sehen ist. Hier werden diese Körnehen allmählich verdaut, und gleichzeitig erscheinen im Entoderm (zweite Phase) Produkte einer Ausscheidung in Form äußerst kleiner, dunkler Tröpfchen (Fig. 73). Während der Dotter, der noch gar nicht dem Verdauungsprozeß unterworfen war, das Aussehen von starklichtbrechenden, sich intensiv färbenden, scharf umgrenzten Körnern von verschiedener Größe hat, verliert derselbe nach Einwirkung der Verdauungstätigkeit der Entodermzellen seine scharfen Konturen und seine stark lichtbrechende Eigenschaft und wird, infolge seiner schwachen Färbung, im Entoderm wenig bemerkbar (Fig. 73). Als charakteristisches Moment der dritten Phase erscheint die Ablagerung von Fettreservestoffen im Entoderm in Form von größern oder kleinern Kügelchen (Fig. 74). Ihr Fettcharakter wird durch ihr Verhalten zur Osmiumsäure bewiesen, durch welche sie intensiv schwarz gefärbt werden. Wenn ein solches Kügelchen aus dem Entoderm herausfällt (z. B. während des Schneidens mit dem Mikrotom), so bleibt an seiner Stelle ein heller Kreis, der seinem Umfange nach diesem Kügelchen entspricht. In der dritten Phase des Verdauungsprozesses, die in den freilebenden Formen stattfindet, gibt es im Entoderm keinen unverdauten Dotter mehr: er unterlag vollkommen der assimilierenden Tätigkeit des Entoderms, wobei ein Teil desselben zum Aufbau der Gewebe beim weitem Wachstum des Tieres dient,

und der Überschub in Form von Reservennährmaterial (-Fettsubstanz) abgelagert wird.

Man kann sich also das Bild des Verdauungsprozesses bei *Polypodium* nach der Ausstülpung folgendermaßen vorstellen. Das Entoderm nimmt aktiv Dotter in sich auf, der einer langsamen Verdauung unterliegt; nach Maßgabe des Verlaufes dieses Prozesses scheidet das Entoderm in Form sehr kleiner Tröpfchen Excretsubstanzen aus. Diese Sachlage hält solange an, bis die Menge verdauten Dotters dem Nahrungsbedürfnis genügt hat, welches durch das Wachsen des Organismus bestimmt wird. Sobald dieser Moment eingetreten ist, beginnt im Entoderm sozusagen eine Überproduktion an Nährstoffen, und der so erzielte Überschub wird in Form von Fettreservesubstanzen abgelagert, auf deren Kosten die weitere Ernährung des *Polypodium* erfolgt. Nach vollkommenem Verbrauch dieser Vorräte geht das *Polypodium* an Hunger zugrunde, da es aus dem umgebenden Medium keine Nahrung aufnimmt; wenigstens gelang es mir kein einziges Mal diesen Prozeß zu beobachten. Meine Vorgänger (OWSJANNIKOW, USSOW) behaupten gesehen zu haben, wie einige Tentakel, an denen verschiedene kleine Tiere haften geblieben waren, sich zur Mundöffnung einbogen und so diese Tiere dem Munde nahe brachten, worin die erwähnten Autoren eine Nahrungsaufnahme aus dem äußern umgebenden Medium erblickten. Ich erkläre diese Erscheinung ganz anders: die kleinen Tiere, die an den Tentakeln hafteten, bewirkten einen Reiz derselben, und die Tentakel bogen sich zur Mundöffnung ein, indem sie so die für sie charakteristische Reaktion auf den Reiz ausübten.

Bei der Form mit innenliegenden Tentakeln besteht das Entoderm aus einfachen cylindrischen Epithelzellen ohne jegliche Fortsätze (Fig. 75). Im kontrahierten Zustande verkürzen sich diese Zellen bedeutend, und dann verwandelt sich das Entoderm aus einem cylindrischen Epithel in ein kubisches, wie das auf Fig. 24 B, D und 25 zu sehen ist. Somit stellt das Entoderm in der Wand der Knospe nichts Besonderes dar. Aber in der Wand des Stolos verändert sich der Charakter des Entoderms bedeutend (Fig. 24 E): seine Zellen verlieren ihre cylindrische Gestalt und haben auf Schnitten ein den Epithelzellen des Ectoderms sehr ähnliches Aussehen (Fig. 24 E). Für mich unterliegt es keinem Zweifel, daß wir es hier mit Drüsenzellen des Entoderms zu tun haben. Leider gelang es mir nicht, an Macerationspräparaten diese Zellen aufzufinden, doch erkläre ich diesen Mißerfolg eben durch die allzu große Ähn-

lichkeit derselben mit Ectodermzellen, unter denen sie wahrscheinlich sich verlieren. Einen unwiderleglichen Beweis für diese Anschauung führe ich einige Zeilen weiter an.

Der Übergang von der parasitischen zur freien Lebensweise wird für das Entoderm vor allen Dingen durch das Auftreten von Geißelfäden, zu je einem an jeder Zelle, bezeichnet. Das ist auch begreiflich: solange der Organismus im Rogenkorne lebte, war sein Entoderm vom Dotter, also einer festen Masse umgeben, und daher waren Geißelfäden unnötig und überflüssig. Sobald aber das Tier zum Leben in Wasser übergeht, d. h. in ein flüssiges Medium, so gewinnt das Entoderm sofort den Charakter eines Geißelepithels, das nunmehr unbehindert seine Funktion ausüben kann.

Die entodermalen Epithelzellen der ausgestülpten Form haben das gewöhnliche cylindrische Aussehen und besitzen einen großen Kern mit Nucleolus. Oft kann man in ihrem Innern Körnchen von noch unverdaulichem Dotter sehen oder kleine Tropfen von Excretions-substanz (Fig. 76). Neben solchen Zellen trifft man ähnliche Geißelzellen an, die mit einem Geißelfaden versehen sind (Fig. 77), welcher sich gewöhnlich im Innern der Zelle bis zum Kern selbst verfolgen läßt. Außerdem kann man hier noch drüsige Zellen feststellen, die eine becherartige Form haben (Fig. 78). Einige von ihnen besitzen ebenfalls einen Geißelfaden (Fig. 79). Das Protoplasma der drüsigen Zellen hat eine netzförmige resp. körnige Struktur.

Dieselben Elemente (Fig. 80) finden wir auch im Entoderm späterer Stadien, nur mit dem Unterschiede, daß in ihnen die Zahl der Geißelzellen bedeutend vermehrt ist, so daß man im Entoderm z. B. des Mundkegels der freilebenden Form am lebenden Objekt einen ganzen Wald von Flimmerhaaren sehen kann. Die Geißelzellen können je nach dem Grade der Kontraktion eine sehr verschiedene Form annehmen. Bei starker Kontraktion werden ihre Ausmaße nach Länge und Breite fast gleich (Fig. 81); bei der Ausdehnung verlängern sich umgekehrt die Zellen ganz ungewöhnlich, so sehr, daß sie sich an gewissen Stellen in einen feinen Faden ausziehen (Fig. 82).

An Schnitten fallen die Drüsenzellen zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen durch ihre Körnigkeit und intensivere Färbung auf (Fig. 74 u. 83). Aber außer solchen Zellen gibt es noch eine andere Art drüsiger Elemente des Entoderms. Das Vorhandensein eben dieser Zellen dient auch als unwiderleglicher Beweis für das Vorhandensein von Drüsenzellen im Stolo der unausgestülpten Form,

wovon ich oben gesprochen habe. Das äußere Aussehen dieser Zellen ist im höchsten Grade dem der Epithelzellen des Ectoderms ähnlich; von den letztern unterscheiden sie sich nur durch das Vorhandensein einer Geißel und zuweilen durch die Gegenwart von Excretionsprodukten (Fig. 84). In frühern Entwicklungsstadien, also z. B. in der Form mit innern Tentakeln, wo die Geißel fehlt, können sie leicht für Ectodermzellen gehalten werden.

Einige Ectodermzellen des Mundkegels bilden an ihren Enden, die dem Ectoderm zugewandt sind, charakteristische Auswüchse, welche, als kegelförmige Erhebungen beginnend, in Gestalt dünner Fäserchen in die Mesoglöa hineingehen (Fig. 83) und mit den Fasern der Mesoglöa oft anastomosieren. Zuweilen zieht sich solch ein Fortsatz vom Entoderm durch die ganze Mesoglöaschicht und tritt bis an die Stützlamelle heran.

Die Flächenansicht des Entoderms ist für alle Stadien der Entwicklung gleich (Fig. 85): die Zellen erhalten dank dem gegenseitigen Drucke eine polygonale Form.

Mir bleibt noch übrig, jene Entodermstränge in den Tentakeln zu beschreiben, von denen ich schon früher gesprochen habe. Solche Stränge sind in der Literatur unter verschiedenen Benennungen bekannt: entodermales Bindegewebe (HAMANN), axiales Gewebe = die dritte Körperschicht (JICKEL), entodermales Stützgewebe (CHUN) usw.

An Längsschnitten durch die Tentakel von *Polypodium* erscheinen diese Stränge in folgender Gestalt. In die Tentakel eintretend, bildet das Entoderm erst eine Vertiefung; danach fließen seine Zellen in einen zusammenhängenden, kompakten Strang zusammen, wobei eine Abgrenzung des Körperentoderms gegen das Tentakelentoderm durch die Stützlamelle, wie das bei sehr vielen Hydropolypen beobachtet wird, bei *Polypodium* fehlt. Hierzu muß man noch hinzufügen, daß der Charakter der Entodermzellen bei diesem Übergange sich bedeutend ändert (Fig. 25). Indem die Zellen ihre cylindrische Form verlieren, werden sie unregelmäßig, und ihre der Mesoglöa zugewandten Enden spitzen sich zu und gehen allmählich in dünne, lange Fortsätze über, die mit den Fasern der Mesoglöa anastomosieren. In der Länge des Tentakels liegen diese Zellen (auf den Schnitten) annähernd in 2 Reihen. Sie sind soweit fest miteinander verbunden, daß es mir bei der Maceration nie gelang, sie isoliert zu erhalten; ich konnte stets nur einen ganzen Strang abschneiden (Fig. 50). Dieser Strang verläuft im Tentakel, besonders bei dessen Kontraktion, im Zickzack. Ist der Tentakel ausgestreckt,

so haben die Strangzellen annähernd die gleiche Ausdehnung in beiden einander perpendikulären Richtungen, parallel und senkrecht zur Tentakelachse (Fig. 50). Wenn der Tentakel aber sich zusammenzieht, so flachen sich die Zellen in der Richtung dieser Achse ab.

Über die Funktion des axialen Gewebes (nach JICKELI's Terminologie) existieren in der Literatur auseinandergehende Meinungen. HAMANN (1882) schreibt ihm die Rolle eines Antagonisten der Längsmuskulatur zu, der infolge seiner Elastizität passiv wirkt. JICKELI (1882) hält es für fähig zu aktiver Veränderung der Tentakelfasern. Nach CHUN (1889—1892) spielt es die Rolle einer Stützsubstanz.

Was *Polypodium* anlangt, so erfüllen bei ihm die Entodermstränge in den Tentakeln offenbar eine zweifache Funktion: einerseits dienen sie zusammen mit der Mesoglöa als Stütze, andererseits aber wirken sie dank ihrer Elastizität der Tentakelmuskulatur entgegen und dehnen die Tentakel bei Erschlaffung der Muskelfasern aus.

Zum Schlusse möchte ich noch einige theoretische Betrachtungen über die morphologische Bedeutung der verschiedenen Stadien von *Polypodium hydriforme* hier anreihen. Wie wir sahen, muß von allen Knospen am Stolo die Knospe mit 12 Tentakeln als Grundform angesehen werden, und ebenso muß man unter allen freilebenden Generationen die mit 12 Tentakeln als Grundform gelten lassen. Letztere ist somit bei der ganzen Mannigfaltigkeit der bisher bekannten Stadien der Entwicklung von *Polypodium* die einzige Form, die sozusagen den eigentlichen Grundtypus von *Polypodium* darstellt. Die übrigen Stadien aber, wie der Stolo mit den Knospen, die Form mit 24 und die mit 6 Tentakeln, sind inkonstante, temporäre oder Übergangsformen, die verschiedene Modifikationen der ursprünglichen Form mit 12 Tentakeln repräsentieren, welche letztere mehr oder weniger maskieren.

In der Tat, was ist denn der Stolo mit den Knospen? Ist er als ein Individuum oder eine Kolonie solcher aufzufassen? Mir scheint, daß diese Frage nur eine Antwort zuläßt. Es steht außer Zweifel, daß man den Stolo mit den Knospen auf keinen Fall für ein einzelnes Individuum halten kann. Dagegen sprechen folgende Erwägungen. Die Zahl der Knospen an heilen Stolonen variiert, wie wir wissen, in weiten Grenzen. Die beim Zerfall entstehenden Teile des Stolos unterscheiden sich voneinander und von frischen

Stolonen nur durch die Zahl der Knospen. Somit haben wir das vollste Recht, die heilen Stolonen wie auch ihre Teile als morphologisch einander gleichwertig zu betrachten. Sieht man also einen Stolo als Individuum an, so kommen wir zu dem sinnlosen Schlusse, daß der ganze Organismus einem seiner Teile äquivalent ist. Außerdem ist dann, da die heilen Stolonen sich durch die Zahl der Knospen voneinander unterscheiden, also einander nicht ganz gleichwertig sind, der Stolo eines Hauptmerkmals eines Individuums bar, ihm fehlt dann die Konstanz der Zahl seiner Teile oder Organe. Endlich gestattet noch eine Überlegung nicht, den Stolo als ein einziges Individuum zu betrachten. Jeder Organismus, der fähig ist, sich durch Teilung zu vermehren, wird sich unter ein und denselben Bedingungen stets in gleicher Weise teilen, wobei als Teilungsergebnis stets dieselben Teile oder Individuen erscheinen. Der Stolo aber, wie wir wissen, teilt sich in höchstem Grade unregelmäßig, da die Knospenzahl an den beim Zerfall entstehenden Teilen sehr verschieden sein kann und ähnlich der Knospenzahl an heilen Stolonen in ziemlich weiten Grenzen variiert. Alle diese Überlegungen führen zu dem unabweisbaren Schluß, daß der Stolo mit seinen Knospen nicht als Einzelindividuum aufgefaßt werden kann, sondern eine Kolonie von Organismen vorstellt, die von mir nach Ussow's Terminologie als Knospen bezeichnet wurden. Da aber unter allen Knospen die 12tentakelige, wie erwähnt, als Grundform zu gelten hat, so ist es klar, daß der Stolo mit seinen Knospen im Grunde genommen eine Kolonie von Individuen mit 12 Tentakeln darstellt, die infolge rein äußerlicher Umstände, nämlich des Eingeschlossenseins im Rogenkorn, in welchen sie sich während ihrer parasitischen Lebensperiode entwickeln müssen, sich nicht voneinander trennen, sondern mit ihren Mundkegeln vereint bleiben, welche in ihrer Gesamtheit den Stolo bilden. Hier wird offenbar infolge mechanischer Ursachen, durch den Druck einerseits der Eihülle, andererseits des Dotters, die Trennung der Individuen sozusagen auf halbem Wege aufgehalten. Befreit sich aber das *Polypodium* aus dem Rogenkorn, so hört der Einfluß dieser Ursachen auf, und die Teilung wird vollendet; die einzelnen Teilstücke isolieren sich allmählich, und so erscheinen schließlich die freilebenden Formen, die wir zweifelsohne als einfache Individuen ansehen müssen. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es vollkommen begreiflich, weshalb die heilen Stolonen sich so scharf in ihrer Größe

unterscheiden: diese Größe, die durch die Knospenzahl am Stolo bestimmt wird, hängt offenbar direkt von dem Zeitraume ab, den der Stolo zu seiner Entwicklung im Innern des Rogenkorns brauchte. Je länger diese Periode ist, desto größer wird die Kolonie, d. h. der Stolo mit seinen Knospen.

Da nun der Stolo nur die Gesamtheit gewisser Teile der Knospen ist, so bildet er keinen selbständigen Teil der Kolonie; daher ist es schwer anzunehmen, daß er unabhängig von den Knospen existieren könnte, ohne Zusammenhang mit ihnen. Aus diesem Grunde kann man auch kaum darauf rechnen, als frühestes Stadium der Entwicklung von *Polypodium* bloß einen Stolo ohne Knospen zu finden. Eher kann man annehmen, daß zunächst eine Form entsteht, welche derjenigen mit 12 Tentakeln gleichwertig ist, aber mit umgekehrter Anlage der Embryonalschichten, und daß sich erst diese Form auf dem Wege fortschreitender, unvollständiger Teilungen in eine Kolonie solcher Individuen, d. h. in den Stolo mit Knospen verwandelt. Das ist aber vorläufig nur eine Voraussetzung; wie jedoch der Vorgang in Wirklichkeit abläuft, bleibt weiteren Forschungen vorbehalten.

Wenden wir uns nun den freilebenden Generationen zu. Die Form mit 24 Tentakeln ist nichts anderes als ein Übergangsstadium bei der Verwandlung einer 12tentakeligen Form in zwei solche. Dieses Auftreten einer Zwischenform charakterisiert die erste Periode des Freilebens von *Polypodium*. Nach Maßgabe der allmählichen Veränderung der Ernährungsbedingungen (Verbrauch des Nährmaterials) treten solche Stadien immer seltner auf, und in der zweiten Periode des Freilebens verläuft die besagte Verwandlung unmittelbar, ohne irgendwelche Zwischenformen, auf dem Wege des typischen Teilungsprozesses des Individuums in zwei der Mutterform vollkommen gleiche Tochterformen. Im Beginne der dritten Periode entstehen aus der 12Tentakelform zwei solche wieder unter Einschaltung eines Zwischenstadiums, welches jetzt aber 6 Tentakel besitzt. Weiterhin können infolge von Mangel an Nahrung die Formen mit 6 Tentakeln sich nicht wieder zu solchen mit 12 Tentakeln ergänzen, und die Bildung dieser Formen hört endlich ganz auf. Infolge der Degeneration der Tentakel<sup>1)</sup> nehmen die Individuen

---

1) Die Tentakel von *Polypodium* sind in plastischer Hinsicht überhaupt sehr veränderlich; ebenso leicht, wie sie sich bei Überfluß an Nahrungsstoff bilden, degenerieren sie beim Fehlen desselben.

mit 6 Tentakeln immer mehr reduzierte Formen an und werden zu solchen mit drei, zwei, ja sogar mit bloß einem Tentakel. Schließlich findet man am Boden der Aquarien lebende, formlose, vielzellige Klümpchen, die aller äußern Organe entbehren. Alles dieses spricht ohne Zweifel dafür, daß wir in den beschriebenen Formen, beginnend mit der mit 6 Tentakeln, nicht normale Formen, sondern Hungerformen vor uns haben. Der anomale Charakter der 6Tentakelform folgt auch aus folgender Überlegung. Die 24 und 12Tentakelform sind doppelt symmetrisch, d. h. sie besitzen 2 Symmetrieebenen, von denen die eine als Hauptebene bezeichnet werden kann, da sie gleichzeitig auch die Teilungsebene des Individuums bildet. Diese Ebene fehlt aber gerade der Form mit 6 Tentakeln, welche nur die sekundäre Symmetrieebene behält, die also zum Unterschiede von den vorhergehenden Formen als monosymmetrisch erscheint. Infolgedessen ist die 6Tentakelform gezwungen, um sich auf ihre Tentakel stützen zu können, erstens die Tasttentakel als Stützententakel zu benutzen, da sie von letztern nur ein Paar besitzt, auf dem sie sich nicht im Gleichgewicht erhalten kann, und zweitens muß sie unbedingt eine Seitenlage annehmen, wobei der Mundkegel und die Mundöffnung seitwärts gerichtet sind, während bei den normalen, freilebenden Formen gerade die Richtung der Mundöffnung nach oben eines ihrer Hauptmerkmale ist. Im Beginne der 3. Periode des Freilebens von *Polypodium*, wenn die 6Tentakelformen zu erscheinen beginnen, besitzen letztere noch einigen Nahrungsvorrat. Daher hört hier der Prozeß der Neubildung von Tentakeln noch nicht auf, sondern wird im Vergleich zum Teilungsprozesse des Individuums nur stark aufgehalten, und die degenerative 6Tentakelform wird dank der genügenden Ernährung wieder normal, indem sie sich in die Form mit 12 Tentakeln verwandelt. Sobald aber der Nahrungsvorrat definitiv aufgezehrt ist, geht für die 6Tentakelform jede Möglichkeit einer Wiederherstellung ganz verloren; dann führen die Degenerations- und Reduktionsprozesse schließlich zur Bildung jener Mißgeburtsformen, von denen ich oben sprach.

Nachdem wir somit den morphologischen Wert der bisher bekannten Entwicklungsstadien von *Polypodium* festgestellt haben, können wir zwischen den zwei Lebensperioden von *Polypodium*, der parasitischen und der freien, folgende Parallele aufstellen.

## Parasitische Lebensperiode:

Der Stolo mit den Knospen bildet im Grunde eine Kolonie von 12tentakeligen Individuen, die infolge des Einflusses äußerer Umstände nicht vollkommen voneinander getrennt sind.

Von allen am Stolo auftretenden Knospen ist die mit 12 Tentakeln die Grundform.

Die Knospe mit 24 Tentakeln ist eine Zwischenstufe bei der Bildung von zwei 12Tentakelknospen aus einer solchen.

Die Knospenbildung setzt sich aus zwei Prozessen zusammen, der Neubildung von Tentakeln und der Teilung der Knospe.

Während der parasitischen Lebensperiode ernährt sich das *Polypodium* vom Dotter des Sterleteies.

In diese tabellarische Zusammenstellung ist die 6Tentakelform nicht aufgenommen. In der Tat unterscheidet ihr Auftreten die Periode des Freilebens von *Polypodium* von der parasitischen Periode, in der sie kein Homologon besitzt. Aber beide Perioden, zwischen denen die Parallele gezogen wurde, sind gleichzeitig genetisch miteinander verbunden, da die Periode des Freilebens als unmittelbare Fortsetzung der parasitischen Periode erscheint; nur im allgemeinen bilden also diese beiden Perioden ein Ganzes, den ununterbrochenen Entwicklungs- und Lebensprozeß von *Polypodium*, soweit uns die Stadien desselben bekannt sind. Daher kann man das Vorhandensein der 6Tentakelform bei bloß einer der Perioden, die im übrigen einander vollkommen analog sind, als Bestätigung davon ansehen,

## Periode des Freilebens:

Im Verlaufe des freien Lebens von *Polypodium* erscheint eine Reihe von Individuen, die im Grunde genommen eine Gesamtheit von 12Tentakelformen bilden.

Von allen freilebenden Formen ist die mit 12 Tentakeln die Grundform.

Die freilebende 24Tentakelform ist ein Übergangsstadium bei der Bildung von zwei 12Tentakelformen aus einer solchen.

Die Bildung der freilebenden Form besteht aus zwei Prozessen, der Neubildung von Tentakeln und der Teilung des Individuums.

In der Freilebensperiode<sup>1)</sup> fährt das *Polypodium* fort sich — sozusagen — parasitisch zu nähren, da ihm als Nahrungsmaterial auch jetzt der Dotter dient, welcher es während seines Aufenthaltes im Rogenkorn als Vorrat aufnahm.

1) Wenigstens im Aquarium.

daß die 6Tentakelindividuen unnormale, resp. Degenerationsformen vorstellen. Der anomale Charakter dieser Formen macht Ussow's Annahme ganz unwahrscheinlich, „daß in der 6 Tentakeln tragenden Enkelform das zukünftige Geschlechtstier zu suchen sei.“<sup>1)</sup>

Die geschlechtsreife Form wird man eher in der 12tentakeligen Grundform zu suchen haben. Mir aber gelang es wenigstens bisher nicht, hier das Vorhandensein von Geschlechtselementen mit Sicherheit festzustellen. Dies sowie die augenblicklich noch unbekanntesten frühesten Entwicklungsstadien von *Polypodium* aufzufinden, wird die Aufgabe künftiger Untersuchungen sein, die, wie wir hoffen, uns endlich den vollen Lebenszyklus dieses merkwürdigen Hydroiden erschließen werden.

### Zusammenfassung.

Ich will nun kurz die Resultate meiner Untersuchungen über *Polypodium* zusammenstellen.

1. Das früheste der von mir untersuchten Stadien der Entwicklung von *Polypodium* hat das Aussehen eines Stolos, an dessen einer Seite Knospen sitzen. Der Stolo liegt im Innern eines Rogenkorns, zu einer Spirale zusammengewunden. Im Innern jeder Knospe befinden sich 12 primäre Tentakel, symmetrisch zu je 6 auf jeder Seite gelegen. Von diesen 6 Tentakeln nenne ich die zwei kürzern und dickern Stütztentakel, die übrigen 4 Tasttentakel. Bei der weitem Entwicklung entstehen in der Knospe oben am distalen Ende hinsichtlich des Stolos noch 2 Gruppen von je 6 Tentakeln, die ebenfalls symmetrisch liegen sowohl zueinander als auch zu den primären Tentakeln. Das sind die sekundären Tentakel. Der Stolo besitzt einen mit den Knospen gemeinsamen, allseitig geschlossenen Hohlraum und ist durch die umgekehrte Lagerung der Embryonalschichten charakterisiert: das Ectoderm liegt innen, das Entoderm außen (Anpassung an die Ernährungsverhältnisse).

2. Im Verlaufe der weitem Entwicklung stülpen sich der Stolo und die Knospen um. Erst erscheinen an beiden Enden der Knospenspitze Einstülpungen, die immer tiefer und tiefer werden. Die Tentakel drängen sich infolgedessen im Hohlraum des Stolos dicht zusammen. Danach entsteht in der den Knospen gegenüber-

1) Mein Sperrdruck.

liegenden Wand des Stolos eine Öffnung, aus der die Tentakel hinaustreten, wonach sich die ganze Knospe durch diese Öffnung ausstülpt. Die Öffnungen in der Wand des Stolos treten ohne jede gesetzmäßige Folge auf, fließen aber schließlich in eine Spalte zusammen, die längs dem Stolo von einem Ende bis zum andern geht. Sobald sich der ganze Stolo mit den Knospen durch die Spalte ausgestülpt hat, wächst sie zu, und wir erhalten wieder einen Stolo, welcher mit den Knospen einen gemeinsamen Hohlraum besitzt, der jeder Kommunikation mit der Außenwelt entbehrt. Nunmehr sind die Tentakel außen, und die Embryonalschichten haben die normale Lage: das Ectoderm außen, das Entoderm innen. Während des Ausstülpungsprozesses, der im Innern des Rogenkorns erfolgt, wird der Eidotter mechanisch in den Hohlraum der Knospen hineingezwängt und bleibt somit wieder in Berührung mit dem Entoderm.

3. Nach dem Laichen wird das *Polypodium* aus dem Rogenkorn frei und geht zum freien Leben im Wasser über. Am frisch ausgestülpten Stolo ist die Zahl der Knospen nicht bestimmt, sondern variiert in ziemlich weiten Grenzen. Einige Zeit nach dem Übergange des *Polypodium* von der parasitischen zur freien Lebensweise beginnt der Zerfall des Stolos, der aber unregelmäßig verläuft und zur Bildung einer Form mit 12 Tentakeln führt. Diese 12Tentakelform muß man als Grundform aller freilebenden Formen ansehen, da sie zwei andere Generationen erzeugt, nämlich die mit 24 und die mit 6 Tentakeln. Die Bildung der einen wie der andern Generation hängt von der Kombination zweier Prozesse ab: der Neubildung von Tentakeln und der Teilung. Im Beginne des Freilebens waltet der erste Prozeß vor, daher entsteht aus einer 12Tentakelform eine mit 24 Tentakeln; ferner gehen beide Prozesse gleichzeitig und parallel vor sich, woher eine Form mit 12 Tentakeln zwei mit 12 Tentakeln liefert. Gegen Ende des Freilebens herrscht der zweite Prozeß vor, und so wird aus einer 12Tentakelform ein Paar mit je 6 Tentakeln gebildet. Das allmähliche Sinken der Energie der Neubildung von Tentakeln hängt mit dem Verbrauch des Vorrats an Nährmaterial zusammen, das nicht erneuert wird, da das Tier keine Nahrung aus dem umgebenden Medium aufnimmt.

4. Die morphologische Differenzierung der Tentakel von *Polypodium* in Stütz- und Tasttentakel stimmt vollkommen mit ihrer physiologischen Diffe-

renzierung überein, d. h. mit der verschiedenen Funktion der einen und der andern: die ersten dienen als Gangfüße und Anheftungsorgane, die zweiten übernehmen die Rolle eines Verteidigungsorgans. Die Tasttentakel sind nicht von gleicher Länge: das äußere Paar ist länger als das innere.

5. Bei der Anlage neuer Tentakel kann man eine gewisse Ordnung beobachten sowohl nach Raum wie nach Zeit, woher das Gesetz dieser Anlage in 2 Thesen gefaßt werden kann: a) jede neuauftretende 6Tentakelgruppe wird hinsichtlich einer der schon bestehenden ebensolchen Gruppen immer symmetrisch angelegt und zwar so, daß die Tentakel dieser 2 Gruppen (der alten und der neuen) in zwei geschlossene konzentrierte, krumme Linien eingeschlossen werden können, an denen die innere durch die 4 Stütztentakel, die äußere durch die 8 Tasttentakel geht: b) zuerst wird das Paar äußerer Tasttentakel angelegt, dann folgt ein Paar Stütztentakel, und zuletzt erscheint das Paar mittlerer Tasttentakel.

6. Die Bildung des Mundes von *Polypodium* geht gleichzeitig mit dem Zerfall des Stolos vor sich. Auf der den Knospen gegenüberliegenden Seite desselben, d. h. dort, wo früher die Öffnung für die Ausstülpung sich befand, erscheinen ohne jede Ordnung spaltenförmige Öffnungen, die in der Längslinie des Stolos liegen. Die Bildung dieser Mundspalten steht in keiner bestimmten Beziehung zum Teilungsprozesse des Stolos, so daß seine Teile, die als Resultate des Zerfalles erscheinen, schon eine fertige Mundöffnung besitzen können oder auch gar keine; im letztern Falle erscheint die Mundöffnung dann später. Aus dem Vorhergehenden wird ersichtlich, daß zur Bildung des Mundkegels der freilebenden Formen nicht nur der Stiel der Knospe verwandt wird, mit dem sie am Stolo sitzt, sondern auch ein entsprechender Teil der Wände des letztern.

7. Das Ectoderm von *Polypodium* besteht aus Zellen von dreierlei Art: Epithel-, Nessel- und Embryonalzellen. Die Epithelzellen sind durch einen großen vacuolisierten Abschnitt an ihrem distalen Ende charakterisiert; das Basalende ist zu einem Stiel ausgezogen, doch bildet letzterer keinen morphologisch differenzierten Teil der Zelle, sondern erscheint als ein unter rein äußeren, mechanischen Einflüssen (Druck des umgebenden Gewebes) ausgestrecktes Ende derselben. Die Nesselzellen zerfallen in Zellen mit großen und mit kleinen Kapseln. Die ersteren sind nur an den Stütztentakeln vereint und hauptsächlich an deren Enden;

die letztern sind ziemlich gleichmäßig über den ganzen Körper verteilt mit Ausnahme des Randes der Mundöffnung, wo sie sehr dicht gedrängt stehen, und der Stützentakel, wo sie im Gegenteil in relativ geringer Zahl vorhanden sind. Die großen Kapseln sind kugelförmig, mit doppelt konturierter Wand, die an einer Stelle eine konische Erhöhung bildet, an deren Spitze der Nesselfaden beginnt. Diese Wand besteht aus 2 Hüllen: einer innern, dünnen, weichen und einer äußern, dicken und festen; beide Hüllen sind elastisch. Der Nesselfaden liegt im innern der großen Kapsel unordentlich zusammengerollt, und zwischen seinen Windungen sind Sekretkörner eingeschlossen, die aus einer gelblichen, lichtbrechenden Substanz bestehen. Der Nesselfaden ist eine dünnwandige, lange Röhre, die außen von einer sehr dünnen Spirale umwunden ist. Bei der Entladung stülpt sich dieser Faden aus, wovon man sich durch unmittelbare Beobachtung überzeugen kann. Die kleinen Kapseln sind den großen sehr ähnlich, unterscheiden sich aber von ihnen durch geringere Größe. Ihr Faden unterscheidet sich von dem der großen Kapseln durch geringere Dimensionen, durch das Fehlen der feinen Spirale und durch seine Lage im Innern der Kapsel: seine ersten Windungen sind in einer regelrechten Spirale gelegen, während der übrige Teil unordentlich zusammengerollt erscheint. Ein Cnidocil haben nur die kleinen Kapseln. Jede Kapsel, sowohl die große wie die kleine Art, ist in eine Vacuole eingeschlossen, die eine eigene sehr dünne Wand besitzt. Am Basalpol der Vacuole liegt der Kern der Zelle, deren proximales Ende in einen Stiel ausgezogen ist. Wie bei den Epithelzellen ist auch hier der Stiel kein selbständiger Teil der Zelle, sondern unter dem Einflusse äußern Druckes entstanden. Unter den Nesselzellen beider Arten finden sich solche, die mehrere Kapseln enthalten, welche entweder eine jede von ihrer besondern Vacuole umschlossen sind oder in einer gemeinsamen Vacuole sich befinden. Zuweilen kann man unter solchen Kapseln auch eine oder mehrere leere sehen, d. h. ohne Secret und Faden. Ihre Größe ist der von entladenen normalen Kapseln gleich. Die biologische Bedeutung der Vacuole um die Kapsel besteht darin, den Seitendruck auf die Nesselzelle in einen hydrostatischen auf die Kapsel zu verwandeln, wobei die Resultante des Gesamtdruckes auf die Kapsel bei der Kontraktion des Tentakels die Kapsel aus der Zelle hinauszustoßen strebt, bei einer Ausdehnung des Tentakels aber umgekehrt, sie in der Zelle festhält. Auf diese Weise wird der Austritt der Kapseln aus ihren Zellen in den Fällen erklärt, wenn das

*Polypodium* sich an einen andern Ort begeben will (wobei sich die Stütztentakel kontrahieren), und umgekehrt, das Festhalten der Kapseln an ihrem Ort, wenn irgendeine äußere Gewalt das *Polypodium* vom Platze zu rücken droht (wobei die Stütztentakel eo ipso sich ausstrecken).

8. Die großen Kapseln sind sehr dicht an den Enden der Stütztentakel zusammengedrängt, die Embryonalzellen aber, aus denen sie sich entwickeln, sind im Gegenteil am Anfang der Tentakel konzentriert. Von hier wandern diese Zellen während ihrer Entwicklung durch die Tentakel hin und ersetzen so beständig den starken Verlust an Kapseln am Ende des Tentakels. Die kleinen Kapseln wandern auch, sowohl im Mundkegel (von dessen Basis zu seiner Spitze) wie auch in den Tasttentakeln (von der Basis zur Spitze). Aber bei weitem nicht alle diese Kapseln erreichen das Ende des Mundkegels oder der Tasttentakel; viele (vielleicht sogar ihre Mehrzahl) bleiben in ihrer Lage irgendwo auf dem Wege fest liegen.

9. Die Embryonalzellen, aus denen sich die Nesselzellen entwickeln, zerfallen ihrer Größe nach in 2 Kategorien: in größere, die die großen Kapseln liefern, und kleinere, aus denen die kleinen Kapseln entstehen. Erstere sind nur an der Basis der Stütztentakel dicht konzentriert, die letztern werden im ganzen Körper angetroffen, jedoch in größerer Anzahl an der Basis der Tasttentakel. Wie die einen sind auch die andern an der Stützlammelle zwischen den Stielen der Epithel- und reifen Nesselzellen gelegen. Die Entwicklung einer großen Embryonalzelle zur Nesselzelle beginnt mit dem Erscheinen einer hellen Vacuole in ihr. Danach erscheint in dieser Vacuole ein dunkleres, homogenes Körperchen, die Anlage der Kapsel, welche die Fähigkeit besitzt, sich zu teilen. Der Nesselfaden wird außerhalb der Vacuole angelegt und hat das Aussehen eines Kettchens, das aus regelmäßig aneinandergereihten, hellen und dunklen, glänzenden Partikeln gebildet ist. Die Kapselanlage und der Faden besitzen eine gemeinsame dünne Wand; ein Teil der letztern, der die Kapselanlage umkleidet, verwandelt sich nachher in die innere Hülle der reifen Kapsel. Der Inhalt der Kapselanlage stellt eine dunkle, gelbliche Substanz dar, die identisch mit der Substanz der dunklen Partien des Fadens ist und wahrscheinlich die Konsistenz einer dicken Flüssigkeit besitzt (Anlage des Secrets). Der Faden gelangt durch Einstülpung in die Kapsel; diese Einstülpung geht offenbar recht schnell vor sich. Die nächste

unmittelbare Ursache der Einstülpung bildet, wie auch bei den übrigen Cnidarien, der negative Druck, der in der Kapsel infolge der hygroskopischen Wirkung der Vacuole (bei den übrigen Cnidarien des Protoplasmas) auf den Kapselinhalt und des durch diese Wirkung bedingten Aussaugens der flüssigen Anlage der äußern Hülle der Kapsel aus der Anlage der letztern entsteht; diese flüssige Anlage der Hülle verdichtet sich dann in gleichmäßiger Schicht um die Kapselanlage und verwandelt sich schließlich in die feste äußere Hülle (Theorie von MURBACH-SCHNEIDER). Die Nesselzelle tritt, nachdem sie den Ort ihrer Verwendung erreicht hat, an die Oberfläche des Ectoderms heran, indem sich hierbei ihr Basalteil zu einem Stiel auszieht. Hiermit ist die Entwicklung der Nesselzelle vollendet.

10. Die Entladung der Nesselzellen geschieht durch Ausstülpung des Fadens. Als Ursache zur Entladung dient das Aufquellen des Secrets, das in der Kapsel eingeschlossen ist (Theorie IWANZOW's). Die Wand der großen, reifen Kapseln von *Polypodium* ist offenbar in geringem Grade für Wasser permeabel. Das wird durch die Schwankungen in der Größe der reifen Kapseln bewiesen: der Durchmesser der entladenen und leeren Kapseln ist 0,012 mm, derjenige des unentladenen 0,016 mm. Es ist klar, daß die Kapsel bis zu der ersten Größe heranwächst und daß ihre weitere Vergrößerung auf Kosten des langsam durch die Wand ins Innere der Kapsel eingesogenen Wassers geschieht dank der stark hygroskopischen Wirkung des in der Kapsel eingeschlossenen Secrets. Das Anwachsen des Umfanges der Kapsel schreitet solange fort, als es die Ausdehnung der elastischen Kapselwand zuläßt. Sobald aber diese Grenze erreicht ist, wird infolge des immer weitergehenden Aussaugens von Wasser in die Kapsel die Basis des Nesselfadens ausgestülpt; kaum ist aber dieser Moment eingetreten, so füllt sich der Nesselfaden dank der starken Wasserdurchlässigkeit seiner Wand schnell mit dem aufquellenden Secret, was seine weitere Ausstülpung bedingt, die sich somit mit bedeutender Schnelligkeit vollzieht. Also ist der Entladungsprozeß der großen Kapseln von *Polypodium* ein automatischer, der je nach Maßgabe der Reifung der Kapseln vor sich geht. Was aber die kleinen Kapseln anbetrifft, so entladen sich dieselben aller Wahrscheinlichkeit nach nur bei Reizung des Cnidoceils. Ein Einfluß des Nervensystems aber auf die Entladung der Nesselkapseln scheint mir zweifelhaft.

11. Die Epithelzellen des Ectoderms der freilebenden Formen entstehen offenbar aus Nesselzellen. Die

letztern bleiben nach der Entladung und dem Austritt der Kapseln an ihrem Platze und verwandeln sich in Epithelzellen. Das wird einerseits durch das Fehlen einer Vermehrung der Epithelzellen durch Teilung, andererseits dadurch bewiesen, daß sie den Nesselzellen durchaus ähnlich sind, abgesehen von dem Fehlen der Kapseln in den erstern. Im noch nicht ausgestülpten Stolo entwickeln sich die Epithelzellen wahrscheinlich unmittelbar aus embryonalen Zellen. Aber es ist möglich, daß auch bei den freilebenden Formen eine solche Art der Entstehung von Epithelzellen neben der Bildung aus Nesselzellen stattfindet.

12. Die Stützlamelle stellt eine sehr dünne durchsichtige Membran dar, an welcher von der Entodermseite die Muskelfasern befestigt sind. In dieser Membran kann man zuweilen eine sehr feine Strichelung wahrnehmen, die senkrecht zu den Muskelfasern verläuft und wahrscheinlich als Ausdruck einer Struktur der Stützlamelle anzusehen ist, welche ihre Kompression und Faltung in der Kontraktionsrichtung der Muskelfasern erleichtert. — In den Tentakeln und im Mundkegel befindet sich zwischen dem Entoderm und der Stützlamelle noch eine ziemlich dicke Schicht einer flüssigen Substanz, der Mesoglöa, die 2 Arten Zellen enthält: kleine Zellen mit dünnen langen Fortsätzen und ziemlich große runde Zellen, die bei der Kontraktion der entsprechenden Organe frei in der Mesoglöa umherschwimmen, passiv ihren Strömungen folgend, was eben auf den flüssigen Charakter der Mesoglöa hinweist.

13) Die Muskulatur von *Polypodium* liegt auf der Entodermseite der Stützlamelle und besteht aus glatten Muskelfasern, und zwar ausschließlich aus Längsfasern. Die Muskelfasern zerfallen in 2 Gruppen: gerade und verzweigte. Die erstern sind ein-, zwei- und dreikernig (vielleicht auch noch mehrkernig), die letztern besitzen viele Kerne, da ihre Verzweigung eine vielfache ist, und jeder Zweig gleichsam eine selbständige einkernige Faser vorstellt. Die geraden Fasern sind im Mundkegel und den Tentakeln entwickelt, wo sie in der Längsrichtung verlaufen, während die verzweigten an der Basis dieser Organe, d. h. an den Übergangsstellen derselben in die Wand des Körpers liegen. Die Muskelfasern entwickeln sich aus kleinen Embryonalzellen, die der Stützlamelle von der Entodermseite anliegen. Zuerst zieht sich das Protoplasma einer solchen Zelle in einer Richtung in zwei einander entgegengesetzte, scharfe Spitzen aus; dann verlängern sich diese Spitzen immer mehr, und ihr Protoplasma bildet sich allmählich

in Muskelsubstanz um; so entsteht eine einkernige Muskelfaser. Letztere verwandelt sich durch Kernteilung und Auseinanderweichen der Tochterkerne in der Achse der Faser in eine zweikernige, diese ihrerseits auf ebendieselbe Weise in eine dreikernige usw. So entstehen die geraden, vielkernigen Fasern. Was die Entwicklung der verzweigten Fasern anbelangt, so gelang es mir leider nicht, Übergangsformen zwischen den geraden und verzweigten Fibrillen zu sehen. — Hinsichtlich der Anordnung der Muskulatur steht *Polypodium* in scharfem Gegensatz zu allen übrigen Hydroiden, da es nur eine Entodermmuskulatur besitzt, und zwar eine entodermale Längsmuskulatur. Das wird wahrscheinlich dadurch zu erklären sein, daß die Embryonalschichten während des Verweilens des *Polypodiums* im Ei des Sterlet, wo sich das Muskelgewebe bildet, in umgekehrter Folge liegen. — Die Anordnung der Muskulatur von *Polypodium* in den verschiedenen Stadien seiner Entwicklung ist eine sehr einfache. Bei der nicht ausgestülpten und der eben ausgestülpten Form sind die Muskelfasern im Stolo parallel seiner Achse gerichtet, in den Knospen aber parallel deren Achsen. Somit verlaufen die Fasern des Stolos und der Knospen senkrecht zueinander. Nur die Fibrillen der beiden äußersten Knospen fallen in der Richtung mit den Stolonenfasern zusammen. Die Knospenspitzen besitzen keine Muskulatur; ebenso fehlt sie dem der Knospenspitze entsprechenden, untern Teil der symmetrischen, freilebenden Formen. Bei letztern ist die Muskulatur im Mundkegel und den Tentakeln stark ausgebildet.

14. Das Nervengewebe ist bei *Polypodium* in Gestalt eines Plexus entwickelt, welcher der Stützlamelle von der Entodermseite aufliegt und aus (bi- und tripolaren) Ganglienzellen und dem sie verbindenden Nervenfasernetze besteht, an dem man oft variköse Auftreibungen von verschiedener Größe bemerken kann. Der Plexus ist mit der Muskulatur verbunden, indem die Nervenfibrillen im Zusammenhang mit den Muskelfasern stehen; hierdurch wird die feste Verbindung des Nervengewebes mit der Stützlamelle erklärt. Außer der Muskulatur stehen keinerlei andere histologische Elemente mit dem Nervensystem in Verbindung. Äußere Reize werden durch die Epithel- und Nesselzellen aufgenommen, durch welche sie dem tiefer liegenden Gewebe übermittelt werden. Die Fähigkeit der Reizübertragung besitzen wahrscheinlich alle Ectodermzellen in gleichem Maße, aber die Reizempfindlichkeit ist bei ihnen bei weitem nicht die gleiche. Diese Reizbarkeit ist wahrscheinlich nur bei den mit

einem Perceptionsorgan (Cnidocil) versehenen Nesselzellen mit kleinen Kapseln sehr stark, woher diese Zellen bei *Polypodium* funktionell die Sinneszellen ersetzen. Da die Stützlamelle sehr dünn ist, so gebe ich zu, daß die Stiele der Epithel- und Nesselzellen in unmittelbarer Verbindung mit den an der entgegengesetzten Seite befestigten Muskelfasern treten, wodurch äußere Reize der Muskulatur direkt übermittelt werden. Da aber die letztere in Verbindung mit dem Nervenplexus steht, so können lokale Reize durch die Muskulatur dem Nervensystem mitgeteilt werden und durch das letztere über den ganzen Körper sich ausdehnen, d. h. zu Allgemeinreizen werden. — Infolge der besondern Lage des Nervengewebes, ähnlich derjenigen der Muskulatur, steht *Polypodium* den übrigen Hydroiden schroff gegenüber. Hier behält jene Erklärung, die ich hinsichtlich der Muskulatur gab, ihre Geltung: das Nervensystem von *Polypodium* erscheint als Derivat des Entoderms, und das ist eine Folge davon, daß während der Entwicklung des Nervengewebes das Ectoderm eine innere Lage einnahm.

15. Das Entoderm der nicht ausgestülpten Form bildet die Außenschicht, die den ganzen Organismus umkleidet. Bei den freilebenden Stadien kleidet es dagegen den innern Gastrovascularraum aus. Im Mundkegel und in den Tentakeln wird das Entoderm vom Ectoderm durch die Stützlamelle nebst der Muskulatur und vom Nervenplexus durch eine dicke Mesoglöschicht getrennt, in welche es dünne Fasern hineinsendet, die mit Ausläufern der kleinen Mesoglöazellen anastomosieren. An den übrigen Stellen schließt sich aber das Entoderm an die Stützlamelle dicht an. Am Rande der Mundöffnung geht es unmittelbar in das Ectoderm über. Das Entoderm besteht aus zweierlei Art Zellen: gewöhnlichen verdauenden Zellen und Drüsenzellen, wobei die letztern ihrerseits in 2 Kategorien zerfallen: Zellen mit granulösem Inhalt und Zellen mit vacuolisierten Auswüchsen, die den Epithelzellen des Ectoderms sehr ähnlich sind. Im nichtausgestülpten Stolo besitzt keine einzige Entodermzelle eine Geißel, während bei den freilebenden Formen alle Zellen dieser Schicht mit Geißeln, jede mit einer, versehen sind. In den Tentakeln verlieren die Entodermzellen ihre regelmäßigen Konturen und legen sich zu einem festen Strang zusammen, welcher bis ans Ende des Tentakels geht; dieser Strang funktioniert einerseits wohl als elastisches Gewebe, indem er den Tentakel bei Erschlaffung der

Muskelfasern ausreckt, dient aber andererseits im Verein mit der Mesoglöa auch als Stütze.

16. Die morphologische Untersuchung von *Polypodium* führt uns zu folgenden Schlüssen. Der Stolo mit seinen Knospen kann nicht als Individuum aufgefaßt werden, sondern stellt eine Kolonie und zwar eine solche von 12Tentakelindividuen vor, deren Sondernung nicht bis zu Ende vorgeschritten ist. Die bezüglichen Knospen, wahrscheinlich entstanden durch Teilung, sind hier infolge äußerer Umstände mit denjenigen Teilen ihres Körpers in Zusammenhang geblieben, aus denen nachher die Mundkegel hervorgehen, und die Gesamtheit dieser letztern also bildet eben den Stolo. Mit der Befreiung der Kolonie aus dem Rogenkorne fällt die Ursache fort, welche die endgültige Isolierung der Knospen verhindert, und die Einzelindividuen trennen sich allmählich voneinander. Das Endresultat dieses Vorganges sind Formen mit 12 Tentakeln. Die Form mit 24 Tentakeln ist eine Zwischenstufe sowohl beim Übergange vom Stolo zur 12tentakeligen Grundform, als auch bei der Teilung einer 12Tentakelform in zwei solche während der 1. Periode des freien Lebens von *Polypodium*, solange dieses noch reichlichen Vorrat an Nahrungsmaterial enthält. Dagegen sind die Individuen mit 6 Tentakeln nicht normale, sondern degenerative Formen, welche bei ungenügender Ernährung entstehen. Zwischen der parasitischen Lebensperiode und der Periode des freien Lebens von *Polypodium hydriforme* läßt sich eine Parallele ziehen (s. Text), von welcher die 6Tentakelform ausgeschlossen ist, indem sie nur zur Zeit des Freilebens auftritt, und das bildet einen weitem Beweis für ihren anomalen Charakter.

### Nachtrag.

Während sich meine Arbeit im Druck befand, erschien im Zool. Anz., Vol. 36, No. 24 eine Mitteilung von A. DERSCHAWIN über von ihm im Delta der Wolga gefundene, freilebende Polypodien, die er mir nachträglich für meine Untersuchungen freundlichst überlassen hat. Dieser Befund bestätigt meine Erklärung, welche ich auf p. 332, 408 und 409 der vorliegenden Arbeit für die morphologische Bedeutung der freilebenden Formen gegeben habe. DERSCHAWIN fand die freilebenden Individuen im August und September, also 3—4 Monate nach ihrer Befreiung aus dem Rogen. Obgleich dieselben demnach den ganzen Sommer in der Wolga frei gelebt haben müssen, fehlen unter den im August gefangenen Exemplaren die 6tentakeligen Formen vollkommen, indem dies nur 12- und 24tentakelige waren. Umgekehrt stellen die Septemberindividuen ausschließlich degenerierende Formen vor, bei denen die Tentakel und zum Teil auch die Mundkegel fast ganz verschwunden sind. Von meinem Standpunkte aus ist das auch durchaus begreiflich. Im Sommer befinden sich nämlich die freilebenden Polypodien in günstigen Ernährungsverhältnissen, und daher tritt unter ihnen weder die 6tentakelige noch irgendeine andere anomale Form auf. Solche erscheinen dagegen erst im Spätherbst, wo die Polypodien schon erheblich unter dem Mangel an genügender Nahrung zu leiden haben. Somit bestätigt sich meine Deutung der 6tentakeligen als anomale Formen vollkommen, und in diesem Sinne hat sich auch DERSCHAWIN darüber ausgesprochen.

Über die von Herrn DERSCHAWIN erhaltenen Polypodien behalte ich mir vor in einer spätern Mitteilung genaueres zu berichten.

## Literaturverzeichnis.

1881. CHUN, Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten, in: Zool. Anz., Jg. 4.
- 1889—1892. —, Cölenterata (Hohltiere), in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreich.
1879. CIAMICIAN, Ueber den Bau von *Tubularia mesembryanthemum*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 32.
1901. DELAGE, Traité de zoologie concrète, Vol. 2, Les Coelentérés, Paris.
1895. GRENACHER, Ueber die Nesselkapseln von *Hydra*, in: Zool. Anz., Jg. 18.
1873. GRIMM, Materialien zur Kenntnis der Niederen Tiere. Die OWSJANNIKOW'sche parasitische Larve, in: Arb. St. Petersburg. Naturforscherges., Vol. 4 (russisch).
1882. HAMANN, Der Organismus der Hydroidpolypen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 15.
1891. HARDY, Histology and development of *Myriothela phrygia*, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 32.
1879. HERTWIG, O. u. R., Die Aktinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 13.
1882. JICKELI, Der Bau der Hydroidpolypen. I., in: Morphol. Jahrb., Vol. 8.
- 1882a. —, Dasselbe. II., *ibid.*
1896. IWANZOW, Ueber den Bau, die Wirkungsweise und Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten, in: Bull. Soc. Natural. Moscou, Vol. 10. Vorl. Mitteil. in: Anat. Anz., Vol. 11.
1882. v. LENDENFELD, Ueber Cölenteraten der Südsee. I. Mitteil. *Cyanea annaskala* n. sp., in: Z. wiss. Zool., Vol. 37.
1883. —, Dasselbe. III. Mitteil., *ibid.*, Vol. 38.

- 1883a. v. LENDENFELD, Dasselbe. IV. Mitteil., *ibid.*
1897. —, Die Nesselzellen der Cnidaria, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 17.
1909. LIPIN, Über den Bau des Süßwasser-Coelenteraten Polypodium hydriforme Uss. Vorläufige Mitteilung, in: *Zool. Anz.*, Vol. 34.
1894. MURBACH, L., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden, in: *Arch. Naturg.*, Jg. 60, Bd. 1, Heft 3.
1895. —, Observations on the development and migration of the urticating organs of Sea-Nettles, Cnidaria, in: *Proc. U. S. nation. Mus.*, Vol. 18.
1899. —, Hydroids from Wood's Holl, Mass., in: *Quart. J. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 42.
1887. NUSSBAUM, Ueber die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mitteil., in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 29.
1873. OWSJANNIKOW, Ueber einen neuen Parasiten, gefunden im Innern von Sterleteiern, in: *Arb. 3. Congr. russisch. Naturf. Kiew*, 1871.
1890. SCHNEIDER, K. C., Histologie von *Hydra fusca* u. s. w., in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 35.
1891. —, Einige histologische Befunde an Coelenteraten, in: *Zool. Anz.*, Jg. 14.
1892. —, Dasselbe, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 27.
1894. —, Mitteil. über Siphonophoren. I. Nesselzellen, in: *Zool. Anz.*, Jg. 17.
1899. —, Dasselbe. IV. Nesselknöpfe, in: *Arb. zool. Inst. Wien*, Vol. 11.
1900. —, Dasselbe. V. Nesselzellen, *ibid.*, Vol. 12.
1887. USSOW, Eine neue Form von Süßwasser-Cöelenteraten, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 12.
1882. —, WEISMANN, Ueber eigentümliche Organe bei *Eudendrium racemosum*, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, Vol. 3.
-

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 11.

Fig. 1. Knospe mit 12 Tentakeln. Die Hälfte der Knospe ist dargestellt. Flächenschnitt durch die Achse des Stolos gehend. *stt* Stütztentakel. *tt* Tasttentakel. *ec* Ectoderm. *en* Entoderm.

Fig. 2. Knospe mit 24 Tentakeln. 3 Schnitte: *A* durch dieselbe Fläche wie Fig. 1. *B* durch die Ebene *ef* (siehe *A* u. *C*). *C* durch die Ebene *ab* (siehe *A* u. *B*). Bezeichnungen wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Beginn der Ausstülpung der Knospen. *e* Einstülpungen.

Fig. 4—15. Aufeinanderfolgende Ausstülpungsphasen.

Fig. 16. Schema einer ausgestülpten Knospe.

Fig. 17. Ein anomaler Fall: die Spitze der Knospe ist durchgerissen und die Tentakel sind nach außen getreten. *a* Ansicht von vorn. *b* Ansicht fast von der Seite.

## Tafel 12.

Fig. 18. Schema einer freien Form mit 12 Tentakeln.

Fig. 19. Schema der Verwandlung einer 12Tentakelform in 1 mit 24 Tentakeln.

Fig. 20. Schema der Verwandlung einer 12Tentakelform in 2 mit 12 Tentakeln.

Fig. 21. Schema der Verwandlung einer 12Tentakelform in 2 mit 6 Tentakeln.

Fig. 22. Schema eines Stolos mit ununterbrochener Mundspalte (*m*).

Fig. 23. Schema eines Stolos mit einzelnen Mundspalten (*m*) an verschiedenen Stellen des Stolo. Die quergehenden punktierten Linien bezeichnen die Stellen der Teilung des Stolos.

Fig. 24. *A* Schema eines Querschnittes des Stadiums mit innern Tentakeln; der Schnitt ist so geführt wie in Fig. 2, *C*; das Ectoderm ist schraffiert. *st* Stolo. *stt* Stütztentakel. *tt* Tasttentakel. *B* ein Stück-

chen von *a* bei starker Vergrößerung. *ec* Ectoderm. *en* Entoderm. *mbz* muskelbildende Zellen. *C* Querschnitt des rechten Stützentakels aus *A*, bei starker Vergrößerung. *en* Entodermstrang. *m* Mesogläa. *stl* Stützlammelle. *mn* Kerne der Muskelzellen. *mf* Muskelfasern. *nk* große Nesselkapseln. *D* Beginn der Differenzierung der Muskelbildungszellen *mbz* in Muskelfasern. *ec* Ectoderm. *en* Entoderm. *E* Querschnitt des Stolo aus *A* bei starker Vergrößerung. *drz* Drüsenzellen des Entoderms.

Fig. 25. Längsschnitt des Stützentakels der unausgestülpten Form. *ec* Ectoderm. *en* Entoderm. *mbz* muskelbildende Zellen. *mz* Muskelzellen mit Fasern. *stl* Stützlammelle. *nkbz* Nematoblasten mit grossen Kapseln. *estr* Entodermstrang.

Fig. 26. Epithelzelle des Ectoderms (konserviert).

### Tafel 13.

Fig. 27. Flächenansicht des Ectoderms eines Tasttentakels. In den Winkeln zwischen den Epithelzellen mit polygonalen Umrissen liegen Nesselzellen — fertige (*a*) und sich entwickelnde (*b*). *mf* Muskelfasern. *g* Ganglienzellen des Nervenplexus.

Fig. 28. Epithelzelle des Ectoderms mit ausgestrecktem Stiel. Nach einem lebenden Objekt.

Fig. 29. Epithelzelle des Ectoderms mit eingezogenem Stiel. Nach einem lebenden Objekt.

Fig. 30. Epithelzelle des Ectoderms mit eingezogenem Stiel und einigen Vacuolen. Nach einem lebenden Objekt.

Fig. 31. Nesselzelle mit großer Kapsel, in eine Vacuole eingeschlossen.

Fig. 32. Große Nesselkapsel, in der eine runzlige, von der äußeren abgetrennte innere Hülle zu sehen ist.

Fig. 33. Windungen des Fadens in einer großen Kapsel.

Fig. 34. Entladene große und kleine Kapseln.

Fig. 35. Eine nicht vollständig entladene Kapsel, in der sich das Ende des Nesselfadens befindet.

Fig. 36. Distales Fadenende einer nicht ganz entladenen Kapsel, außerhalb der letztern.

Fig. 37. Nesselzelle mit kleiner Kapsel, in eine Vacuole eingeschlossen, mit Cnidocil.

Fig. 38. Nesselzelle mit eingezogenem Stiel.

Fig. 39. Vacuole mit mehreren, in ihr eingeschlossenen grossen Kapseln.

Fig. 40. Vacuole mit mehreren, in ihr eingeschlossenen kleinen Kapseln.

Fig. 41. Nesselzelle mit mehreren Vacuolen; in einigen von ihnen befinden sich Kapseln.

Fig. 42. Wanderung der großen Nesselkapseln in den Tentakeln.

Der Pfeil gibt die Richtung der Tentakelachse an und somit die allgemeine Bewegungsrichtung der Kapseln. In der 1. u. 2. Phase (14 u. 17 Min.) ist ein Teil der Anhäufung großer Kapseln am Ende des Tentakels dargestellt; in den übrigen Phasen sind diese Kapseln nicht abgebildet.

Fig. 43. Wanderung einer Nesselzelle mit großer Kapsel hinsichtlich der Konturen der Epithelzellen und hinsichtlich einer unbeweglichen kleinen Kapsel. Aus einem Stützentakel.

Fig. 44. Einschnürung am Stützentakel, die ein mechanisches Hindernis für die Bewegung der Nesselzellen bildet.

Fig. 45. Wanderung einer Nesselzelle mit kleiner Kapsel hinsichtlich der Konturen der Epithelzellen und der unbeweglichen kleinen Kapseln. Aus dem Mundkegel.

#### Tafel 14.

Fig. 46. Teilung kapselbildender Interstitialzellen. *a, b, c, d, e, f, g, h, i, k, l, m, n, p, r, s* Entwicklungsstadien einer Nesselzelle mit großer Kapsel.

Fig. 47. Entladene, große Kapsel, mit Methylenblau gefärbt; im Innern der Kapsel und des Fadens gefärbte (dunkle) Secretpartien.

Fig. 48. Stützlamelle, an der eine feine Strichelung senkrecht zu den Muskelfasern bemerkbar ist.

Fig. 49. Reste abgelösten Ectoderms an der Stützlamelle.

Fig. 50. Entodermstrang des Tentakels und Zellen der Mesoglöa mit Auswüchsen.

Fig. 51. Runde Zellen aus der Mesoglöa des Mundkegels.

Fig. 52. Teil des Mundkegels. *ec* Ectoderm. *en* Entoderm. *m* Mesoglöa, in der bei der Kontraktion des Mundkegels runde und ovale Zellen *rx* sich bewegen, passiv fortgerissen durch die Strömungen der flüssigen Mesoglöa.

Fig. 53. Einkernige Muskelfaser.

Fig. 54. Einfache dreikernige Muskelfaser.

Fig. 55. Verzweigte vielkernige Muskelfaser.

Fig. 56, 57, 58. Aufeinanderfolgende Stadien der Muskelfaserentwicklung.

Fig. 59. Verwandlung einer einkernigen Muskelfaser in eine zweikernige.

Fig. 60. Anordnung der Muskulatur im ausgestülpten Stolo mit Knospen.

Fig. 61. *a, b, c, d, e, f, g, h, i* aufeinanderfolgende Stadien der Stolo- teilung, welche zeigen, wie aus Längsmuskelfasern des Stolos Längsmuskelfasern des Mundkegels entstehen.

## Tafel 15.

Fig. 62, 63, 64. Tri- und bipolare Nervenzellen.

Fig. 65. Teil des Nervenplexus. *a* zweikernige Nervenzelle.

Fig. 66. Nervenzellen und Fasern.

Fig. 67. Verbindung der Nervenfaser mit einer Muskelfaser. *gz* Ganglienzelle. *mf* Muskelfaser.

Fig. 68. Längsschnitt durch eine Form mit 24 Tentakeln, parallel zur Mundspalte. *stl* Stützlamelle mit Muskelfasern. *m* Mesoglöa. *ea* Entodermauswüchse. *ef* Entodermfalte.

Fig. 69. Längsschnitt durch eine Form mit 12 Tentakeln, senkrecht zur Mundspalte; Bezeichnungen dieselben wie in Abb. 68.

Fig. 70. Längsschnitt durch eine Form mit 6 Tentakeln parallel zur Mundspalte. *ec* Ectoderm. *en* Entoderm. *o* Mund. *t* Tentakel. *m* Mesoglöa. *ea* u. *ef* wie auf Abb. 68.

Fig. 71. Drei aufeinanderfolgende Schnitte durch eine 6Tentakelform, senkrecht zur Mundspalte. *gvh* Gastrovascularhöhle; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 68.

Fig. 72. Schnitt durch eine ausgestülpte Knospe. Das Entoderm ist noch voll von unverdaulichem Dotter. *ec* Ectoderm. *ex* Entodermzellen. *nex* ihre Kerne. *mbz* Myoblasten. *eivk* Dotterkörnchen.

Fig. 73. Schnitt durch eine freilebende Form. Im Entoderm sind neben noch nicht ganz verdaulichem Dotter auch Produkte der Ausscheidung sichtbar. *en* Entoderm. *ep* Ausscheidungsprodukte. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 72.

Fig. 74. Schnitt durch die freilebende Form. Das Entoderm ist mit Fettablagerungen in Gestalt von Tropfen, die sich durch Osmium intensiv schwarz gefärbt haben, angefüllt. *ec* Ectoderm. *en* Entoderm. *drz* Drüsenzellen des Entoderms. *fk* Fettkügelchen. *ep* Ausscheidungsprodukte.

Fig. 75, 76. Entodermzellen des Körpers bei der Form mit inneren Tentakeln.

Fig. 77, 78, 79. Entodermzellen des Körpers bei der Form mit äußeren Tentakeln.

Fig. 80. Entodermzelle aus dem Mundkegel einer Form mit 12 Tentakeln.

Fig. 81. Kontrahierte Entodermzelle.

Fig. 82. Ausgestreckte Entodermzellen.

Fig. 83. Schnitt durch eine freilebende Form. Entoderm des Mundkegels. *ec* Ectoderm. *m* Mesoglöa. *nex* Kerne der Entodermzellen. *drz* Drüsenzellen.

Fig. 84. Drüsenzelle aus dem Entoderm des Mundkegels der freilebenden Form.

Fig. 85. Flächenansicht des Entoderms.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Beitrag zur Kenntniss der Haut des Nackthundes.

Von

Dr. F. G. Kohn.

Mit Tafel 16.

DE MEIJERE, soviel ich weiß, der einzige Autor, der sich mit der Histologie des Nackthundes befaßt hat, beschreibt in seiner schönen Arbeit über Haaranordnung<sup>1)</sup> anscheinend nur erwachsene Nackthunde und konnte daher über die Entwicklung ihrer sonderbaren Kahlheit nichts aussagen. Da meine vom Neugeborenen stammenden Schnitte gerade in dieser Richtung Aufschlüsse zu geben scheinen, will ich, obwohl meine Beobachtungen nur an einem einzigen Individuum gewonnen sind, eine Mitteilung darüber um so weniger unterdrücken, als ich nicht hoffen kann, das seltne Material so bald wiederzuerlangen.

Die Abstammung der von mir untersuchten Haut von einem Kreuzungsprodukt macht einige Bemerkungen über die Vererbungsverhältnisse beim gegebenen Falle und beim Nackthund im allgemeinen notwendig. Eine Hündin, jener Form des Nackthundes zugehörig, die BYLANDT<sup>2)</sup> auf unten zitiertes Seite abbildet, also ein bis auf spärliche, weiße Behaarung auf der Stirn und noch spärlichere am Schweif nacktes Tier, auf dessen schwarzbräunlicher Haut sich

1) DE MEIJERE, Über die Haare der Säugetiere, insbesondere über ihre Anordnung, in: Morphol. Jahrb., Vol. 21, 1894.

2) BYLANDT, Hunderassen, Vol. 2, p. 775.

stellenweise scharf umgrenzte dunklere Stellen abhoben, mit pigmentlosen Vorderbeinen brachte nach einer unkontrollierten Paarung, wahrscheinlich mit einem Foxterrier, vier Junge zur Welt. Von diesen zeigten zwei vollständige, reiche Behaarung von weißer Grundfarbe mit gelben Flecken, also väterliche Merkmale, die beiden andern die völlige Nacktheit der Mutter mit Andeutung von Haaren in der Umgebung von Nase und Lippen einerseits und an der Schweifspitze andererseits. Die Färbung der nackten Welpen war ein dunkles Schieferschwarz, das bei der von mir genauer untersuchten Totgeburt an den Vorderbeinen, den Zehen der Hinterbeine, in der Umgebung der Nasenlöcher und an der Kehle durch pigmentlose Flecke unterbrochen war. Auffällig war die reiche Furchenbildung in der Haut. Da die Mutter infolge einer Operation nicht säugen konnte, wurde auch von den beiden lebendgeborenen Jungen keines aufgebracht, so daß deren späteres Exterieur unbekannt bleibt. Beobachtungen wie die eben geschilderte haben jedenfalls HELLER<sup>1)</sup> zu der leider weder durch genauere Angaben noch durch einen Literaturhinweis gedeckten These geführt, die Kahlheit der nackten Hunde sei eine Rasseneigentümlichkeit, die als Dominante im MENDEL'schen Sinne vererbt werde. Ein von mir gesehener Kreuzungshund zeigte deutlich, daß nicht alle Rassenmerkmale sich rein sondern. Dem Haarmangel nach ein Nackthund, besaß das Tier eine etwas ins Rötliche spielende Hautfarbe und die Formen, Körperlänge, Beine, Rute eines Dachshundes. Der Kopf erinnerte ebenso an den Nackthund wie an den Dachshund. Der von SCHINDELKA<sup>2)</sup> abgebildete Nackthundbastard zeigt Nacktheit und reiche Behaarung auf einem Individuum vereint. Nackte und behaarte Partien sind scharf gegeneinander abgegrenzt. Nacktheit und Behaarung scheinen demnach Merkmale zu sein, die sich bei einer Kreuzung nicht zu dem Übergangsgrad: Schwache Behaarung vereinigen, sondern in extremer Ausbildung nebeneinander vererben. Daraus ergibt sich, daß auch nicht reinrassiges Material unbedenklich für das Studium der Nackthundhaut verwendet werden darf.

Vergleichende Messungen an Hautquerschnitten vom Seitenbauch, einerseits vom Nackthund, andererseits von einem glatthaarigen Hunde, hatten folgendes Ergebnis:

1) HELLER, Vergleichende Pathologie der Haut, Berlin 1910.

2) SCHINDELKA, Hautkrankheiten, in: Handb. d. Tierärztl. Chirurgie u. Geburtshilfe, Vol. 6, Wien, Leipzig 1903.

	Nackthund	Behaarter Hund
Stratum corneum	16—80 $\mu$	24 $\mu$
Stratum germinativum	48—80	49
Corium	275—485	1800
Subcutis	32—178	146

Der Hauptunterschied beider Zahlenreihen liegt in der beim Nackthund auffallend geringen Dicke des Coriums, welche durch das Fehlen eines ausgebildeten Stratum pilosum Stoss <sup>1)</sup> erklärt werden kann. Ein ähnliches Gleichgewichtsverhältnis der Schichten findet man bei der haararmen menschlichen Haut, gleichfalls zurückzuführen auf den Mangel der voluminösen Masse der Haarbälge im Corium. Weniger glücklich der bei Beschreibern der Rassekennzeichen <sup>2)</sup> nicht unbeliebte Vergleich mit der Elefantenhaut, da bei dieser die auch relativ immense Hornschicht die Proportion wesentlich verändert. Des Vergleiches wegen sei auch an die überaus geringe Dicke des Coriums an einer habituell unbehaarten Hautstelle des Hundes erinnert. Es ist dies der Sohlenballen, wo allerdings das Corium von einer mächtigen Subcutis unterpolstert ist.

Zur Kennzeichnung der einzelnen Hautschichten diene folgende Beschreibung, bei der ich diese in der Reihenfolge von innen nach außen bespreche.

Die sehr fettarme Subcutis scheint nicht gerade reich mit Gefäßen versorgt. An manchen Stellen, wie an der in Fig. 1 (*Sc*) dargestellten, ist sie kaum lockerer gebaut als die Pars reticularis und läßt sich von ihr dann nur durch den der Oberfläche parallelen Faserverlauf unterscheiden.

Das Corium wird zu  $\frac{3}{4}$ — $\frac{4}{5}$  von den sehr gleichartigen Zügen der Pars reticularis eingenommen (s. Fig. 1 *p. r*). Der obere Teil erinnert mit seiner welligen Abgrenzung auf Querschnitten etwas an eine Pars papillaris. Dieses Bild kommt aber nicht durch Papillenbildung des Coriums, sondern durch Einsenkungen von der Epidermis her, die rudimentären Haarbälge, zustande; die fragliche Schicht wird demnach als Stratum pilosum (Fig. 1 *s. p*) zu deuten sein. Kleinere kraterförmige Erhebungen des Coriums rings um die Haarbälge wurden an Flächenschnitten (Fig. 5 *E*) festgestellt. Die

1) STOSS, Die äußere Bedeckung (Integumentum commune) mit Einschluß des Epithelgewebes, in: ELLENBERGER, Handbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere, Vol. 1, Berlin 1906.

2) BYLANDT, l. c.

Mächtigkeit dieser Schicht wurde an Stellen mittlerer Ausbildung mit 80—180  $\mu$  bestimmt. Pigmentzellen verschiedener Größe, teils rundlich, teils mit pseudopodienähnlichen Fortsätzen versehen, finden sich vereinzelt im ganzen Corium, stets zwischen den Maschen des Bindegewebes und besonders dort, wo kleinere Gefäße eine Verbindungsstraße mit der Subcutis andeuten, sowie in unmittelbarer Nachbarschaft der Epidermis. Korrespondierend den größeren Pigmentmassen in dieser, trifft man sie stellenweise jenseits der Epithelgrenze so gehäuft, daß die Grenze von Epidermis und Corium kaum festzustellen ist. Das Coriumpigment scheint vorzugsweise Wanderzellen anzugehören, welche der Epidermis etwas von ihrem Pigmentübermaß entführen.

Das Stratum germinativum (*R. M.*, Fig. 1 u. 5) zeigt an den relativ seltenen Stellen, wo es nicht durch Einstülpungen unterbrochen wird, keinerlei Besonderheiten. Eine dichte basale Kernlage, das Stratum cylindricum, und eine Abnahme der Kerne an Zahl und Chromatinreichtum nach außen ist leicht erkennbar. Wenn auch die Zellen des Stratum cylindricum stellenweise reichlich mit staubförmigen Melaninkörnern versehen sind, so sieht man doch eigentliche Pigmentzellen selten, und von einer übermäßigen Pigmentierung dieser Schicht kann keineswegs gesprochen werden.

Das aus 2—3 Zellenlagen bestehende, 3—14  $\mu$  dicke Stratum granulosum ist so deutlich abgesetzt wie sonst nur am Nasenspiegel und Sohlenballen und enthält reichlich Keratohyalinkörper (*Str. gr.*, Fig. 3 u. 4).

Das Stratum corneum (*Str. co.*, Fig. 1—5) erscheint in seinem Bau recht einheitlich. Wenigstens scheint mir kein genügender Grund vorhanden, auf meinen Schnitten zwischen einem Stratum corneum s. str. und einem Stratum lucidum zu unterscheiden, obgleich an Osmiumpräparaten der basale Teil des Stratum corneum ungeschwärzt bleibt und auch sonst oft etwas weniger Farbstoff speichert. Dagegen kann die karge Abblätterung der obersten Schicht als Stratum mortificatum (*Str. m.*, Fig. 1, 3, 4) angesprochen werden. Was die Hornschicht vor der an behaarter Haut auszeichnet, ist die Bildung starrer, anscheinend ziemlich spröder Lamellen, deren Querschnitte sich am Präparate weit verfolgen lassen. Dieselben erscheinen als stark lichtbrechende Streifen, welche durch den Rest des Kerns und andere Einschlüsse nicht selten bis in die obersten Schichten gekörnelt erscheinen. Ich konnte meist ca. 10, mitunter aber über 20 solcher Lamellen über-

einander nachweisen. Diese bescheidene Panzerbildung wird physiologisch wohl eine Art Kompensation für das Haarkleid darstellen, da wir ja an haarloser, daher mechanischen Insulten stärker preisgegebener Haut — Nasenspiegel, Sohlenballen, in geringem Maße an der menschlichen Haut, in auffallendem Grade beim Elefanten — fast regelmäßig eine Verstärkung der Hornschicht finden. Gegen die Annahme, daß wir eine rein sekundäre Schutz Einrichtung vor uns hätten, spricht die hohe Ausbildung schon bei der Geburt. Zudem scheint eine derartige kongenitale Hyperkeratose, die noch dazu über den Haaranlagen ihren höchsten Grad erreicht, imstande zu sein, Ausbildung und Ausbruch der Haare schädlich zu beeinflussen. Das histologische Bild spricht eher für die letztere Annahme. Hyperkeratose und Alopecie dürften also zugleich aufgetreten sein, wenn nicht die erstere sogar als primäre Abänderung betrachtet werden muß.

Ihr charakteristisches Gepräge erhält die Haut des Nackthundes erst durch die Haaranlagen. Haare verschaffte ich mir erst später von einem als „Afrikanischer Nackthund“ signierten Stopfexemplar. Die Tasthaare zeigten einen Durchmesser von 80—90  $\mu$ , sonstige Kopfhare 20  $\mu$ , Schweifhaare 40  $\mu$ . Ein behaarter Hund verwandter Rasse, nämlich ein Windhund, hatte Spürhaare von 48  $\mu$ , Körperhaare von 16—35  $\mu$  Durchmesser, also weniger borstenartige Spürhaare. Histologische Besonderheiten scheinen dem ausgebildeten Haar zu fehlen. Über den Haarbalg kann ich nichts aussagen, da meine Schnitte keine sichtbar behaarte Stelle trafen. Dagegen konnte ich in meinen Serien dreimal Gebilde auffinden, deren Zugehörigkeit zu den Haaren zweifellos feststeht, wenn auch sehr beträchtliche Abweichungen vom gesunden Haar nachzuweisen sind. Die Darstellung eines solchen Gebildes, bei der von der Wiedergabe histologischer Details abgesehen wurde, um den Aufbau klarer hervortreten zu lassen, gibt Fig. 2. Man sieht eine ca. 420  $\mu$  tiefe, grubenförmige Einsenkung der Epidermis, an der Keimschicht, Körnerschicht und Hornschicht beteiligt sind, im Corium umschlossen von einer dichter gefügten, bindegewebigen Scheide, welche aus längs der Basalmembran orientierten Elementen besteht. Am Boden der Grube findet sich an der dem Corium zugewendeten Seite eine Delle im Epithel, in die sich eine dichte Masse stark gefärbter Coriumkerne hineindrängt. Über dieser Delle ragt ein aus Pigmentzellen zusammengesetzter, bis zur Hautoberfläche reichender, annähernd konischer Körper mit erweiterter Basis auf, der unten 275  $\mu$ , am Beginn der schlankern

Partie immer noch  $145 \mu$  Durchmesser hat. Die basale Erweiterung geht ohne scharfe Grenze in das hier stark pigmentierte Stratum germinativum über. Versucht man dieses Gebilde als Haarbalg anzusehen, so wird man alle hauptsächlichen Teile einer Haaranlage leicht wiederfinden. Die bindegewebige Hülle ist der äußern Faserlage des Haarbalges (*Hb*) gleichzusetzen; ihre basale Kernanhäufung entspricht, wie ein Vergleich mit den von KRAUSE<sup>1)</sup> nach WIEDERSHEIM und SOKOLOWSKY reproduzierten Bildern lehrt, einer jugendlichen Haarpapille (*Hp*). Das Stratum germinativum ist eine typische Stachelschicht des Haarbalges (*St. B*), das Stratum granulosum eine HENLE'sche Schicht (*HS*). In der außerhalb dieser gelegenen verhornten Masse (*Str. co*) eine HUXLEY'sche Schicht und eine Haarcuticula voneinander abzugrenzen, gelingt nicht, da sich die Lamellen des Stratum corneum ohne weitere Differenzierung in den Balg hinein fortsetzen. Für den im Balg aufrechtstehenden Pigmentzapfen den Ausdruck Haar zu gebrauchen, erscheint deshalb etwas gewagt, weil eine Verhornung ausgeblieben ist. Immerhin kann die breite Basis einer Haarzwiebel (*Hz*), der Kegel dem Haarschaft (*Hs*) verglichen werden. In Fig. 3, die eine nicht völlig zentral getroffene Haaranlage darstellt, finden wir die gleichen Elemente, jedoch in einer auf den ersten Blick weniger haarähnlichen Anordnung. An Stelle des Pigmentzapfens erblicken wir nämlich einen ovoiden Pigmentklumpen (*H*) von  $145 \mu$  Breite, welcher am Boden einer von der HENLE'schen Schicht seitlich und oben völlig abgeschlossenen Höhle liegt. Dieser besitzt die Gestalt eines nach oben zugespitzten Hohlkegels, dessen oberer Teil dem Stratum corneum angehörige Elemente einschließt. In der Figur erscheint der Hohlkegelanschnitt annähernd dreieckig und ist im obern Teil von flach getroffenen Zellen der HENLE'schen Schicht, und nur unten von den erwähnten Bestandteilen der Hornschicht, die sich durch geringere Färbbarkeit auszeichnen, erfüllt. Das beschriebene Bild gleicht dem in jenem frühen Stadium der Haarentwicklung, in dem der primitive Haarkegel noch nicht mit der Außenwelt in Verbindung getreten ist. Der Balg hat in diesem Stadium die Gestalt eines Zapfens, dabei aber eine ansehnliche Größe,  $485 \mu$  Länge und  $260 \mu$  Querdurchmesser. Die Stachelschicht

1) KRAUSE, Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane, in: O. HERTWIG, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Jena 1906.

besitzt an einer Stelle eine Mächtigkeit von  $80 \mu$ . Zur Erklärung des gegebenen Bildes sei hinzugefügt, daß die Haarpapille infolge der peripheren Schnittführung zweimal, einmal als der Stachelschicht anliegender Halbmond von Zellen, ein zweites Mal als Kerninsel in der Mitte des Pigmentkörpers angeschnitten wurde. Die Verfolgung der Serie lehrt die Zusammengehörigkeit beider Zellmassen. DE MEIJERE<sup>1)</sup> beschreibt derartige Bilder nicht; dagegen ist es wahrscheinlich, daß er den nächst weniger entwickelten Typus kennt, da er von den weiten Drüsenausführungsgängen spricht, „die in mehr oder weniger entwickelte Haarfollikel münden“. Ob seine „trichterförmigen“ Mündungen der tubulösen Drüsen mit von mir zu beschreibenden Bildungen zusammenhängen, muß ich offen lassen. Aus der großen Verschiedenheit der Drüsenausbildung scheint hervorzugehen, daß der Hautbefund beim Erwachsenen und Neugeborenen sehr differiert. Vielleicht unterliegen auch die Haaranlagen noch einer Reduktion. Epidermiseinstülpungen, die mit Hilfe der beschriebenen Bilder noch leicht als Haaranlagen gedeutet werden können, findet man ziemlich häufig. *a* in Fig. 1 und die Fig. 4 sind Muster von solchen. Die Dimensionen derselben sind wesentlich geringer als die der vollkommeneren Bildungen, indes immer noch ansehnlich. *a* der Fig. 1 ist  $243 \mu$  tief und  $356 \mu$  breit. Einen zusammenhängenden Pigmentkörper vermißt man in diesen Bildungen vollständig. Während Fig. 4 neben Faser- und Stachelschicht des Balges und einer HENLE'schen Schicht noch eine deutliche Papillenanlage besitzt, ist eine solche schon in 1a nicht mehr nachweisbar. Lockere Hornlamellen füllen in beiden Fällen die Einstülpung völlig aus. Von diesen Bildungen leiten zahlreiche Übergänge zu noch unscheinbareren, wie sie in Fig. 1b und c abgebildet sind. Neben Einstülpung der Keim- und Körnerschicht ist die Verdickung der Hornschicht, deren Lamellen dütenförmig ineinander stecken, also am Querschnitt spitzwinklig geknickt erscheinen, für diese in einem gemessenen Falle  $162 \mu$  breite und  $145 \mu$  tiefe Oberhauteinsenkung charakteristisch. Lokale Pigmentansammlung, die gewöhnliche Begleiterscheinung der Haaranlagen in meinen Präparaten, kann, wie Fig. 1c zeigt, auch fehlen. Als schwächste Andeutungen der beschriebenen Bildungen sehe ich linsenförmige Einlagerungen ins Stratum corneum (Fig. 1d) und schwache Verdickungen der Keimschicht bei ungestörtem Hornlamellenverlauf (Fig. 4 links) an. Da die

---

1) l. c.

schon makroskopisch sichtbare Furchenbildung der Nackthundhaut den Verdacht weckt, daß manche der beschriebenen Bilder einfach Querschnitte von solchen Furchen darstellen, wurden Flächenschnitte untersucht, die, wie ein Blick auf Fig. 5 lehrt, dieser Vermutung den Boden entziehen, da die Haaranlagen (*Ha*) auf denselben annähernd runde, nur durch geringe Distanzen voneinander getrennte Querschnitte ergeben. Die typische Anordnung der Haaranlagen, wie sie beim Hunde von DE MEIJERE<sup>1)</sup> erkannt, von SIEGEL<sup>2)</sup> ohne Hinzufügung wesentlich neuer Befunde genauer beschrieben ist, fand ich bei der Durchmusterung der Flächenschnitte ebensowenig, wie DE MEIJERE an den ausgebildeten Haaren des Nackthundes.

Es erübrigt noch, die Hauptunterschiede dieser Haaranlagen gegenüber der normalen Haarbildung ins Auge zu fassen. Bei einer solchen zieht das Stratum corneum ungestört über die junge Haaranlage hinweg. In unserm Falle dagegen bekleidet die massige Hornschicht, wenn eine eigentliche Haaranlage fehlt, die ganze Höhle des Balges, sonst wenigstens die Seitenwand. Dabei zeigt sie in den größern Anlagen insofern einen etwas abgeänderten histologischen Charakter, als die Hornzellen selbständiger bleiben und die Lamellen lockerer gefügt sind (s. Fig. 4). Der Dickendurchmesser der Zellen bleibt oft recht ansehnlich. In scharfem Gegensatz zu dieser übermäßigen Verhornung bleibt die eigentliche Haaranlage völlig unverhornt. Daraus resultiert eine Lockerung des Zellengefüges dieser Anlage, welche neben der Difformität eine so bedeutende Volumsvermehrung im Gefolge hat, daß die Anlagen der Rumpfhaare an der Zwiebel einen Durchmesser zeigen, der den der dicksten Tastborste noch um das Dreifache übertrifft. Die schon für den primitiven Haarkegel charakteristische Orientierung der Haarzellen ist nur an der Spitze der vollkommensten beobachteten Anlage zu beobachten. Im übrigen grenzen sich die Zellen so regellos ab, daß der Querschnitt an das Gefüge einer zyklischen Mauer erinnert. Dabei ist jede einzelne Zelle von ziemlich feinen Pigmentkörnern so dicht erfüllt, daß sie mit Ausnahme des freigelassenen Kerns ganz gleichmäßig braunschwarz erscheint.

In einer gewissen Beziehung zur Lockerung der Haaranlage

---

1) l. c.

2) SIEGEL, Anatomische Untersuchungen über die äußere Haut des Hundes, Dissert., Dresden 1907.

scheint die Pigmentverteilung im ganzen Haarbalg zu stehen. In Fig. 3, welche diese Verhältnisse am deutlichsten darstellt, ist die Basis der Stachelschicht des Balges durch schollige Pigmentzellen von bedeutender Größe, die sich manchmal reihenweise aneinander schließen und vor allem die Keimschicht ziemlich vollständig verdecken, erfüllt. Im obern (peripheren) Teile des Balgs nimmt nicht nur die Zahl der pigmentierten Zellen ab, sondern es zeigt sich auch, daß der Farbstoff die Zellen nicht völlig erfüllt. Er liegt vielmehr als unregelmäßig tropfenartiger Klumpen im Plasma oder gewinnt, wie es in der Keimschicht der Fall ist, innige Lagebeziehungen zum Kerne. Die unten zu besprechenden Hautdrüsen führen gleichfalls reichlich Farbstoff. Es wurde bereits erwähnt, welche enge Beziehungen das Coriumpigment zum Epidermispigment zu haben scheint. Auch die Hornschicht bleibt, wie Fig. 1a, b und d, sowie Fig. 4 beweisen, im Gebiet des Haarbalges nicht unpigmentiert. Die Pigmenteinlagerungen in die Hornzellen bevorzugen die Stellen, an denen früher die Kerne gelegen waren. Im ganzen zeigt sich, daß das sonst hauptsächlich im Haare konzentrierte Pigment sich diffus in der ganzen Balganlage verbreitet, ohne im Gebiete der Epidermis die Grenze der Anlagen weit zu überschreiten. Wie Fig. 1 erkennen läßt, ist die Haut nur lokal pigmentiert, und man würde nach dem mikroskopischen Bilde sich die Hautfarbe des Hundes kaum ganz so dunkel vorstellen, wie sie tatsächlich erscheint. Der eigentümlich matte Ton der Nackthundfärbung geht wohl darauf zurück, daß zwischen das Auge des Beschauers und das an sich lebhaft gefärbte Pigment die zahlreichen Lamellen der Hornschicht eingeschaltet sind. Dafür spricht, daß auch das schöne Pigment der Kellerassel, *Porcellio scaber*, das unter völlig hyalinen, aber mehrfach geschichteten Hüllen liegt, dem unbewaffneten Auge den gleichen matt schwarzgrauen Effekt macht.

Der Punkt, in dem meine Befunde von denen DE MEIJERE'S<sup>1)</sup> am meisten abweichen, ist zweifellos der Entwicklungsgrad der Hautdrüsen, die der genannte Autor außerordentlich groß und stark verästelt fand, während mir nur Bildungen vorliegen, die frühen Embryonalstadien von Drüsen entsprechen. Dies ist um so auffälliger, als der normale Neugeborene schon längst funktionsfähige Talg- und Schweißdrüsen besitzt. Ich sah erstens plumpe Aussackungen der Haarbälge, wahrscheinlich Anlagen von Talg-

---

1) l. c.

drüsen, obwohl niemals die für diese typische Plasmadegeneration bemerkt werden konnte (Fig. 3 u. 4. *Tg*), zweitens von der Hautoberfläche schief ins Corium sich einsenkende Zapfen, die nicht gerade häufig auftreten, drittens schlanke, im Gegensatz zu beiden erstgenannten pigmentlose Tubuli (Fig. 3 u. 4 *Kd*), wie die vorigen möglicherweise den Knäueldrüsen zuzurechnen. An den größten Haaranlagen (Fig. 3) entspricht der Ort der Drüsenanlage völlig dem am normalen Haar bekannten, an kleinern (Fig. 4) rückt die Drüsenanlage mehr gegen das Epithel zu und erlangt an den kleinsten (Fig. 1 *Dr*) sogar eine gewisse Selbständigkeit in enger Nachbarschaft des zugehörigen Haares.

Die Anwesenheit langgestreckter Kerne in einem Faserbündel, das, in Fig. 3 und 4 als *Ar* bezeichnet, in sehr spitzem Winkel zum Haarbalg verläuft, deutet darauf hin, daß auch das letzte Anhangsgebilde des Haares, der *Arrector pili*, nicht vollständig fehlt.

Einen physiologischen Vorgang, aus dem allein man Haaranlagen vermuten müßte, erwähnt KRICHLER<sup>1)</sup>, der anführt, daß die nackten Hunde in der Zeit, während welcher die andern Hunde ihr Haar wechseln, die obere Schicht der Haut abstoßen.

### Zusammenfassung.

Die Haut des neugeborenen Nackthundes zeigt neben einzelnen ausgebildeten Haaren Anlagen in verschiedener Ausbildung, einfache Epithelverdickungen, Epithelzapfen, primitive Haarkegel mit oder ohne Andeutung von Papille, jüngern Anlagen der Hautdrüsen und *Arrector*, zeigt also insofern den Charakter der Haut eines jüngern Embryos. Da sich jedoch zugleich deutliche, besonders über den Haarbalgen, in welche Hornzapfen einwuchern, ausgebildete Hyperkeratose zeigt, da ferner der Haarkegel als unförmliche, aufgelockerte Masse auftritt und weil endlich das sonst im Haare gespeicherte Pigment sich regellos in Faserschicht und Stachel-schicht des Balges sowie im Hornzapfen anhäuft, wird der Charakter einer echten Hemmungsbildung getrübt und ein Zustand geschaffen, den wir, wenn er nicht vererbt würde, ohne Zweifel für pathologisch erklären würden. Dieses Gemisch embryonaler und abnormer Charaktere im Hautbefunde, das noch dazu von der von

2) KRICHLER, *Katechismus der Hunderassen*, Leipzig 1892.

YARRELL<sup>1)</sup> und WATERHOUSE<sup>1)</sup> beschriebenen, von BECKMANN<sup>2)</sup> abgebildeten Monstrosität des Gebisses begleitet ist, kann keineswegs als eine der Haarverarmung des Menschen analoge, allmählich entstandene Anpassung an veränderte Bedingungen betrachtet werden, wie sie nach der naiven Namengebung angenommen werden könnte, welche stets die Herkunft aus fremden, heißen Ländern betont, wie türkischer<sup>1)</sup>, ägyptischer<sup>1)</sup>, chinesischer<sup>2)</sup>, mexikanischer<sup>3)</sup> Hund, *Canis familiaris africanus*<sup>4)</sup>, *caribaeus*.<sup>5)</sup> Wir haben im Gegenteil ein plötzlich entstandenes, vererbbares Merkmal, also eine typische Mutation, vor uns, deren auslösende Ursache derzeit völlig unaufgeklärt bleibt.

Für die Durchsicht meines Materials bin ich Herrn Prof. Dr. GÜNTHER, für mannigfache Hilfe Herrn Prof. Dr. KELLER zu größtem Danke verpflichtet.

Eine Mitteilung über die Haut des ausgewachsenen Nackthundes, die als willkommene Ergänzung des etwas dürftigen Materials neben der Bestätigung der bisherigen Befunde und Vermutungen, zugleich die Beziehungen zu den Angaben Dr. MEIJERE's klarlegen soll, will ich demnächst folgen lassen.

---

1) Zitiert nach: DARWIN, Das Variiren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestication.

2) BECKMANN, Geschichte und Beschreibung der Rassen des Hundes, Braunschweig 1895.

3) BYLANDT, l. c.

4) BREHM, Tierleben.

5) DE MEIJERE, l. c.

### Erklärung der Abbildungen.

Die beigegebenen Abbildungen wurden mit LEITZ-Mikroskop und ABBÉ'schem Zeichenapparat angefertigt.

- a* größere Balganlage, von der Hornschicht ausgefüllt  
*Ar* Anlage des *Musc. arrector pili*  
*b* kleinere Balganlage mit Pigmenteinlagerung  
*c* " " ohne " "  
*d* Andeutung einer Balganlage in der Hornschicht  
*Dr* vom Haarbalg abrückende Drüsenanlagen  
*e* Andeutung einer Balganlage in der Keimschicht  
*E* kraterförmige Erhebungen des Coriums  
*H* deformierter primitiver Haarkegel  
*Ha* Haaranlagen  
*Hb* Faserschicht des Haarbalges  
*Hp* Haarpapille  
*HS* HENLE'sche Schicht  
*Hs* Haarschaft  
*Hx* Haarzwiebel  
*Kd* Knäueldrüsen  
*M. c. a* *Musc. cutaneus abdominis*  
*p. r* *Pars reticularis corii*  
*R. M* *Stratum germinativum*  
*Sc* *Subcutis*  
*sp* *Stratum pilosum corii*  
*St. B* Stachelschicht des Balges  
*Str. co* *Stratum corneum* innerhalb wie außerhalb des Haarbalges  
*Str. gr* *Stratum granulosum*  
*Str. m* *Stratum mortificatum*  
*Tg* Talgdrüsenanlage

### Tafel 16.

Fig. 1. Übersichtsbild eines Hautquerschnittes. Sublimat. Hämalaun-Orange. Ok. 2, Obj. 3.

Fig. 2. Schematische Darstellung der vollkommensten beobachteten Haaranlage. Formol. Hämalaun-Eosin. Ok. 2, Obj. 3.

Fig. 3. Genauere Darstellung einer vollkommeneren Haaranlage. Sublimat. Hämalaun-Orange. Ok. 2, Obj. 5.

Fig. 4. Weniger ausgebildete Haaranlage. Sublimat. Hämalaun-Orange. Ok. 2, Obj. 5.

Fig. 5. Flächenschnitt durch die Haut. Formol. Hämalaun-Eosin. Ok. 2, Obj. 3.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Bau und Entwicklung des tibialen Chordotonalorgans bei der Honigbiene und bei Ameisen.

Von

**Arnold Schön.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

**Mit Tafel 17—19 und 9 Abbildungen im Text.**

---

## Inhalt.

- A. Einleitung.
  - B. Material.
    - a) Bienen.
    - b) Ameisen.
    - c) Andere Hymenopteren.
  - C. Behandlungsmethode.
  - D. Spezieller Teil.
    - I. Morphologischer Teil.
      - 1. Literatur.
      - 2. Bau des Chordotonalorgans
        - a) bei Ameisen,
        - b) bei Bienen,
        - c) bei andern Hymenopteren.
      - 3. Bau der Stifte.
    - II. Entwicklungsgeschichtlicher Teil.
  - E. Zusammenfassung und Schluß.
-

## A. Einleitung.

GRABER (1881, 1882) stellt in seiner grundlegenden Arbeit über „Die chordotonalen Sinnesorgane der Insekten“ eine Tabelle auf über die bisher — d. h. bis zum Jahre 1882 — nachgewiesene Verbreitung jener Organe, und zwar waren vor seinen Untersuchungen scolopofere oder stiftführende Organe mit Sicherheit nur bei Orthopteren, Dipteren und Coleopteren nachgewiesen. Ihm gelang es, auch bei Pseudoneuropteren, Neuropteren, Rhynchoten, Hymenopteren und Lepidopteren das Vorkommen von Chordotonalorganen teils in den Flügeln, teils in den Beinen festzustellen.

Seit jener Zeit hat man nur die Orthopteren einem eingehenden Studium unterworfen, wohl weil die Objekte infolge ihrer Größe den Untersuchungen die wenigsten Schwierigkeiten zu bieten schienen.

Nach GRABER (1882), der uns von dem Vorhandensein scolopoferer Organe in den Tibien einiger Ameisen Kenntnis verschaffte, hat niemand bei den übrigen Hymenopteren Untersuchungen über diese Organe angestellt. Und doch verlangte z. B. die Frage, ob die Bienen Hörfähigkeit besitzen, genauere Nachforschungen.

Deshalb folgte ich gern der Anregung des Herrn Geheimrats WEISMANN, mich mit dem Studium des feinern Baues der Tibialorgane bei Hymenopteren zu befassen; es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für das gütige Interesse, das er ihr stets entgegenbrachte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich den Herren Privatdozenten Dr. SCHLEIP und Dr. KÜHN, die durch zahlreiche Ratschläge meine Untersuchungen förderten, zu großem Danke verpflichtet.

## B. Material.

### a) Bienen.

Was die Entwicklungsstufen von *Apis mellifica* anbelangt, so bekam ich von Herrn Geheimrat WEISMANN alle Stadien gütigst zur Verfügung gestellt. Vom Ei bis zur Imago waren von Tag zu Tag einige Objekte mit heißem Sublimat-Eisessig (Alk. abs. 2 Teile, Aq. dest. 3 Teile, Ac. acet. glac. 1 Teil) fixiert worden. Die Larven wurden in Paraffin teils quer, teils sagittal geschnitten; letztere Schnittrichtung erwies sich am vorteilhaftesten, weil die Imaginalscheiben meist so angeordnet sind, daß die Tibiaanlage längs oder

etwas schräg und das Femur genau quer getroffen wird; ferner liegen auf diesen Schnitten die Anlagen für je 3 Beine immer nebeneinander, was bei der Verfolgung der Entwicklung die Übersicht sehr erleichtert.

### b) Ameisen.

Von Ameisen wurden folgende 11 Arten untersucht:

#### 1. Myrmicini

- Myrmica rubida*
- „ *ruginodis*
- Tetramorium caespitum*
- Tomognathus (Harpagoxenus)*.

Die letzte Art verdanke ich Herrn Volksschullehrer VIEHMAYER in Dresden; für seine Bemühungen spreche ich ihm auch hier meinen besten Dank aus.

#### 2. Camponotini

- Camponotus ligniperdus*
- „ *herculeanus*
- Lasius fuliginosus*
- „ *niger*
- „ *alienus*
- Formica sanguinea*
- „ *fusca*.

### c) Andere Hymenopteren.

Die zur Untersuchung gelangten andern Hymenopteren, bei denen es mir mehr darauf ankam, das Vorhandensein des Chordotonalorgans festzustellen, als auf genauern histologischen Bau zu prüfen — nur noch die Ameisen wurden einem eingehenden Studium unterzogen —, wurden in der nähern und weitem Umgebung Freiburgs während des ganzen Sommers 1909 gesammelt. Und zwar waren es *Vespa gallica*, *Vespa germanica*, *Bombus agrorum*, *Bombus terrestris* und einige Terebrantien. Doch habe ich auch von den Tibien dieser Tiere, da die starke Pigmentierung des Chitins die Durchsichtigkeit zuweilen sehr beeinträchtigte, viele Schnittserien angefertigt.

### C. Behandlungsmethode.

Konserviert wurde mit heißem Sublimat-Eisessig von oben angegebener Zusammensetzung. Die Beine wurden vom Thorax getrennt; ein Schnitt wurde durch das Femur gelegt gleich oberhalb des Knies, ein anderer durch das erste Tarsalglied; die so isolierte Tibia wurde hierauf in die Fixierungsflüssigkeit befördert. Die durch die Erwärmung an beiden Schnittträgern heraustretenden Luftbläschen wurden mit einem feinen Pinsel entfernt. Nach dem Entwässern verblieben die Objekte ungefähr 10—14 Tage in Cedernholzöl. Dadurch wurden die Totalpräparate äußerst durchsichtig, und ferner verloren die zum Schneiden bestimmten Objekte ihre sonst so störende Sprödigkeit.

Die Schnittdicke schwankte zwischen 10 und 40  $\mu$ . Dünnere Schnitte erwiesen sich in den meisten Fällen als unzweckmäßig; für die feinem histologischen Untersuchungen nahm ich Beine von Puppen, die sich ganz kurz vor dem Ausschlüpfen befanden; bei ihnen ist das Chitin noch weich und das Chordotonalorgan vollkommen ausgebildet.

Zum Färben habe ich für Totalpräparate Alaunkarmin angewandt. Hierbei gelang es mir zufällig, die Tracheen mit all ihren Verzweigungen sichtbar zu machen. Bekanntlich müssen die Objekte vor und nach dem Färben gründlich mit Wasser ausgewaschen werden. Wenn ich jedoch die Präparate nach dem Färben nur kurze Zeit wässerte und in 70% Alkohol brachte, so schlug sich das in den Tracheen zurückgebliebene Alaun in Form winziger Krystalle an den Wandungen nieder. Hierdurch traten sämtliche, auch noch so kleine Verästelungen deutlich hervor.

Wenn sich später bei den Bienenpuppen die Beine ausgestülpt hatten, so trennte ich diese in der Mitte des Femurs vom Körper und bettete sie einzeln in Paraffin ein. Die Schnitttrichtung war teils sagittal, teils frontal (nur auf die Tibia selbst bezogen). Die Schnittdicke schwankte hier zwischen 3 und 15  $\mu$ , während sie bei den Larven 5, 7,5, 10 und 15  $\mu$  betrug.

Die Schnittserien wurden gefärbt mit Hämatoxylin (DELAFIELD), Gegenfärbung Pikrokarmin, zuweilen Eosin; auch wandte ich mit Erfolg Pikronigrosin an, das besonders ein klares Hervortreten der Nervenfibrillen bewirkte.

## D. Spezieller Teil.

### I. Morphologischer Teil.

#### 1. Literatur.

Bevor wir uns den speziellen Untersuchungen der Chordotonalorgane zuwenden, dürfte es angebracht erscheinen, einen kurzen Überblick über die hauptsächlichsten Arbeiten auf diesem Gebiet vor auszuschicken.

Wie schon oben erwähnt, waren vor GRABER scolopofere Organe nur bei Orthopteren, Dipteren und Coleopteren nachgewiesen. Als erster untersuchte VON SIEBOLD (1844) den eigentümlichen Sinnesapparat in den Vordertibien der Locustiden. Er fand, daß ein in die Tibia eintretender Nervenast „sich dicht über der kahnförmigen Aushöhlung der großen Luftblase zu einem flachen Ganglion“ ausbreitet, „dessen unteres Ende in Form eines Bandes in die kahnförmige Aushöhlung hinabläuft“. In diesem Band konnte er eine Menge „gestielter stabförmiger oder vielmehr birnförmiger Körperchen“ erkennen.

In den folgenden Jahren blieb unsere Kenntnis von scolopoferen Organen auf die Tympanalorgane der Locustiden beschränkt. Da entdeckte LEYDIG (1851) bei der Larve von *Corethra plumicornis* „Nervenzweige, die schräg durch den hellen Raum, der zwischen der Haut und den Muskeln übrig bleibt, von der Gelenkverbindung des Gliedes aus zur Haut gespannt sind“; die in diesen „blassen Fäden“ enthaltenen „Hörstifte“ jedoch erkannte erst WEISMANN (1866) in seiner Arbeit über diese Dipterenlarve; er nahm an, daß dieses „saitenartig aufgespannte Organ sehr geeignet sei, durch Schall-schwingungen in Vibration versetzt zu werden“.

Zu dieser Zeit hatte LEYDIG (1860) ferner Larven und Imagines von Dipteren und Coleopteren untersucht, und es war ihm gelungen, auch hier diese eigenartigen Nervenendapparate nachzuweisen.

Die genauere Lage und Gestalt der „Hörstifte“ wurde zuerst von HENSEN (1866) und von SCHMIDT (1875) eingehender untersucht. HENSEN stellte bei *Locusta* den Verlauf des „Hörnerven“ neben der „Hörleiste“ und den Zusammenhang der Stiftköpfe mit einer Nerven-faser, die er als Chorda bezeichnete, fest; SCHMIDT indessen bemühte sich, die Gestalt der Stifte eingehender zu beschreiben; sein Ver-

dienst ist es, das im Stift verlaufende Nervenende, „die Chorda“, bis zur „Basalganglienzelle“ verfolgt zu haben.

Bisher hatten sich also alle Untersuchungen nur auf jene 3 Insectengruppen erstreckt, und niemand hatte bei den übrigen Ordnungen nach scolopoferen Organen gesucht. Da entdeckte LUBBOCK (1879) in den Tibien einiger Ameisen (*Lasius*, *Myrmica*) ein Organ, „a conical striated organ“, das er treffend mit einem Teil des tibialen Tympanalorgans der Locustiden vergleicht. Er glaubte auch, einige helle Stifte erkannt zu haben, doch blieb er uns den Beweis, daß es sich hier um scolopofere Organe handelt, schuldig. Seine Vermutungen wurden erst 3 Jahre später von GRABER vollkommen gerechtfertigt.

GRABER'S Arbeit (1881, 1882) über die „chordotonalen Sinnesorgane der Insecten“ war grundlegend für alle folgenden Untersuchungen. Er führte die auf diesem Gebiete noch heute üblichen Bezeichnungen ein, und ich muß daher auf seine Arbeit etwas näher eingehen.

Als „chordotonal“ oder „saitenartig“ bezeichnet GRABER alle Sinnesorgane, in denen sich „den bekannten Hörstiften der Orthopteren ähnliche Nerven-Terminalgebilde“ finden. In seiner Arbeit verfolgte er vor allem den Zweck, zu erforschen, „wie weit denn eigentlich diese stifteführenden oder scolopoferen Bildungen, die man bisher nur ganz vereinzelt und zufällig auffand, in der Klasse der Insecten verbreitet sind und wie sie untereinander und wie namentlich die tympanal differenzierten Vorkommnisse mit den primitiveren Zuständen zusammenhängen“.

GRABER nannte jene eigentümlichen Bildungen wegen ihres trommelfellartigen Charakters „Tympanalapparate“, die andern Terminalgebilde, die durch LEYDIG'S Untersuchungen auch bei andern Insecten und an verschiedenen Körperstellen nachgewiesen waren, bezeichnete er als „atympanale stifteführende Organe“.

GRABER führte für diese Organe, da sie am häufigsten in den Tibien vorkommen und etwas unterhalb des Kniegelenkes liegen, die Bezeichnung „Subgenualorgane“ ein.

Allen Chordotonalorganen kommen Stifträger oder Scolopophoren zu, das sind „die Stifte in sich einschließende Nervenenden“. Er unterscheidet nun „subintegumentale“ Scolopophoren, das sind solche, die mit dem Integument in gar keiner nähern Beziehung stehen, und „integumentale“, die unmittelbar mit dem Integument zusammenhängen.

Die Scolopophoren gehen von einer Ganglienzelle aus; an diese schließt sich ein Fortsatz und die Nervenfasern, die zuweilen sehr lang ist, mit dem Stift. In der Regel sind diese Scolopophoren zu einem System vereinigt, dessen Anordnung sehr verschieden sein kann. Entweder sind die Elemente der Systeme ganz „unregelmäßig“ oder „streng reihenweise“ verteilt, oder sie sind „fächerartig“ gruppiert. Letzteres ist den Subgenualorganen eigentümlich, und speziell für diese Organe konnte GRABER die ihnen zukommende, charakteristische Verlaufsrichtung der Scolopophoren-Endfasern feststellen. Während nämlich bei fast allen Chordotonalorganen die Endfasern ganz gerade verlaufen, „erscheinen an den subgenualen Organen die Endfasern, bei allen Scolopophoren im gleichen Sinne, gegen die übrige Schlauchstrecke oft fast rechtwinklig gebogen und laufen gegen ihr integumentales Ende in einen Strang zusammen“.

Die Stifte sind nach der proximalen Seite zugespitzt, das andere Ende trägt eine „einem Nagelkopf vergleichbare Verdickung“; die Substanz ihrer Wandung erscheint vollkommen homogen und stark lichtbrechend. Den im Stift zentral verlaufenden Faden, SIEBOLD'S „Nervenfaden“, HENSEN'S „Chorda“, nannte GRABER „Achsenfaden“, den er sich bis in den Kopf des Stiftes erstrecken läßt.

Da für uns nur die Untersuchungen über subgenuale Chordotonalorgane in Betracht kommen, so möchte ich mich im Folgenden nur noch auf diese beziehen.

GRABER und VON ADELUNG (1892) trennten das Subgenualorgan der Locustiden in zwei besondere Abschnitte. Daß es sich hier

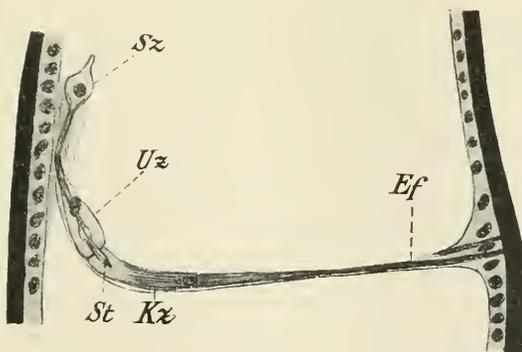


Fig. A.

Längsschnitt durch das Subgenualorgan von *Decticus verrucivorus*.

Übersichtsbild verkleinert aus SCHWABE (1906), tab. 4, fig. 21.

jedoch um ein „vollkommen selbständiges und in sich geschlossenes Gebilde“ handelt, hat uns erst SCHWABE (1906) in seiner ausführlichen Arbeit über die „tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren“ bewiesen. Bei den Locustiden inseriert das Organ an der Beinwand mit den „Endfasern“ (*Ef*), welche eine Fortsetzung der „Kappenzellen“ (*Kz*) bilden; in diesen liegt der Kopf des Stiftes (*St*), während die Spitze des Stiftes in die der Kappenzelle aufsitzende „Umhüllungszelle“ (*Uz*) hineinragt, an diese wiederum schließt sich der Fortsatz der Sinneszelle (*Sz*), welche mit dem Nerven in Verbindung tritt. Auf den Bau und die Anordnung der einzelnen Zellen werde ich weiter unten zurückkommen.

## 2. Bau des Chordotonalorgans

### a) bei Ameisen.

Um die Lagebeziehungen der einzelnen Organe besser verständlich zu machen, ist es notwendig, bestimmte Bezeichnungen einzuführen. Ich schließe mich den Angaben GRABER'S an, der sich das Bein in seiner natürlichen Lage denkt und so eine äußere und innere (dem Körper zugewandte), eine vordere und hintere Seite unterscheidet; das obere Ende der Tibia nennen wir das proximale, das untere das distale Ende.

Die durch die Tibia verlaufende Trachee (*Tr*) (Taf. 17, Fig. 1) teilt diese in zwei von oben nach unten ziehende Kanäle; den äußern bezeichnen wir mit GRABER als Blutkanal (*Bk*), den innern als Muskelkanal (*Mk*).

Im Blutkanal liegt nur das Subgenualorgan (*SO*) mit seinen nervösen Elementen; der Inhalt besteht sonst hauptsächlich aus Blutflüssigkeit, zuweilen kommen auch Fettzellen vor. Der Muskelkanal enthält einige Tarsalmuskeln, eine starke Sehne, welche zu den Klauen zieht, den Tibial- und Tarsalnerven.

Besondere Beachtung verdient der Verlauf der Trachee.

Die durch das Femur zentral verlaufende Trachee schwillt nach dem Eintritt in die Tibia unmittelbar unter dem Kniegelenk mächtig an (Taf. 17, Fig. 2) (*Trbl*), so daß Blut- und Muskelkanal bedeutend eingeengt werden. Allmählich, ungefähr bis zur Mitte der Tibia, verringert sich ihr Lumen, zum distalen Ende hin jedoch nimmt sie wieder an Umfang zu; hierbei erscheint die äußere Wand in Form einer Längsfurche (*Lf*) etwas eingebuchtet, so daß die Trachee im Querschnitt nierenförmige Gestalt aufweist.

Direkt unter dem Kniegelenk entspringt aus der blasenartigen Anschwellung (*Trbl*) ein kleiner, schlauchförmiger Tracheenast (*Tra*), welcher neben dem Hauptstamm, sich allmählich verzweigend, verläuft, bis er am distalen Ende der Tibia in die Stammtrachee einmündet.

In der Mitte der Tibia, etwas unterhalb der Stelle, wo die Stammtrachee das geringste Lumen hat, tritt die kleine Trachee mit dem Hauptstamm in Kommunikation (*Trc*); von ihr aus verzweigen sich, besonders im untern Abschnitt der Tibia, zahlreiche kleine Äste, welche teils im Blut-, teils im Muskelkanal endigen.

Die größte Weite erreicht der Blutkanal in der Mitte der Tibia; nach der Verbindung der beiden Tracheen jedoch wird er distalwärts allmählich eingeengt, indem der Muskelkanal den ganzen Tracheenstamm an die äußere Beinseite drängt.

Beim Durchsehen der Schnittserien entdeckte ich im Femur und in der Tibia je ein aus 8—9 Zellen gebildetes drüsenartiges Organ (Taf. 17, Fig. 3 u. 4). Am distalen Ende des Femurs liegt zwischen der Sehne ( $S_1$ ), welche mit der äußern Wand der Tibia verbunden ist, und der obern Hypodermis (*Hyp*) ein Komplex von einzelligen Drüsen. Die Zellkerne sind ziemlich groß und intensiv färbbar; das Protoplasma weist deutlich bläschenförmige Struktur auf. Jede der Zellen besitzt einen Ausführungskanal (*Ak*), dessen Porus in der Zelle sich unschwer erkennen läßt; die äußerst feinen Kanäle münden getrennt in der Gelenkhaut, welche Femur mit Tibia verbindet. Die andern, genau ebenso gebauten Drüsenzellen ( $Drz_2$ ) liegen im Muskelkanal der Tibia zwischen der Sehne des Tarsalbeugers ( $S_2$ ) und der innern Beinwand. Der mittlere Durchmesser der Zellen beträgt bei *Camponotus herculeanus* und *Formica sanguinea* 25  $\mu$ . Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß diese Drüsen ein Secret absondern, welches bestimmt ist, die Gelenke geschmeidig zu erhalten.

Der Verlauf der Nerven ist bei einigen Ameisenarten verschieden. Bei *Camponotus* und *Formica* gestaltet er sich folgendermaßen: Durch das Femur ziehen zwei Nervenstämme; der eine schwächere geht durch den Muskelkanal der Tibia und versorgt die Tarsalglieder; der andere stärkere spaltet sich bei *Formica* im Kniegelenk, bei *Camponotus* erst unterhalb des Knies in zwei Äste, von denen der eine an die Muskeln der Tibia, der andere an das Subgenualorgan tritt.

Bei *Lasius* löst sich am proximalen Ende der Tibia vom Tibialnerven ein großer Komplex von Ganglienzellen (Taf. 17, Fig. 1) (*Gz*) ab und tritt mit dem Subgenualorgan und vielen integumentalen

Sinnesorganen in Verbindung, während letztere bei *Camponotus* und *Formica* von jenem zum Subgenualorgan ziehenden Nervenast innervert werden; diesen nennen wir daher den Subgenualnerv (SN); er zieht nach seinem Ursprung an der äußern Beinseite entlang, dicht

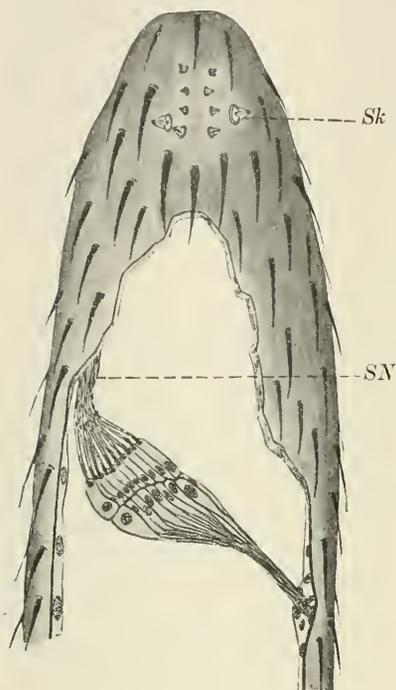


Fig. B.

Frontalschnitt durch die Tibia von *Camponotus ligniperdus* ♀. Sinneskegel *Sk*.  
Im Lumen das Chordotonalorgan.

an der Hypodermis, bis seine Fasern mit den Sinneszellen des Chordotonalorgans in Verbindung treten. Am proximalen Ende der Tibia fallen außer einer zahlreichen Anhäufung von Sinneshaaren zehn stets regelmäßig angeordnete Sinneskegel (*Sk*) auf (s. Textfig. B).

Nebenbei soll auf die Hautsinnesorgane eingegangen werden, welche sich in der Nähe des Chordotonalorgans finden. Vom Subgenualnerven bzw. von den Ganglienzellen (bei *Lasius*) ziehen Nervenfasern zu Sinneszellen (*Sz*), welche dicht unter der Hypodermis liegen; diese senden Fortsätze zu den Sinneshaaren (*Sh*) (Taf. 17, Fig. 5). Das Chitin ist an den Stellen, wo sich ein Sinneshaar befindet, von einem Kanal (*Pk*) durchbrochen, den wir mit VOM RATH (1888) als Porenkanal bezeichnen wollen.

An der Basis dieser Sinneshaare liegt eine, in manchen Fällen auch zwei Sinneszellen (*Sz*); von diesen gehen feine, aus einzelnen Fasern bestehende Fortsätze aus, die sich bis fast an die Spitzen der Haare verfolgen lassen.

Bei *Lasius* finden sich an der Außenseite in der Höhe des Subgenualganglions einige Bildungen, die sich mit den sogenannten „geschlossenen Gruben“ anderer Hymenopteren vergleichen lassen. Ich möchte sie nach dem Vorschlage VOM RATH'S (1888) „Membrankanäle“ (*Mbk*) nennen. Dieser Forscher denkt sich ein solches Gebilde dadurch entstanden, „daß das Haargebilde rudimentär geworden und nur die Papille zurückgeblieben ist“. Statt daß also dem Poren-

kanal ein Sinneshaar aufsitzt, ist dieser einfach durch eine Membran geschlossen. Auch hier setzt sich von der Sinneszelle aus der „Terminalstrang“ (*TSt*) durch das Chitin fort, endet aber an der Membran. Eigentümlich ist bei *Lasius* das Verhalten der Hypodermis: an der Stelle nämlich, wo die Membrankanäle liegen, die nebenbei ein größeres Lumen als die Porenkanäle aufweisen, hebt sich die Hypodermis vom Chitin ab, so daß ein deutlicher Zwischenraum (*Hyp*) entsteht, in dem sich dann die Sinneszellen (*Sz*) der Membrankanäle befinden. Es scheint mir, daß dies nicht etwa künstlich zustande gekommen ist, da ich auf allen Präparaten diesen Zwischenraum gefunden habe.

Bei *Camponotus* und *Formica* sieht man, schon bei schwacher Vergrößerung, zehn hellglänzende Sinneskegel (*Sk*), die eine charakteristische Anordnung aufweisen (vgl. Textfig. B). In zwei Reihen liegen vier untereinander, gleichsam auf den Schenkeln eines spitzen Winkels, der sich nach dem distalen Ende der Tibia öffnet. Zwischen den beiden untern Kegeln liegen etwas seitlich nochmals zwei; diese beiden sind die größten; ihre Höhe beträgt z. B. bei *Camponotus ligniperdus* ♀ 20  $\mu$ ; proximalwärts nehmen die Sinneskegel an Größe ab.



Fig. C.

Anordnung der Sinneskegel bei *Camponotus* und *Formica*.

In ihrem Bau ähneln diese „sensilla basiconica“, wie ich die Sinneskegel nach SCHENK (1903) bezeichnen will, denjenigen, die von diesem und andern Autoren schon früher auf den Antennen von Lepidopteren und Hymenopteren nachgewiesen waren. An der Basis der Kegel befindet sich ein heller, lichtbrechender Ring (*R*) (Taf. 18, Fig. 6); auf diesem erhebt sich die äußerst dünne und zarte Membran (*Km*). Ich glaube mit Sicherheit angeben zu können, daß die Spitze des Kegels nicht abgeschlossen ist, sondern einen feinen Porus (*P*) enthält, mit dem der Terminalstrang (*TSt*) der Sinneszelle, die direkt vom Subgenalnerv (*SN*) innerviert wird, in Verbindung steht.

Es wird also die schon von mehreren Autoren gemachte Annahme, für die besonders RULAND (1888) und NAGEL (1894) eintreten, unterstützt, daß wir diese Sensilla basiconica als Geruchsorgane zu deuten haben. So würde NAGEL's Hypothese bestärkt, welche besagt, daß diese Sinneskegel vor allem dann in Funktion treten, wenn bewegte Luft über sie hinstreicht; also müssen die Insecten, um Gerüche wahrzunehmen, diese Organe gegen die Luft bewegen. Hierzu sind aber die Kegel der Ameisen, die in den engen Gängen

der Nester oder auf ihren Heerstraßen emsig hin und her laufen, wie geschaffen durch die günstige Lage an möglichst exponierten Körperstellen, die ja die sechs höchsten Punkte des ganzen Tieres darstellen.

Ehe ich nun nach dieser Abschweifung auf die genaue Beschreibung des Chordotonalorgans eingehe, will ich bemerken, daß sich das Organ bei allen untersuchten Arten in den drei Beinpaaren vorfindet; auch ist die Größe im Verhältnis zu der der Individuen stets die gleiche; da das Organ bei Männchen, Weibchen und Arbeiterinnen, was vielleicht auffallen könnte, immer in der gleichen Lage und Ausbildung vorkommt, habe ich die Untersuchungen unterschiedslos angestellt, mich jedoch vor der mikroskopischen Betrachtung vergewissert, ob ich ein Vorder-, Mittel- oder Hinterbein vor mir hatte und welcher Kaste es angehörte.

Das Subgenualorgan liegt direkt vor der blasenförmigen Erweiterung der Haupttrachee als ein beerenartig in den Blutkanal hineinragendes Gebilde. Es ist mit seinen Endfasern (*Ef*) an der einen Seitenwand der Tibia angeheftet, welche in fast horizontaler Richtung nebeneinander verlaufend, den Blutkanal durchqueren; die Insertionsstelle befindet sich stets an der Beinseite, an welcher der Hauptstamm der Trachee verläuft (vgl. Taf. 17, Fig. 2). Ungefähr in der Mitte des Beinlumens machen die Endfasern (*Ef*) (Taf. 18, Fig. 7) einen Bogen nach dem proximalen Ende der Tibia und gehen in weiter unten zu besprechende, zum Chordotonalorgan gehörige Zellen (*Klz*) über. Diese sind mit den ihnen aufsitzenden, gleichgroßen Zellen (*Kz*), wie aus Querschnitten zu ersehen ist, kreisförmig angeordnet. Wir haben es also hier mit einer durchaus körperlichen Ausbreitung des Organs zu tun, während SCHWABE (1906) für die tibialen Sinnesorgane der Locustiden und Gryllodeen als Hauptmerkmal ihre flächenhafte Ausbreitung anführt.

Der Durchmesser des Organs beträgt bei *Camponotus ligniperdus* ♀ in allen drei Beinpaaren 76  $\mu$ , bei *Camponotus herculeanus* ♀ 78  $\mu$ , ♂ 69  $\mu$ , bei *Formica sanguinea* ♀ 64  $\mu$ . Die Anzahl der Zellen ist sehr verschieden; bei *Lasius* findet man 10—12, bei *Formica* 14—16, bei *Camponotus* 18—20. Je mehr Zellen an dem Aufbau des Organs beteiligt sind, desto mehr strecken sie sich in die Länge, um sich der kugligen Gestalt des ganzen Organs anzupassen.

Dem eben beschriebenen Zellenkomplex sitzen lange, schlauchförmige und äußerst durchsichtige Zellen (*Uz*) auf, die mit der Sinneszellengruppe (*Sz*) in Verbindung treten; diese liegt unmittelbar der Hypodermis an, ohne jedoch mit ihr zu verwachsen; an die Sinnes-

zellen tritt dann der Subgenualnerv (*SN*). Mit der Trachee oder der Hypodermis steht das Organ in keiner Verbindung; auf der proximalen Seite ist es gewissermaßen aufgehängt am Subgenualnerv, auf der distalen sind die Endfasern am Chitin (*J*) festgeheftet.

Die histologischen Untersuchungen haben ergeben, daß hinsichtlich der Lage und des Aufbaues der Zellen, welche das Subgenualorgan der Ameisen bilden, viel Ähnlichkeit mit den Zellelementen des Locustiden- und Gryllodeenorgans besteht. Ich werde daher vielfach diese Organe miteinander vergleichen und die das Ameisenorgan konstituierenden, jenen homologen Elemente mit den gleichen Bezeichnungen belegen.

Der zu der Sinneszellengruppe (*Sz*) führende Subgenualnerv (*SN*) gibt seine Fasern an die einzelnen Sinneszellen ab. Diese sind lanzettförmig gestaltet und besitzen einen großen, sich der Form der Zelle fast genau anpassenden Kern (*Szk*); der ganze Komplex der Sinneszellen hat ebenfalls das Aussehen einer Spindel. Platte Kerne, die zu der zarten, die Sinneszellen umgebenden Hülle gehören und diesen „schalenartig anliegen“, wie sie SCHWABE (1906) beschrieben hat, habe ich hier nicht entdecken können.

Am distalen Ende gehen die Sinneszellen über in die Umhüllungszellen (*Uz*). Diese kann man sich vorstellen als lange Schläuche oder Zylinder, deren oberer Durchmesser ein wenig kleiner ist als ihr unterer. Ihr länglicher Kern (*Uzk*) liegt ungefähr in der Mitte der Zelle und füllt fast das ganze Lumen aus; in jedem System von Umhüllungszellen jedoch liegen die Kerne in einer Höhe.

Mit ihrer untern Seite sitzen die Umhüllungszellen den Kappenzellen (*Kz*) auf. Diese sind bei *Lasius* und *Formica* von großer, ovaler, bei *Camponotus* von länglich biskuitförmiger Gestalt, ihr Protoplasma scheint dichter zu sein als das der Umhüllungszellen, besonders an der distalen Seite, wo der große, kuglige Kern liegt.

In das proximale Ende der Kappenzellen ist das terminale Ende der Stifte (*St*) eingesenkt, während deren apicales Ende in die Umhüllungszellen hineinragt. Von jedem Stiftkopf (*Stk*) geht eine Nervenfasern (*Ax*) aus, die sich, ohne die Stiftwand zu berühren, durch die Umhüllungszelle fortsetzt und bis zu den Sinneszellen verfolgen läßt.

Wir werden später auf den Bau der Stifte sowie auf den eigentümlichen Verlauf der Nervenfasern genauer zu sprechen kommen.

An jede Kappenzelle schließt sich, deutlich abgegrenzt, je eine keulenförmige Zelle (*Klz*), deren Kern dieselbe Größe und Struktur

aufweist wie der der Kappenzelle, jedoch im breitem, proximalen Teil der Zelle liegt, so daß sich je 2 Kerne der kappen- und keulenförmigen Zellen übereinander befinden. Ihr distales Ende zieht sich zu einem sehr feinen Strang, der Endfaser oder dem Endstrang (*Ef*), aus, welcher sich nach seiner Umbiegung durch die Hypodermis-schicht hindurch bis zum Chitin (*J*) fortsetzt. Eine Verschmelzung der Endfasern habe ich niemals beobachtet, alle verlaufen isoliert nebeneinander und heften sich ebenso, nachdem sie die an der Insertionsstelle etwas erhöhte Hypodermis (*Hyp*) durchdrungen haben, am Chitin fest.

Wenn wir nun das Subgenualorgan der Ameisen mit dem der Orthopteren vergleichen, so finden wir zunächst eine äußere Übereinstimmung der Lage und des innern Aufbaues; hier wie dort tritt uns eine gleiche Anordnung der Zellelemente des nervösen Endapparats entgegen. Der einzige Unterschied besteht nun darin, daß sich bei den Orthopteren die Kappenzellen direkt zu den Endfasern ausziehen, während sie bei den Ameisen vollkommen in sich geschlossene Gebilde darstellen, an die erst die keulenförmigen Zellen, die die Verbindung mit der Cuticula vermitteln, herantreten (vgl. Textfig. A und Taf. 18, Fig. 7).

#### b) bei Bienen.

Das Subgenualorgan der Bienen ist im wesentlichen ebenso gebaut wie das der Ameisen, nur scheinen die nervösen Elemente auf einer höhern Entwicklungsstufe zu stehen. Wie bei den Ameisen wird hier die Tibia durch den Tracheenstamm in Blut- und Muskelkanal geschieden; die Trachee erleidet ebenfalls unter dem Kniegelenk eine blasenförmige Erweiterung, von der sich ein zweiter, dünnerer Tracheenast abspaltet, der zum distalen Ende der Tibia führt.

Vom Tibialnerven zieht ein Strang durch den Blutkanal zu dem hier suspendierten Chordotonalorgan. Von jenem werden viele Sinneshaare und Sinneskegel innerviert, die bei den Bienen allerdings in größerer Zahl, doch nicht in der oben beschriebenen, regelmäßigen Anordnung wie bei *Camponotus* und *Formica* auf dem proximalen Ende der Tibia verteilt sind.

Auch bei den Bienen heftet sich das Organ mit den Endfasern (*Ef*) (Taf. 18, Fig. 8), die jedoch nicht so lang sind wie die der Ameisen, an der dem Hauptstamm der Trachee zunächst liegenden Beinseite fest. Während bei diesen die Endfasern, wie wir gesehen haben, direkt in die großen keulenförmigen Zellen übergehen, die in gleicher

Anzahl vorhanden sind wie die Kappenzellen, finden wir bei den Bienen die Endfasern etwas verkümmert und nur am untersten Ende des Organs mit der Beinseite in Verbindung treten. An Stelle der keulenförmigen Zellen liegen hier sehr viele kleine Zellen von rundlicher oder plattgedrückter Gestalt, denen ich den Namen „akzesessorische Zellen“ (*accZ*) geben möchte; am besten veranschaulichen läßt sich ihre Lage, wenn wir Taf. 18, Fig. 8 betrachten. Hier sehen wir links unten die kleinen Endfasern (*Ef*), an die sich dann die von links nach rechts größer werdenden akzesessorischen Zellen (*accZ*) anschließen; sie bilden gleichsam eine Unterlage des ganzen Organs; von den Zellen, welche am weitesten links liegen, sind einige mit der Hypodermis verwachsen. Über dieser Zellschicht befinden sich die großen Kappenzellen (*Kz*); sie sind von länglicher Form, ähnlich denen von *Camponotus*. Nur die der andern Beinseite am nächsten, also der Insertionsstelle gegenüberliegenden Zellen haben ovale Gestalt. Die Anzahl der Zellen übersteigt die der Ameisen um das Doppelte bzw. Dreifache: es wurden 40—42 gezählt. Mit der eigentümlichen Anordnung der Kappenzellen, die wieder von der Ausbreitung und Anordnung der Sinneszellen abhängig gemacht werden muß, hängt zusammen, daß jene nach der Beinseite, an der das Organ angeheftet ist, kleiner und schmaler werden. Ein Querschnitt durch das Organ würde uns nicht wie bei den Ameisen als Kreis erscheinen, sondern als Ellipse, oder, ins Körperliche übertragen, würden die akzesessorischen Zellen den Boden, die Kappenzellen den Rand eines seitlich zusammengedrückten Bechers darstellen. Ich habe mich in der Zeichnung bemüht, dem Räumlichen dadurch Ausdruck zu verleihen, daß ich die außerhalb der Bildebene liegenden Zellelemente leicht schraffiert habe. Der Kern der Kappenzellen liegt in den größern an der distalen Seite, in den kleinern kann er bis in die Mitte rücken.

In diese Zellen ragen hinein die Umhüllungszellen (*Uz*), von gleicher schlauchartiger Gestalt wie die der Ameisen. Den genauen Bau der nervösen Endapparate will ich weiter unten mit dem der Ameisen gemeinsam behandeln.

Die Stifte liegen mit ihrem terminalen Ende in der Kappen-, mit ihrem apicalen in der Umhüllungszelle. Während nun bei den Ameisen die Umhüllungszellen den Kappenzellen deutlich aufsitzen, erscheinen bei den Bienen jene in diese eingesenkt, wie aus Taf. 19, Fig. 11 zu ersehen ist.

An die Umhüllungszellen, in denen die an der Stiftbasis ent-

springenden Nervenfasern ( $Ax$ ) verlaufen, schließen sich die Sinneszellen ( $Sz$ ), die sich zu einem im Längsschnitt spindelförmig erscheinenden Komplex vereinigen und schließlich in den Subgenualnerv ( $SN$ ) übergehen.

Die eigentümliche Anordnung der Sinneszellen ist leicht zu verstehen an Hand der Fig. 8.

Der Subgenualnerv löst seine Fasern kegelförmig auf und gibt sie an die Sinneszellen ab, deren Hauptgruppe in der verlängerten Richtung des Nerven liegt. Einige Fasern ziehen seitlich zu Sinneszellen, die, in zwei Reihen nebeneinander angeordnet, mit den nervösen Endschläuchen (Umhüllungszellen) der kleinern Kappenzellen in Verbindung treten. Die eine Reihe versorgt die äußern, die andere die innern, bei uns schwach schraffierten Endschläuche.

### c) bei andern Hymenopteren.

Die Chordotonalorgane der Hummeln, Wespen und Terebrantien zeigen in ihrem Bau große Übereinstimmung mit den oben beschriebenen der Ameisen und Bienen. Bei allen heftet sich das Organ mit den Endfasern an der Hypodermis fest, bei allen finden sich die lichtbrechenden Stifte und die spindelförmigen Sinneszellen, die mit dem Subgenualnerven an die nervösen Endschläuche herantreten.

### 3. Bau der Stifte.

Soviel Forscher sich auch mit der genauern Untersuchung der stiftförmigen Körperchen befaßt haben, soviel zuweilen erheblich voneinander abweichende Deutungen haben diese eigenartigen Gebilde erlitten. Die meisten Autoren beschreiben die Stiftchen als spindel-, birn- oder zylinderförmige Körper, die eine Anschwellung der im nervösen Endschlauch verlaufenden Nervenfasern darstellen sollen.

Nur BOLLES LEE (1883) faßt „das ganze Stiftkörperchen nicht als terminale Anschwellung eines nervösen Filamentes“ auf, sondern „als kapselartigen Umhüllungsapparat desselben“. Auf diesen Standpunkt stellt sich auch SCHWABE (1906), der in jüngster Zeit die Stifte der Acridier, Locustiden und Gryllodeen einer ganz eingehenden Untersuchung unterworfen hat. Ihm verdanken wir die schönen Bilder, die uns über den genauen Verlauf der Achsenfaser, über die Lage und den komplizierten Bau der Stifte Aufschluß geben.

Bei allen Ameisenarten ist nun der Bau der Stifte gleich; diese

bestehen aus zwei Teilen: dem Stiftkopf (*Stk*) (Taf. 18, Fig. 10) und der Stiftwand (*Stw*). Die Länge beträgt bei *Camponotus herculeanus* ♀ 15  $\mu$ , bei *Formica sanguinea* ♀ 14  $\mu$ . Auf Querschnitten sind die Stifte drehrund. Der Stiftkopf stellt ein halbkugliges Gebilde dar; er besteht aus vollkommen homogener Masse, die jedoch dunkler erscheint als die Stiftwand. Diese erweist sich ebenfalls als homogene, aber stark lichtbrechende Masse. Im mittlern Teil ist die am apicalen Ende äußerst fein auslaufende Stiftwand etwas, doch gleichmäßig verdickt, wie in Fig. 10 zu sehen ist.

Der Achsenstrang (*Ax*) heftet sich am Stiftkopf fest; eine achsiale Durchbohrung, wie sie von andern Forschern beschrieben wurde, habe ich hier nicht beobachten können; er durchzieht dann als immer feiner werdender Strang das Stiftlumen, ohne jedoch die Wandung zu berühren; kurz vor seinem Austritt durch die proximale Öffnung verdickt er sich wieder und biegt gleich darauf in einem stumpfen Winkel um, so daß ein Knick (*Kn*) entsteht; dann verläuft er wieder in der ursprünglichen Richtung durch die Umhüllungszelle, an deren Kern (*Uzk*) vorbei bis zur Sinneszelle, wo er sich in Fibrillen aufzulösen scheint.

Eine Vacuole, die sich an die Stiftspitze anschließt, wie sie SCHWABE beschreibt, habe ich nie entdecken können. Äußerlich stimmt der Zusammenhang von Umhüllungszelle und Kappenzelle mit dem Organ der Locustiden insofern überein, als bei den Ameisen sich ebenfalls zwischen beiden Zellen scharfe Konturen erkennen lassen, während bei den Bienen diese Zellelemente große Ähnlichkeit mit deren Anordnung bei den Acridiern aufweist.

Die Kappenzellen (*Kz*) (Taf. 19, Fig. 11) stülpen sich bei den Bienen mützenartig über das distale Ende der Umhüllungszellen (*Uz*) und zwar derart, daß die Stiftspitzen in der Höhe ihres proximalen Randes liegen. Die Umhüllungszelle, deren Protoplasma eine hellere Struktur als das der intensiver färbbaren Kappenzellen erkennen läßt, ist stets bis zur Basis der Stiftwand zu verfolgen, so daß nur der Stiftkopf (*Stk*) in der Kappenzelle selbst zu liegen scheint.

Die Stifte sind bei den Bienen von schlankerer Form als bei den Ameisen. Ihr Kopf besteht ebenfalls aus einer vollkommen homogenen Masse, doch ist er schmaler und von kegelförmiger Gestalt, wie sich aus Fig. 11 leicht erkennen läßt.

An einem Längsschnitt durch den Stift sieht man, daß der Stiftkopf zur Hälfte von einem feinen Kanal (*Kk*) durchsetzt ist, an dessen Grund sich die Achsenfaser (*Ax*) anheftet. Dem Kopf sitzt

die stark lichtbrechende Stiftwand (*Stw*) auf, die sich apicalwärts gleichmäßig verzüngt und an der Spitze sehr fein ausläuft. Auf Querschnitten erscheint sie drehrund. Die sich im Kopfkanal (*Kk*)



Fig. D.

Stiftkopf mit Kopfkanal *Kk*  
und Achsenfaser *Ar* von  
*Apis mellifica*.

anheftende Achsenfaser verläuft in diesem zentral und durchzieht ebenso das Stiftlumen; während sie kopfwärts etwas verdickt erscheint, wird sie im weiteren Verlauf etwas dünner, um beim Durchtritt durch die proximale Öffnung des Stiftes abermals anzuschwellen; sodann läßt sie sich durch die Umhüllungszelle, an deren Kern sie vorbeigeht, hindurch bis zur Sinneszelle verfolgen. Einen Knick, wie wir ihn bei dem Achsenstrang der Ameisen gefunden haben, macht die aus dem Stift austretende Nervenfasernicht, sondern verläuft in gerader Richtung proximalwärts.

## II. Die Entwicklung des Chordotonalorgans bei *Apis mellifica*.

Die Entwicklung der Arbeitsbienen geht bekanntlich sehr schnell vor sich. Am 9. Tage nach der Eiablage ist das Larvenstadium durchlaufen, und am 21. Tage schlüpft die Imago aus. Bei meinen Untersuchungen bin ich derart vorgegangen, daß ich zunächst nur die Beine der ältesten Puppenstadien schnitt, bis ich, die verschiedenen Tage der Entwicklung rückwärts verfolgend, genötigt war, die Imaginalscheiben herauszupräparieren. Da mir dies trotz vieler Bemühungen nur einmal einwandfrei gelang, zog ich es vor, die ganzen Larven zu schneiden, wodurch ich in den verschiedenen Serien bei Sagittalschnitten drei, bei Querschnitten zwei Beinanlagen nebeneinander traf; dies erleichterte die Verfolgung und vor allem die Vergleichung der aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien wesentlich.

Über die Entwicklung von Chordotonalorganen war bisher noch nichts bekannt; man gab sich höchstens aus Analogieschlüssen mit der Annahme zufrieden, daß man es hier mit integumentalen Gebilden zu tun habe. SCHWABE (1906) gibt zwar eine Abbildung eines als Geruchsorgan gedeuteten Sinnesapparats „in statu nascendi“ von *Mecosthetus grossus* (auf tab. 3, fig. 18), aus der wir vermuten können, daß sich die noch in der Hypodermis liegenden Zellelemente der spätern Terminalschläuche im Laufe der Entwicklung heraus-

differenzieren, doch hat er, wie er selbst angibt, eine Weiterentwicklung nicht beobachtet.

Am 7. Tage der Entwicklung bietet sich uns auf einem Querschnitt durch die Anlage der Tibia in der Imaginalscheibe die Hypodermis als gleichmäßig breiter Ring mit sehr vielen Kernen dar, dessen Lumen durch einen Strang von Zellen in zwei ungleiche Abschnitte geteilt wird; der kleinere ist der Blut-, der größere der Muskelkanal. In den jungen Stadien ist dieser Strang, den ich Tracheenligament nennen will, weil die beiden tibialen Tracheenäste durch ihn sowohl mit der Hypodermis als auch untereinander verbunden werden, noch vielkernig, ziemlich breit und aus fasrigem Bindegewebe aufgebaut; im Laufe der Entwicklung jedoch dehnt es sich mit der sich streckenden Tibia aus, wird dünner, so daß man es mit einer feinen, durch die ganze Tibia von oben nach unten ausgespannten Membran vergleichen kann, die Kerne verschwinden allmählich, und schließlich scheint es sich aufzulösen, denn bei dem ausgebildeten Tier habe ich es niemals mehr nachweisen können.

Am 7. Tage findet man in der Tibia nur dieses fasrige Ligament und einen Tracheenast, der später zum Hauptstamm wird; der zweite, kleinere Ast stülpt sich erst am 9. Tage aus jenem aus und wächst dann am Ligament entlang distalwärts.

Am 8. Tage bildet sich unterhalb des Knies in den Blutkanal (*Bk*) (Textfig. E a—g) hinein eine kleine Wucherung der Hypodermiszellen; einige der sonst im Schnitt kreisrunden Kerne haben ovale Form angenommen, sind etwas größer geworden und an den innern Rand der Hypodermis gerückt; am äußern Rand hat sich eine kleine Einbuchtung (Textfig. Ee) gebildet, die hier liegenden Zellen haben sich gestreckt und ordnen sich strahlenförmig nebeneinander an.

Bei einer andern Larve, die an diesem Tage offenbar schon etwas weiter entwickelt war, fand ich die Ausstülpung schon so weit vorgeschritten, daß sich die Zellen (*Nz*) (Taf. 19, Fig. 12), welche später mit dem Subgenualnerven in Verbindung treten, deutlich erkennen ließen; doch hatte das Protoplasma der einwuchernden Zellen noch keine wesentlich andere Struktur angenommen als das der Hypodermis (*Hyp*).

Während sich im Blutkanal die erste Anlage des Chordotonalorgans bildet, schnürt sich von der innern Wand der Hypodermis in den Muskelkanal (*Mk*) (Textfig. Fa—l) hinein eine Falte ab, vom Tarsus zum Femur fortschreitend, welche nach meiner Ansicht den

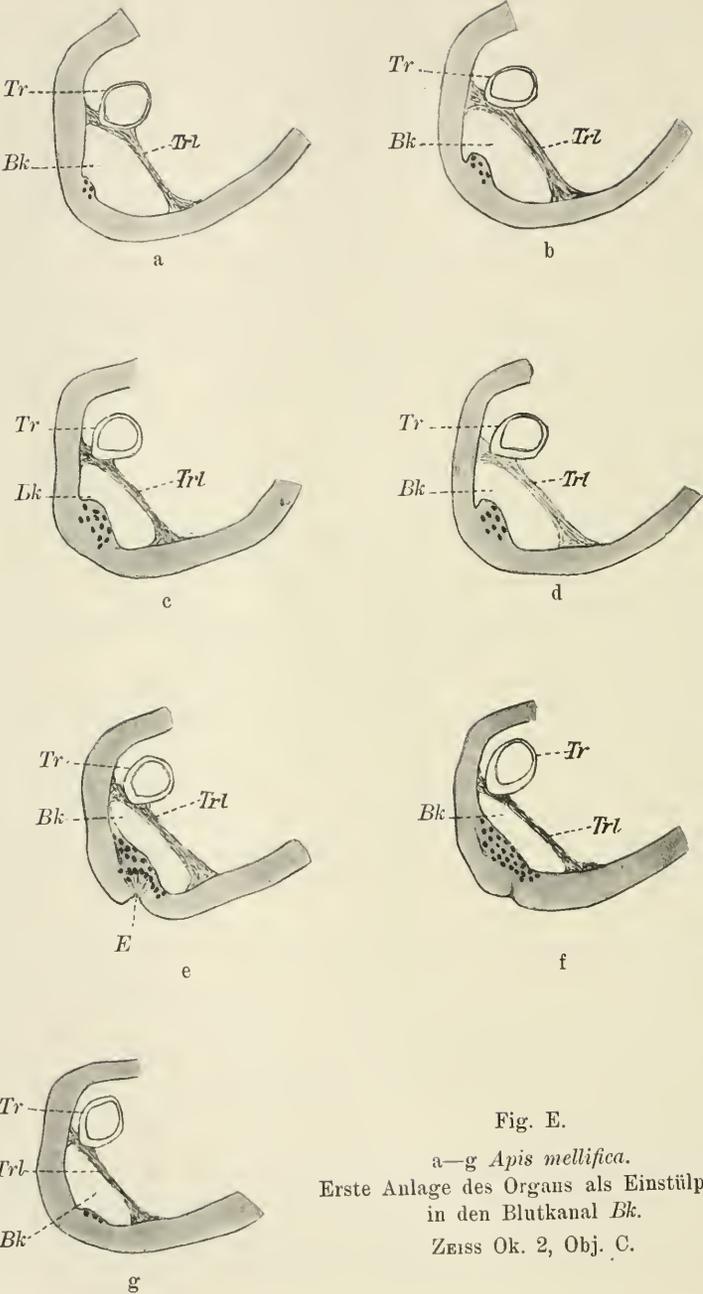


Fig. E.

a—g *Apis mellifica*.  
 Erste Anlage des Organs als Einstülpung  
 in den Blutkanal Bk.  
 ZEISS Ok. 2, Obj. C.

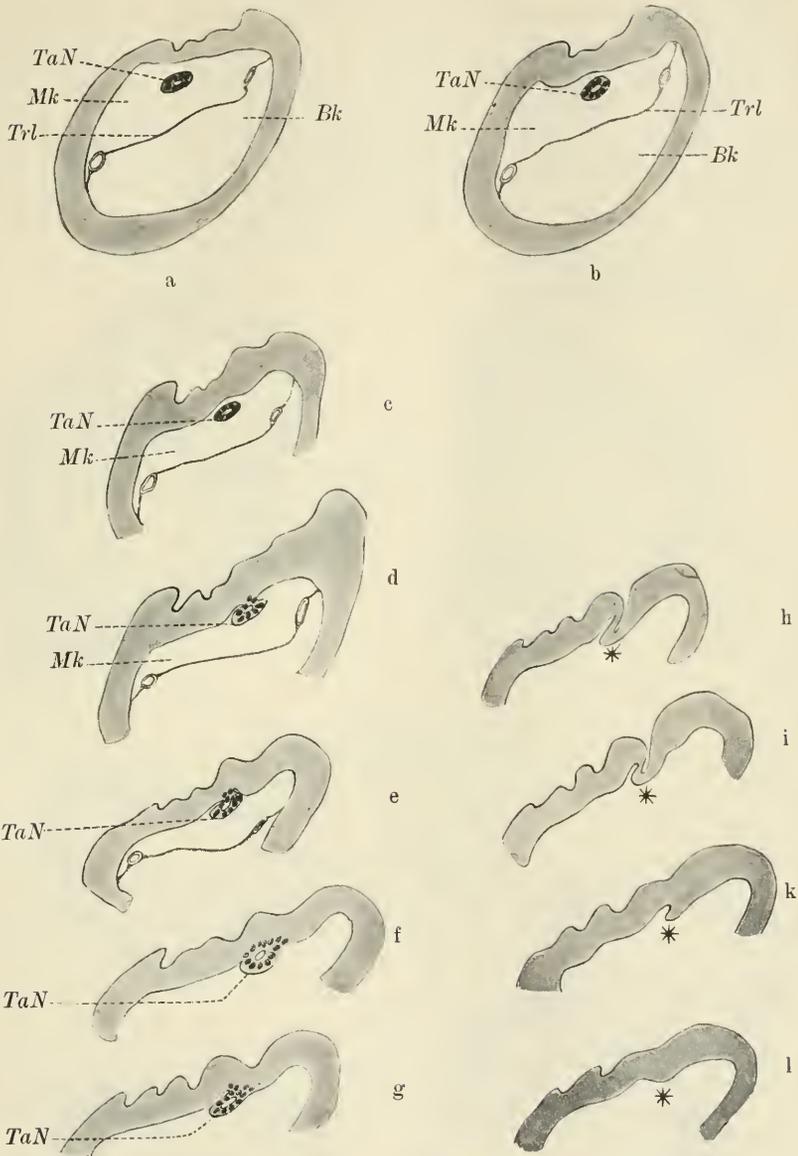


Fig. F.

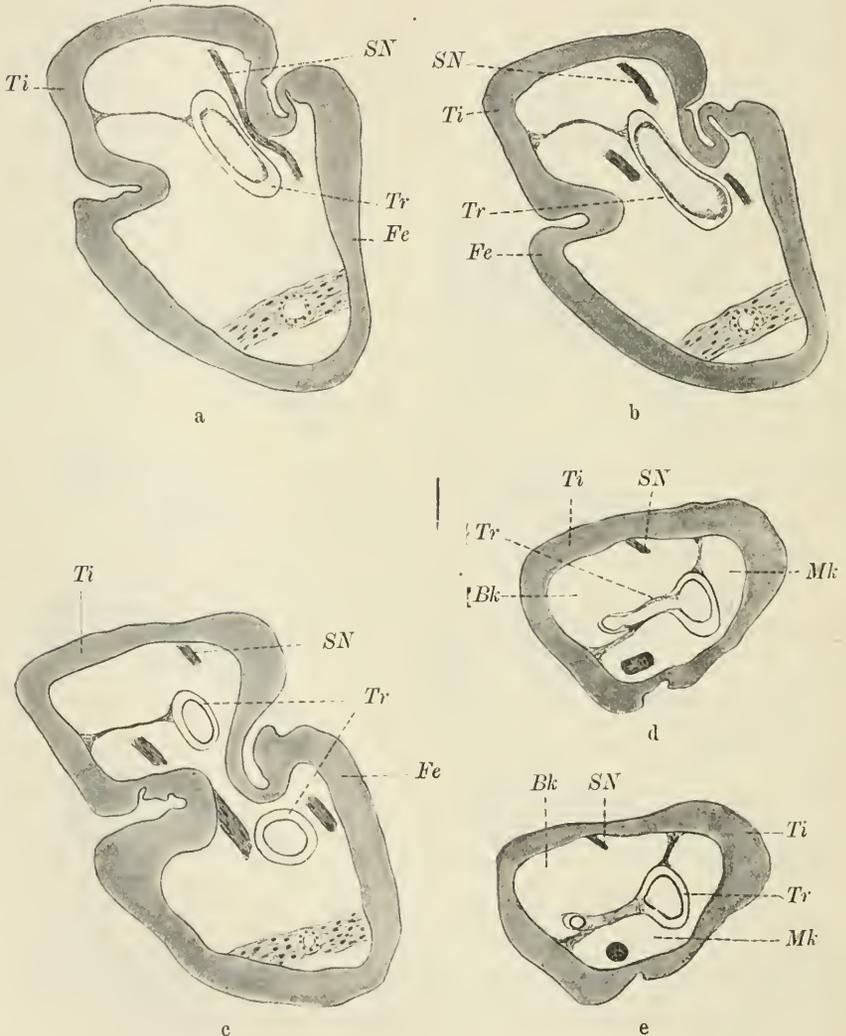
a—l *Apis mellifica*.

Allmähliche Ausstülpung des Tarsalnerven *TaN* aus der hinteren Beinwand in den Muskelkanal *Mk*.

\* Falte, aus der sich der Nerv entwickelt. ZEISS Ok. 2, Obj. C.

Tarsalnerven (*TaN*) liefert. Mesodermzellen sind auf diesem Stadium noch nicht in die Tibia eingedrungen, während sie im Femur teils vereinzelt, teils in kleinern Komplexen anzutreffen sind.

Auf den Schnitten durch die Imaginalscheiben des 9. und 10. Tages sehen wir, daß die Hypodermiseinstülpung (*Anl*) (Textfig. Ga—m) weiter in den Blutkanal vorgedrungen ist und daß sich eine erste Differenzierung in verschiedene Kerne und Zellen bemerkbar macht.



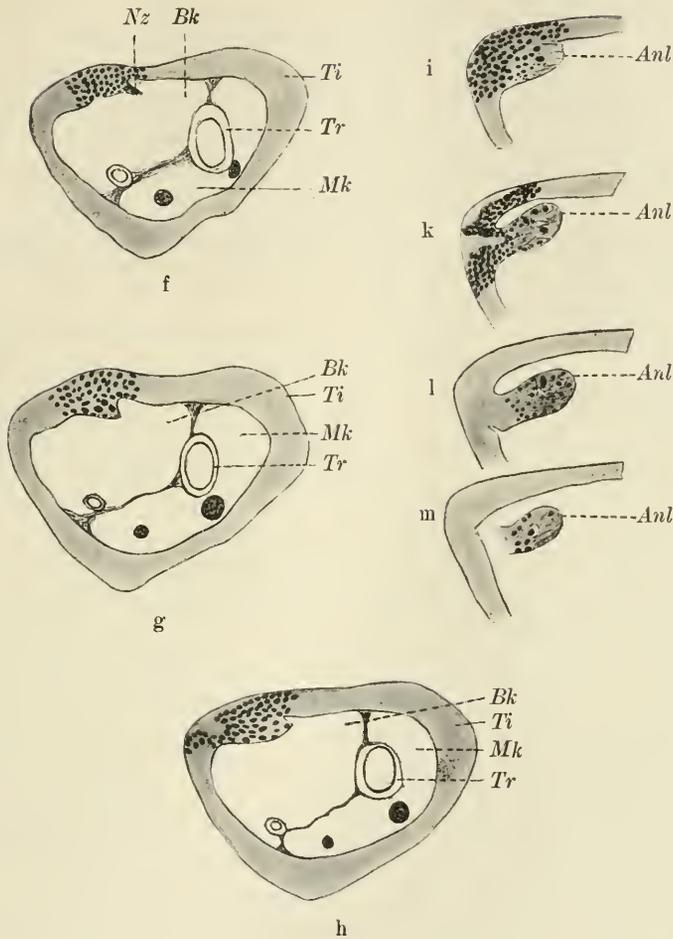


Fig. G.

a—m *Apis mellifica*.

Herantreten des Subgenalnerven *SN* an die Anlage *Anl* am 10. Tage.

ZEISS Ok. 2, Obj. C.

In dem am weitesten nach innen gelegenen Teil lassen sich die ersten Zellgrenzen unterscheiden (vgl. Taf. 19, Fig. 13 und Textfig. G1), das Protoplasma ist heller tingiert, und die Kerne sind bedeutend größer als die noch aus der Hypodermis einwandernden; die am proximalsten gelegenen Zellen haben spindelförmige Gestalt

angenommen und deuten dadurch darauf hin, daß aus ihnen die Sinneszellengruppe hervorgeht.

Unsere Schnittserie ist nun so geführt, daß zunächst Femur und Tibia im Knie tangential getroffen sind; der Subgenualnerv (SN) (Textfig. G a—e) bietet sich uns also an der Umbiegungsstelle gerade im Längsschnitt (Textfig. G a) dar. Sodann können wir diesen Nervenast distalwärts verfolgen immer an der Hypodermis entlang (Textfig. G c—f), bis er mit dem proximalen Teil der Einstülpung verwächst. Auf einem idealen Längsschnitt durch die Tibia, der unserer obenstehenden Querschnittserie entspricht, würden wir also folgendes Bild erhalten (s. Textfig. H):

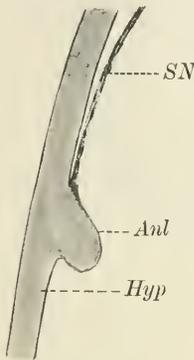


Fig. H.

Idealer Längsschnitt durch die Tibia, die Schnittserie G a—m darstellend.

Es liegt nun die Annahme nahe, nach Analogie mit der oben geschilderten hypodermalen Entstehung des tibialen Tarsalnerven (Textfig. F a—l), daß sich der Subgenualnerv auf die gleiche Weise aus der Hypodermis als Längsfalte herausdifferenziert. Hierfür jedoch kann ich keinen so sichern Beweis erbringen; zwar sendet die Chordotonalorgananlage dem Nerven einen kleinen Ast (*Nz*) entgegen, doch bleibt dieser stets in unmittelbarer Nähe der Hypodermis, wie aus Textfig. E e und Taf. 19, Fig. 12 — allerdings hier schon auf etwas fortgeschrittenem Stadium — zu ersehen ist. Andererseits habe ich auch nicht beobachten können, daß jener Nervenast allmählich in die Tibia vom Femurnerven aus hineinwächst; man kann nun annehmen, daß der kleine Fortsatz der Anlage (*Nz*) dem Subgenualnerven gewissermaßen auf halbem Wege entgegenkommt und sich mit ihm verbindet oder daß sich an jenen, an der Hypodermis entlang proximalwärts wachsenden Fortsatz neue Hypodermiszellen anschließen und sich so später als Strang abschmüren.

Diese schwierige Frage nach der Entstehung der Nerven in den Imaginalscheiben möge hier offen und einer spätern Arbeit vorbehalten bleiben.

Zwischen dem 10. und 11. Tage haben die Sinneszellen (*Sz*) (Taf. 19, Fig. 14) zum Teil ihre definitive Gestalt angenommen und sich erheblich von der Hypodermis entfernt. Man erkennt schon deutlich die Hauptgruppe, welche später die großen Kappenzellen (*Kz*) innerviert, und die seitlich verlaufende Reihe (*SzR*), welche, in zwei

Lagen angeordnet, mit den kleinen Kappenzellen in Verbindung tritt; doch steht die Sinneszellenreihe (*SzR*) noch in engem Zusammenhang mit der Hypodermis, aus der einzelne Kerne in diesen Organabschnitt übertreten. Die großen Kappenzellen (*Kz*) haben sich so weit differenziert, daß sie etwas von den Sinneszellen abgehoben erscheinen, ohne jedoch ihre innige Verbindung mit der Hypodermis zu verlieren; die in sie einwandernden Kerne sind bedeutend herangewachsen und haben ihre charakteristische Struktur angenommen, welche sie von den Kernen der übrigen Zellelemente unterscheidet. Von der Sinneszellengruppe aus haben ferner sich Plasmabrücken zu den Kappenzellen gebildet, in denen wir die Anlagen der Umhüllungszellen (*Uz*) erblicken müssen. Die Stränge sind nicht deutlich von den Sinneszellen abgesetzt, doch läßt sich ihr Eintritt in die Kappenzellen verfolgen, in deren Protoplasma sie übergehen. Auf unserer Abbildung (Taf. 19, Fig. 14) sieht man an den äußern 3 Strängen unterhalb der Sinneszellen die kleinen Kerne (*Uzk*), welche im Laufe der weitem Entwicklung in die Stränge hinabrücken und die Umhüllungszellkerne darstellen. Die Kappenzellen stehen mit ihrer Basis noch mit dem fasrigen Plasma der Hypodermis in direkter Verbindung. Nachstehende Serienschnitte (Textfig. Ja—g) folgen auf den in Fig. 14, Taf. 19 dargestellten. Hier sind schon Zellen getroffen, die sich zu akzessorischen (*accZ*) umgebildet haben; sie wuchern strahlenförmig in die Ausstülpung ein, wie aus Jb ersichtlich ist. Das Lumen (*L*), welches auf den Figuren c—e im Schnitt getroffen ist, stammt von einer tiefen Einstülpung der äußern Beinwand und erhält sich während der ganzen Entwicklung bis zum ausgebildeten Organ, wo es, um bei dem oben angewandten Bilde zu bleiben, den Hohlraum des Bechers darstellt, um den sich die Zellelemente des Organs anordnen.

Am 11. Tage treffen wir auch auf die ersten Anlagen der Stifte im distalen Ende der Umhüllungszellen; die Köpfe erscheinen als dunkle Pünktchen, denen die stark lichtbrechende Wand aufsitzt.

Da sich an diesem Tage die Beine ausstülpfen und infolgedessen sehr rasch ausdehnen, muß auch, um mit der Entwicklung gleichen Schritt halten zu können, sich das Organ beträchtlich in die Länge strecken. Wir finden daher am 12. Tage die Verbindung der Sinnes- und Kappenzellen mit der Hypodermis gelöst und nur noch an der Insertionsstelle des Organs erhalten. Von hier aus dringen allerdings noch einige Tage lang Kerne und Zellen in den distalen Teil des Organs und liefern teils Kappen-, teils akzessorische Zellen.

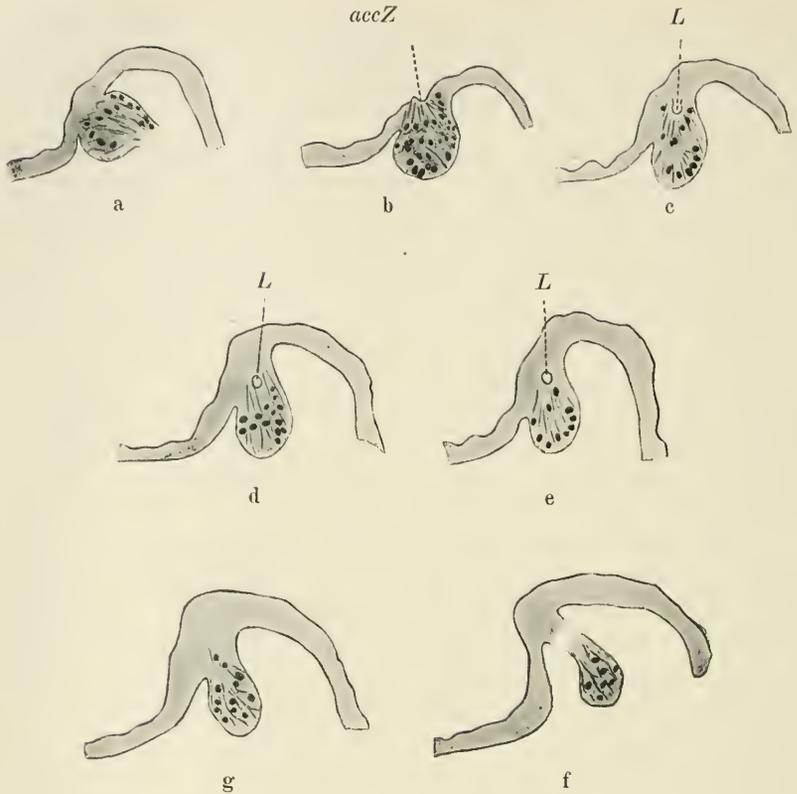


Fig. J.

a—g *Apis mellifica*.

Chordotonalorgan noch im Zusammenhang mit der Hypodermis (vgl. Taf. 19, Fig. 14).  
ZEISS Ok. 2, Obj. C.

Auf Taf. 19, Fig. 15 sehen wir einen Querschnitt durch die Tibia, in deren Blutkanal (*Bk*) das Chordotonalorgan etwas schräg geschnitten ist. Die Kerne (*Uzk*) der Umhüllungszellen sind tiefer gerückt, doch ist eine deutliche Differenzierung dieser Zellen und der Kappenzellen (*Kz*) noch nicht eingetreten; wohl aber lassen sich bei starker Vergrößerung in den Stiften die zu den Sinneszellen ziehenden Achsenfasern unterscheiden. Die Kerne der Hypodermis liegen meist schon in einer Reihe nebeneinander, und das Tracheenligament (*Trl*) ist, besonders zwischen den beiden Tracheenästen (*Tr* und *tr*), sehr dünn geworden.

In den folgenden 4 Tagen gelangt schließlich das Organ zu

seiner vollständigen Ausbildung. Am 13. Tage finden wir noch eine Einstülpung der äußern Beinwand an der Insertionsstelle. Hier wandern noch Hypodermiskerne in einem schmalen Plasmastrang (*Pst*) (Taf. 19, Fig. 16 u. 17), mit dem das Organ an der Beinwand festgeheftet ist, zu den akzessorischen Zellen; zuweilen gelangen die Kerne allein an das distale Ende des Organs (Fig. 17) und werden hier erst seinen Bestandteilen angegliedert, zuweilen umgeben sie sich aber auch gleich nach ihrem Eintritt in den Plasmastrang mit einer Zellmembran (Fig. 16) und rücken dann den übrigen Organ-elementen entgegen.

Am 15. Tage findet man nur noch eine kleine Anhäufung von Zellen an der Insertionsstelle, die sich dann in die Länge strecken und als kleine Endfasern an der Beinwand festheften. Die akzessorischen Zellen haben nun ihre definitive Lage und Größe unterhalb der Kappenzellen angenommen; bis zum 16. Tage strecken sich die Umhüllungszellen und differenzieren sich deutlich von den Kappenzellen.

So treffen wir schon am 17. Tage der Entwicklung das Organ vollkommen ausgebildet, wie wir es oben vom ausgewachsenen Tiere eingehend beschrieben haben.

### E. Zusammenfassung und Schluß.

Das Chordotonalorgan der Ameisen ist mit seinen langen Endfasern, die in die keulenförmigen Zellen übergehen, am Chitin der Beinwand festgeheftet. Auf den keulenförmigen Zellen sitzen die Kappenzellen, in die die Köpfe der Stifte hineinragen. In jedem Stift verläuft axial eine Nervenfasern; diese führt durch die langgestreckte Umhüllungszelle hindurch zu einer Gruppe von Sinneszellen, die ihrerseits von dem durch das Femur in die Tibia eintretenden Subgenualnerv innerviert werden.

Bei den Bienen finden wir im Prinzip denselben Aufbau des Organs, nur ist bei dieser Tiergruppe die Zahl der das Organ konstituierenden Zellelemente eine bedeutend größere als bei den Ameisen.

Auch bei den übrigen untersuchten Hymenopteren konnten wir keine Abweichung vom allgemeinen Bau des Chordotonalorgans feststellen.

So ist man wohl zu der Annahme berechtigt, daß es sich bei allen Hymenopteren um homologe Bildungen handelt. Nun haben wir ferner gesehen, daß auch zwischen dem Organ der Orthopteren

und dem der Hymenopteren in Lage und Bau große Ähnlichkeit besteht. Allerdings ist bei den Hymenopteren eine Zellenreihe, nämlich die keulenförmigen Zellen, eingeschaltet, während sich doch bei den Orthopteren die Kappenzellen zu den Endfasern ausziehen. Ob wir deshalb auch die Chordotonalorgane dieser beiden Tiergruppen homologisieren dürfen, mag dahingestellt bleiben.

Auffallend ist es, wie frühzeitig das Organ in der Entwicklung angelegt wird: schon am 8. Tage nach der Eiablage bildet sich aus den Hypodermiszellen der Tibia eine kleine Wucherung in den Blutkanal hinein, aus der allein das ganze Organ hervorgeht, am folgenden Tage tritt die erste Differenzierung der Zellen ein, und am 10. und 11. Tage kann man deutlich Sinnes-, Umhüllungs- und Kappenzellen unterscheiden. Am 11. und 12. Tage gelangen die Stifte zur Ausbildung, am 13. Tage liegt der nervöse Teil des Organs frei im Blutkanal, nur noch durch die sich aus der Hypodermis herausdifferenzierenden akzessorischen Zellen mit dieser verbunden. Da die Beine jetzt ausgestülpt sind und ziemlich rasch wachsen, tritt in den folgenden Tagen eine Streckung des Chordotonalorgans ein; am 15. und 16. Tage bilden sich die Endfasern aus, und am 17. Tage hat die Entwicklung des Organs ihr Ende erreicht.

Wir haben also gesehen, daß es sich hier um eine rein ectodermale Bildung handelt, die sich im Laufe der Entwicklung aus der Hypodermis an Ort und Stelle herausdifferenziert. Die frühe Anlage des Organs macht es auch wahrscheinlich, daß sein Ursprung in der Phylogenie sehr weit zurückliegt.

Bedenkt man nun, daß das Chordotonalorgan bei ♂, ♀ und ♀ in gleicher Lage und Ausbildung vorkommt, also auch wohl gleiche Funktion hat, so kann man annehmen, daß das Organ kaum von Bedeutung ist bei spezieller Leistung der einzelnen Kasten im Bienen- oder Ameisenstaate. Die Ansichten der meisten Forscher über die Funktion der Chordotonalorgane gehen dahin, daß diese Organe Gehörfunktionen dienen; ist es doch sehr wahrscheinlich, daß die isolierte Lage, die Stiften mit der Achsenfaser und nicht zuletzt die Anschwellung der Trachee, vor der das Organ liegt, die Perception der Schallschwingungen erleichtert bzw. durch Mitschwingung erhöht.

---

## Literaturverzeichnis.

- V. ADELUNG, N., 1892, Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 54.
- BETHE, A., 1903, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig.
- BOLLES LEE, A., 1883, Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 23.
- V. BUTTEL-REEPEN, 1900, Sind die Bienen Reflexmaschinen? in: Biol. Ctrbl., Vol. 20.
- ESCHERICH, K., 1906, Die Ameise, Braunschweig.
- FOREL, A., 1874, Les Fourmis de la Suisse.
- GRABER, V., 1875, Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien.
- , 1881, Über die stiftetführenden oder chordotonalen Sinnesorgane bei den Insecten, in: Zool. Anz., Jg. 4, No. 91.
- , 1881, 1882, Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insecten, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 20, 21.
- GÜNTHER, K., 1901, Über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat.
- HENSEN, V., 1866, Über das Gehörorgan von Locusta, in: Z. wiss. Zool., Vol. 16.
- HERBIG, C., 1902, Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von Gryllus domesticus, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 61.
- JANET, CH., 1894, Sur les nerfs de l'antenne et les organes chordotonaux chez les Fourmis, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 118.
- LEYDIG, F., 1851, Anatomisches und Histologisches über die Larve von Corethra plumicornis, in: Z. wiss. Zool., Vol. 3.
- , 1860, Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten, in: Arch. Anat. Physiol.
- LUBBOCK, J., 1879, On the anatomy of Ants, in: Trans. Linn. Soc. London.

- NAGEL, A., 1894, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe, in: Zoologica, Heft 18, Vol. 7.
- OYEN, L., 1901, Der chordotonale Sinnesapparat des *Bacillus Rossi*, Dissertation, Leipzig.
- RÁDL, E., 1905, Über das Gehör der Insekten, in: Biol. Ctrbl., Vol. 25.
- VAN REES, J., 1889, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat.
- RULAND, F., 1888, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane bei Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 46.
- SCHENK, O., 1903, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren, in: Zool. Jahrb., Vol. 17, Anat.
- SCHMIDT, O., 1875, Die Gehörorgane der Heuschrecken, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 11.
- SCHWABE, J., 1906, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: Zoologica, Heft 50, Vol. 20.
- v. SIEBOLD, TH., 1844, Über das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren, in: Arch. Naturgesch.
- VOM RATH, O., 1888, Über die Hautsinnesorgane der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 46.
- , 1896, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden, *ibid.*, Vol. 61.
- VERHOEFF, K., 1903, Über Tracheatenbeine, in: Nova Acta Acad. Leop. Car., Vol. 81.
- WASMANN, E., 1909, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, Stuttgart.
- WEISMANN, A., 1863, Die Entstehung des vollendeten Insekts in Larve und Puppe, Frankfurt a. M.
- , 1866, Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*, in: Z. wiss. Zool. Vol. 16.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Zeichnungen, mit Ausnahme von Fig. 6, sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat auf Objektischhöhe entworfen worden.

<i>accZ</i> akzessorische Zellen	<i>Pst</i> Plasmastrang
<i>Ak</i> Ausführungskanäle	<i>R</i> lichtbrechender Ring
<i>Anl</i> Anlage des Chordotonalorgans	<i>S<sub>1</sub></i> Sehne des Tibiastreckers
<i>Ax</i> Nervenfasern	<i>S<sub>2</sub></i> Sehne des Tarsusbeugers
<i>Bk</i> Blutkanal	<i>Sh</i> Sinneshaare
<i>Drz<sub>1</sub></i> femorale Drüsenzellen	<i>SN</i> Subgenualnerv
<i>Drz<sub>2</sub></i> tibiale Drüsenzellen	<i>SO</i> Chordotonalorgan
<i>Ef</i> Endfasern	<i>St</i> Stifte
<i>Gz</i> Ganglienzellen	<i>Stk</i> Stiftkopf
<i>Hyp</i> Hypodermis	<i>Stw</i> Stiftwand
<i>I</i> Insertionsstelle	<i>Sz</i> Sinneszellen
<i>Klz</i> keulenförmige Zellen	<i>Szk</i> Sinneszellenkern
<i>Km</i> Kegelmembran	<i>SzR</i> Sinneszellenreihe
<i>Kn</i> Knick der Nervenfasern	<i>Tr</i> Trachee
<i>Kz</i> Kappenzellen	<i>Tra</i> Tracheenast
<i>Lf</i> Längsfurche der Trachee	<i>Trbl</i> blasenartige Anschwellung der Trachee
<i>Mbk</i> Membrankanäle	<i>Trc</i> Tracheenkommunikation
<i>Mk</i> Muskelkanal	<i>Trl</i> Tracheenligament
<i>N</i> Nerv	<i>TSt</i> Terminalstrang
<i>Nz</i> Nervenzellen	<i>Uz</i> Umhüllungszellen
<i>P</i> Porus	<i>Uzk</i> Umhüllungszellkern
<i>Pk</i> Porenkanäle	

## Tafel 17.

Fig. 1. Schematisches Übersichtsbild über Lage und Anordnung des Chordotonalorgans in der Tibia von *Lasius niger* ♀. 1. Bein. Die An-

heftungsstelle der Endfasern *Ef* am Chitin liegt außerhalb der Tafelebene. Der zu dem Subgennalganglion ziehende Nerv *N* löst sich in Ganglienzellen *Gz* auf, welche die Sinneshaare *Sh* und das Chordotonalorgan *SO* innervieren. *Tr* Trachee, *Bk* Blut-, *Mk* Muskelkanal.

Fig. 2. Frontalschnitt durch die Tibia von *Formica sanguinea* ♀. Vor der blasenartigen Anschwellung der Trachee *Trbl* liegt der Subgennalnerv *SN* mit dem Chordotonalorgan *SO*. Der aus der Tracheenblase entspringende kleine Tracheenast *Tra* tritt in der Mitte der Tibia mit der Stammtrachee in Kommunikation *Tre*. *Lf* Längsfurche der Trachee.

Kombiniert aus 4 aufeinanderfolgenden Schnitten.

Fig. 3. Femorale Drüsenzellen *Drx*<sub>1</sub> mit Ausführungskanälen *Ak* im Kniegelenk von *Camponotus herculeanus* ♀. 1. Bein. *Hyp* Hypodermis, *S*<sub>1</sub> Sehne des Tibiastreckers.

ZEISS Ok. 2, Obj. E. Schnitt 30  $\mu$ .

Fig. 4. Tibiale Drüsenzellen *Drx*<sub>2</sub> mit Ausführungskanälen *Ak* im Tibiotarsalgelenk von *Formica sanguinea* ♀. 2. Bein. *S*<sub>2</sub> Sehne des Tarsusbeugers.

ZEISS Ok. 2, Obj. E. Schnitt 30  $\mu$ .

Fig. 5. Tibialnerv mit Subgennalganglionzellen *Gz* von *Lasius fuliginosus* ♀. 1. Bein. Die Ganglienzellen innervieren Sinneszellen *Sx*, welche mit dem Terminalstrang *TSt* das Chitin durchsetzen und durch die Porenkanäle *Pk* mit den Sinneshaaren *Sh* oder durch die Membrankanäle *Mbk* mit der Außenseite des Beines in Verbindung treten. *Hyp* die unter den Membrankanälen vom Chitin abgehobene Hypodermis.

ZEISS Komp.-Ok. 4, Obj. E. Schnitt 30  $\mu$ .

#### Tafel 18.

Fig. 6. Sinneskegel von *Camponotus ligniperdus* ♂, der sich auf dem lichtbrechenden Ring *R* erhebt. *Km* Membran des Kegels mit Porus *P*. *SN* Subgennalnerv mit Sinneszelle *Sz* und Terminalstrang *TSt*.

Fig. 7. Chordotonalorgan von *Formica sanguinea* ♀. Von der Insertionsstelle *I* aus durchdringen die Endfasern *Ef* die Hypodermis *Hyp* und gehen in die keulenförmigen Zellen *Klz* über; diesen sitzen die Kappenzellen *Kz* auf, in denen die Stifte *St* liegen, deren Spitzen aber ragen in die Umhüllungszellen *Uz* hinein. Vom Stiftkopf *Stk* aus kann man die Nervenfaser *Ax* durch die Umhüllungszellen verfolgen bis zu den Sinneszellen *Sx*, die vom Subgennalnerven *SN* innerviert werden. *Szk* Sinneszellenkern, *Uzk* Umhüllungszellkern.

Kombiniert aus 2 aufeinanderfolgenden Schnitten.

ZEISS Komp.-Ok. 2. Homogene Immersion 1,5 mm.

Fig. 8. Frontalschnitt durch die Tibia von *Apis mellifica*. 20. Tag der Entwicklung. Vgl. Fig. 9.

Der Subgennalnerv *SN* zieht zu den Sinneszellen *Sx* und zu der Sinneszellenreihe *SxR*, die in die Umhüllungszellen *Uz* übergehen; diese

ragen hinein in die Kappenzellen  $Kz$ , an die sich die akzessorischen Zellen  $accZ$  anschließen, die schließlich teils durch Verwachsen  $Hyp$ , teils durch Endfasern  $Ef$  mit der Hypodermis in Verbindung treten.

Kombiniert aus 3 Schnitten von je  $10 \mu$ . ZEISS Ok. 2, Obj. C.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Tibia von *Apis mellifica*. 20. Tag der Entwicklung. Vgl. Fig. 8.

$Kz$  Kappenzellen des Chordotonalorgans, verbunden durch die Umhüllungszellen  $Uz$  mit den Sinneszellen  $Sz$  im Blutkanal  $Bk$ .  $SN$  Subgenualnerv,  $Tr$  Trachee.

ZEISS Ok. 2, Obj. C. Schnitt  $15 \mu$ .

Fig. 10. Kappenzellen  $Kz$  und Umhüllungszellen  $Uz$  von *Camponotus herculeanus* ♀. 1. Bein, stärker vergrößert.  $Stk$  Stiftkopf, an dem die durch die Stiftwand  $Stw$  zentral verlaufende Nervenfasern  $Ar$  ansetzt.  $Kn$  Knick der Nervenfasern nach ihrem Austritt aus der Stiftöffnung.

ZEISS Komp.-Ok. 6. Immers.  $\frac{1}{12}$ ". Schnitt  $12 \mu$ .

#### Tafel 19.

Fig. 11. Kappenzellen  $Kz$  und Umhüllungszellen  $Uz$  von *Apis mellifica*, stärker vergrößert. Stiftkopf  $Stk$ , an dem die Nervenfasern  $Ar$  entspringt, die durch die Umhüllungszelle zu der Sinneszelle  $Sz$  zieht.

ZEISS Komp.-Ok. 6. Homog. Immers. 3,0. Schnitt  $10 \mu$ .

Fig. 12. *Apis mellifica*. Schnitt durch die Anlage des Chordotonalorgans am 8. Tage der Entwicklung. Die am weitesten eingestülpten Zellen  $Nz$  lassen schon eine erste Differenzierung erkennen.  $Hyp$  Hypodermis.

ZEISS komp. Ok. 2. Homog. Immers.  $\frac{1}{12}$ ". Schnitt  $7,5 \mu$ .

Fig. 13. *Apis mellifica*. Schnitt durch die Einstülpung am 10. Tage der Entwicklung; vergrößertes Bild von Textfig. G1.  $Anl$  Anlage mit etwas mehr differenzierten Zellen.  $Hyp$  Hypodermis.

ZEISS Ok. 4, Obj. C. Schnitt  $10 \mu$ .

Fig. 14. *Apis mellifica*. Die Differenzierung der Einstülpung ist zwischen dem 10. und 11. Tage schon so weit vor sich gegangen, daß man die Zellelemente des Organs unterscheiden kann. Mit der Hypodermis  $Hyp$  stehen die Kappenzellen  $Kz$  und die Zellen der Sinneszellenreihe  $SzR$  noch in innigem Zusammenhang. Unter den Sinneszellen  $Sz$  erkennt man einige Umhüllungszellkerne  $Uzk$ , die später in die Plasmastränge, welche zu den Kappenzellen ziehen, einwandern, so daß jene die Umhüllungszellen  $Uz$  darstellen.

ZEISS Ok. 4, Obj. C. Schnitt  $5 \mu$ .

Fig. 15. *Apis mellifica*. Querschnitt durch die Tibia am 12. Tage der Entwicklung. Das Chordotonalorgan, im Blutkanal  $Bk$  liegend, ist etwas schräg getroffen. Die Umhüllungszellkerne  $Uzk$  sind noch nicht in die Umhüllungszellen hinabgewandert. Die Kappenzellen  $Kz$  haben sich

gestreckt. Das Tracheenligament *Trl*, welches die große und kleine Trachee *Tr*, *tr* verbindet, ist auf diesem Stadium schon sehr dünn geworden.

ZEISS Ok. 2, Obj. C. Schnitt 20  $\mu$ .

Fig. 16. *Apis mellifica*. Hypodermis *Hyp* mit einwuchernden, zu akzessorischen Zellen werdenden Zellen; diese wandern auf dem Plasmastrang *Pst* zum Chordotonalorgan. 2 Längsschnitte durch die Tibia kombiniert. 13. Tag der Entwicklung.

ZEISS Ok. 4, Obj. E.

Fig. 17. *Apis mellifica*. Längsschnitt durch die Tibia am 13. Tage der Entwicklung. Aus der Hypodermis *Hyp* wandern Kerne auf dem Plasmastrang *Pst* zum Organ, wo sie sich zu akzessorischen Zellen umbilden.

ZEISS Ok. 4, Obj. E. Schnitt 10  $\mu$ .

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Zur Neurologie der Hirudineen.

Von

G. Ascoli.

(Aus dem Institut für allgemeine Pathologie und Histologie der  
Kgl. Universität Pavia. — Vorstand Prof. C. GOLGI.)

Mit Tafel 20—23.

---

### I. Der Bau der Nervenfasern und die Struktur der Achsenzyylinder.

Bei geeigneter Anwendung der Reduktionsmethoden bringt die Versilberung des Nervensystems der Hirudineen einige Struktureinzelheiten der Nervenfasern mit bemerkenswerter Deutlichkeit zur Anschauung.<sup>1)</sup>

---

1) Die Methode, die mir die besten Resultate und die Präparate zu beiliegenden Tafeln geliefert, ist folgende.

Die dorsal aufgeschnittenen, längs und quer, mittels Igelstacheln, auf Korkplatten wohl ausgespannten Tiere werden in alkoholischer Silbernitratlösung ( $\text{AgNO}_3$  — am besten zu feinem Pulver verrieben — unter Erwärmen in 95–96% Alkohol zu 5% Lösung eingetragen) fixiert; nach einigen Minuten von der Korkplatte abgelöst, verbleiben sie in der Fixierflüssigkeit 24–48 Stunden, bei Brutwärme. Dann werden sie für weitere 24–48 Stunden, bei Bruttemperatur in 10% wässriges Silbernitrat übertragen. Nach ganz oberflächlicher Abspülung folgt Reduktion in Amidol (Amidol-HAUFF 0,5 g, Natriumsulfit kryst. 10 g, Aq. 100) in 6–8 Stunden und Übertragung in Glycerin. Nach 1–2 Tagen lassen sich die Stücke, die man nach Möglichkeit mechanisch von oberflächlichen

Die sorgfältig isolierten Nerven stellen sich nach dieser Behandlung als hellgelbe Stränge dar, auf deren zartem durchsichtigem Grunde die Nervenfibrillen als hier und da verflochtene, wellige Längsstreifen dunkel, fast schwarz in scharfer Zeichnung sich abheben (Fig. 1).

Die Streifung ist jedoch durchaus nicht gleichmäßig und eiförmig.

Die Fibrillen sind zunächst nicht durchweg gleichen Kalibers, sondern zum Teil stark, zum Teil schwach bis zu überraschender Zartheit. Sie sind ferner nicht gleichmäßig durch den Nervenquerschnitt verteilt. Eine gewisse Anzahl hält zwar unabhängigen Verlauf und annähernd gleichen Abstand inne. Ein großer Teil der Fasern ordnet sich aber in verschiedener Weise zu Bündeln; diese setzen sich bald aus wenig — 3 bis 4 — Fibrillen, bald aus einer größern Anzahl, etwa 10 und mehr, zusammen; bald stellen sie sich endlich als starke Stränge dar, in deren Innern dünne Fibrillen sich zu Dutzenden und aber Dutzenden aufs dichteste zusammendrängen.

Die verschiedene Anordnung entspricht verschiedenen Arten von Nervenfasern. Die mechanische Aufsplitterung der Nerven, durch Zerpufung und Quetschung, läßt sie als isolierte Gebilde zur Anschauung bringen.

Die derart ausgelösten Fasern stellen sich als regelmäßig zylindrische Schläuche mit nahezu homogener Grundsubstanz dar; im Innern des Schlauches verlaufen und verteilen sich die vereinzelt oder zahlreichen Fibrillen, je nach der Faserart verschieden (Fig. 2, 3, 4).

In den Fasern, die mehr denn eine Fibrille führen, ist die Anordnung gewöhnlich keine einfach unabhängig parallele. Das häufigere Vorkommnis ist, daß 2 oder mehr Fibrillen nach einer Strecke unabhängigen Verlaufs einander nahe rücken und bald optisch verschmelzen; ein andermal wieder sieht man eine Fibrille, die über eine gewisse Strecke durchaus einheitliches und unabhängiges Verhalten aufgewiesen, sich in 2 Tochterfibrillen aufspalten, die nun

---

Niederschlägen und Inkrustationen reinigt, ziemlich gut zu Zupf- und Isolationspräparaten zum Einschluß in Glycerin verarbeiten.

Bei genügend dünnen Präparaten (Darmwand) kann gelegentlich Nachvergoldung (Goldtonbad; Abschwächung in Kaliumpermanganat-Schwefelsäure  $\frac{1}{2}$  bzw.  $1\frac{0}{100}$ ); schweflige Säure  $\frac{1}{2}\frac{0}{10}$ ; Aq. dest.) und Grundfärbung mit Eosin-Orange, Einschluß in Gummisyrup, mit Vorteil zur Anwendung kommen.

eine Zeitlang selbständig verlaufen, dann aber wieder untereinander oder mit andern Fibrillen derselben Faser verschmelzen. Es kommt auf diese Weise stets zur Bildung scharf gezeichneter langgestreckter Fibrillennetze, deren Maschen je nach der Anzahl der in der Faser enthaltenen Fibrillen dichter oder lockerer gewoben erscheinen.

In den die überwiegende Mehrzahl darstellenden Fasern mit bloß 2—4 Fibrillen (Fig. 2) kommt demgemäß ein sehr lockeres Netz mit weitem, langausgezogenem, spärlichem Maschenwerk zustande; dieses erhält ferner auch infolge des Umstandes ein besonderes Gepräge, daß unter den Fibrillen, die an seiner Bildung Anteil haben, meist eine Hauptfibrille die andern durch weit stärkeres Kaliber überwiegt.

Auch die mittelstarken, reichlicher fibrillenführenden Fasern verhalten sich in ähnlicher Weise (Fig. 3). Sie setzen sich ebenfalls aus starken wie dünnen Fibrillen zusammen; die Maschen des Netzes sind ausgesprochen längsgedehnt, ob sie zwar bereits wesentlich kürzer und dichter als jene der lockern Fasern der ersten Gruppe sind.

Die mächtigen strangartigen Fasern (Fig. 4) führen hingegen überwiegend Fibrillen schwachen bis zartesten Kalibers. Diese sind, wie bereits angedeutet, in jenen kolossalen Fasern in überraschend reicher Zahl enthalten und bilden durch die in rascher Folge sich wiederholenden Teilungen und Verschmelzungen ein überaus dichtes, zartes und verwickeltes Maschenwerk, das die ganze Faser durchwebt und ihr fast schwammiges Gepräge aufdrückt. Auch in diesen Gebilden sind die Fibrillenmaschen mehr oder weniger längsgestreckt; doch überwiegt der Längsdurchmesser den queren meist nur um ein geringes und kommt dementsprechend der netzförmige Bau um so deutlicher, einfacher und regelmäßiger zum Ausdruck.

Die beschriebenen Strukturen der Nervenfasern werden durch die Silbermethode, wie gesagt, mit bemerkenswerter Deutlichkeit dargestellt. Die Schärfe der Bilder ist in guten Präparaten fast überraschend und dürfte kaum den Zweifel auftauchen lassen, daß die netzförmige Bildung bloß durch verwickelte Geflechte oder Verschlingungen vorgetäuscht werde.

Die Betrachtung minder gelungener Präparate mag aber leicht zu dieser Annahme verleiten. In diesen entgeht eine ganze Anzahl zarterer Fibrillen der Färbung; die Verbindungsäste, die zum größern Teil aus den dünnern Zweigen der sich aufspaltenden Fibrillen bestehen, kommen nicht zur Darstellung; die Bündel erscheinen weit lockerer, und die

Berührung und Spaltung der Fibrillen kommt nur ausnahmsweise oder zumindest viel seltner zur Beobachtung. Es darf demnach nicht wundernehmen, daß die Fibrillen der Nervenschläuche von anderer Seite (APATHY, VAN GEHUCHTEN) als gegenseitig unabhängige Gebilde beschrieben worden sind; es genügt sich zu vergegenwärtigen, daß die kolossalen Fasern der 3. Gruppe von jenen Forschern als aus etwa einem Dutzend Fibrillen bestehend dargestellt werden <sup>1)</sup>, während in den Präparaten, denen meine Beschreibung entnommen, ihre übergroße Anzahl eine genaue Zählung als nahezu unmöglich erscheinen läßt.

Die netzförmige Struktur der Fasern ist nicht wohl als Kunstprodukt aufzufassen.

Die genetzten Fasern kommen nämlich nicht nur in den Nervenstämmen, sondern auch in ihren peripheren Verästelungen zur Beobachtung. Da sieht man sie denn gelegentlich, durch ihr besonderes Aussehen unverkennbar gekennzeichnet, mitten zwischen andern Fibrillen verlaufen, die unter Umständen viel dichter gedrängt erscheinen als die Fibrillen der Netze; trotzdem wahren aber jene Elemente sichtlich ihre Unabhängigkeit und stellen sich derart ohne weiteres als Gebilde anderer Wertigkeit dar. Die Methode der Darstellung neigt demnach nicht zur Verklebung auf stärkste ange-näherter, unabhängiger Fibrillen.

Der netzförmige Bau der Fasern scheint vielmehr eine der Anordnung der Neurofibrillen in den Ganglienzellen entsprechende anatomische Struktur darzustellen. Sicherlich läßt sich eine ganze Anzahl von Netzfasern gelegentlich oft über weite Strecken bis zu den Ganglienzellen, aus denen sie hervorgehen, verfolgen: da sieht man nicht nur das Netz der Nervenfaser unmittelbar in das Neurofibrillengerüst der Ursprungszelle übergehen, sondern es entspricht überdies auch meist der Bau des Zellnetzes dem Gepräge des Netzes der Faser (Fig. 5).

Eine weitere interessante morphologische Beziehung zwischen Zell- und Fasernetzen ist in dem Verhalten der Fibrillen an der Gabelung der Fasern — namentlich der 2. Gruppe — gegeben, die an den Teilungsstellen der Nerven leicht zur Beobachtung kommen (Fig. 3). Die Spaltung und Umordnung der Fibrillen, die diese Auf-

---

1) Vgl. APATHY, in: Mitth. zool. Stat. Neapel 1897, tab. 24, fig. 6; VAN GEHUCHTEN, Anatomie du système nerveux 1906, p. 150.

teilung begleitet, wiederholt in auffallender Ähnlichkeit die Bilder der Teilung der Zellfortsätze in segmentalen und sympathischen Ganglien.

Die mitgeteilten Tatsachen reihen sich den nicht eben zahlreichen Befunden zur Struktur der Nervenfasern in vielleicht klärender Weise an. Die bisherigen Angaben stehen untereinander in ziemlich scharfem Widerspruch. Während von einigen Forschern (APATHY, MÖNCKEBERG u. BETHE<sup>1)</sup>, VAN GEHUCHTEN) auf Grund genügend klarer Bilder die Unabhängigkeit der Neurofibrillen in den Nervenfasern vertreten wird, wird von anderer Seite (CAJAL<sup>2)</sup>, LUGARO<sup>3)</sup>, allerdings ohne zwingende tatsächliche Unterlage, eine netzförmige Anordnung der Fibrillen des Achsenzylinders angenommen.

Dazu stellen nun die hier beschriebenen Befunde fest, daß einigen der zugunsten der Unabhängigkeit der Neurofibrillen angeführten Tatsachen — der Struktur der Nervenschläuche der Hirudineen nach APATHY und VAN GEHUCHTEN — die ihnen zuerkannte Bedeutung nicht zukommt.

Sie weisen ferner in den Nerven der Hirudineen ein besonders günstiges Material zur unzweideutigen Feststellung des Vorkommens neurofibrillärer Achsenzylindernetze, wenigstens für einzelne Gruppen von Nervenfasern, nach.

## II. Das sympathische System.

Die peripheren, insbesondere die motorischen und sensiblen Nerven der Hirudineen sammeln sich zum größten Teil zu mächtigen segmental-symmetrischen Stämmen und treten durch diese in unmittelbare Beziehung zum nervösen Zentralorgan.

Ein geringerer, keineswegs aber unbeträchtlicher Teil der Nerven folgt jedoch in seiner Anordnung einem andern Gesetze; er bildet das zuerst von BRANDT<sup>4)</sup> unterschiedene, dann von LEYDIG<sup>5)</sup> HERMANN<sup>6)</sup>, LEUCKART<sup>7)</sup>, BRISTOL<sup>8)</sup> näher geschilderte, jüngst von

1) MÖNCKEBERG u. BETHE in: Arch. mikrosk. Anat., 1899. — BETHE, Allg. Anat. d. Nervensystems, 1903.

2) Textura del sistema nerv., 1899.

3) in: Riv. Patol. nervosa e mentale, 1905.

4) BRANDT, Medizin. Zool., 1829.

5) LEYDIG, Hdbch. vergl. Anat., 1864.

6) HERMANN, Das Centralnervensystem von Hirudo medicinalis, München 1875.

7) LEUCKART, Parasiten d. Menschen, I., 1894.

8) BRISTOL, in: Journ. Morphol., 1898.



Der Ring weist einen äußerst regelmäßigen typischen Bau und durchaus symmetrische Anordnung auf.

Die beiden symmetrischen Verbindungsstränge (Taf. 22 *V*) zum segmentalen System nehmen an seinem Aufbau in der Weise teil, daß sie nach ganz kurzem Verlaufe nach vorn unten an der Seitenwand des Schlundes in zwei lockere Strangbündel sich gabeln, deren eines dorsal (Taf. 22 *DSK*), das andere ventral (Taf. 22 *VSK*) von der Speiseröhre dem symmetrischen Faserzuge der andern Seite zustreben.

So kommt ein Nervenring zustande.

Dieser gestaltet sich dadurch zu einem Ganglienring, daß beiderseits an der Gabelung der Verbindungsstränge und am Übergange von der Seitenwand des Schlundes zum Schlundboden sowie, unpaar, am Mittelstück des dorsalen Halbringes sich beträchtliche, ja an letztern Stellen mächtige Gruppen von Ganglienzellen den Faserbündeln anlagern und die beiden akzessorischen Kopfganglien (Taf. 22 *A*), die paarigen ventralen Kieferganglien (Taf. 22 *VK*) und das unpaare dorsale Kieferganglion (Taf. 22 *DK*) bilden.

Die 3 Kieferganglien entsprechen, wie leicht ersichtlich, den 3 Kiefern, denen sie durch ihre anatomische Anordnung einigermaßen genau zugewiesen sind. Doch ist diese Zugehörigkeit nur für das dorsale Ganglion strenger ausgeprägt. Die paarigen Ganglien sind mehr seitlich gelagert und etwas schräg nach vorn gerichtet; so kommen sie mehr denn zu den Kiefern zu den Seitenfurchen derselben in Beziehung und erstreckt sich das Verteilungsgebiet ihrer Hauptäste gleichzeitig über die Unterkiefer und die seitlich angrenzenden Teile des Oberkiefers.

Die aus den Kieferganglien austretenden Nervenstämme stellen ein erstes Strahlungsgebiet des sympathischen Systems dar. Jedes Ganglion entsendet gerade, oder etwas schräg nach vorn zu, einen mittlern und zwei seitliche Hauptstämme (Fig. 22 *KN*); diese entspringen aus der kopf- und schlundwärts gerichteten Fläche des Ganglienringes aus den entsprechenden Teilen der Ganglien. Der Ursprung der Seitennerven liegt am Übergange der Ganglien in den Nervenring; im Dorsalganglion beziehen sie aber auch von der Mitte der Ganglien Nervenwurzeln, die als schwächliche Bündel dicht neben dem Mittelnerven austreten und nach kurzem schrägen Verlauf mit den seitlichen Stämmen verschmelzen.

Die Unabhängigkeit dieser Hauptstämme bleibt nur auf eine ganz kurze, nach Bruchteilen von Millimetern bemessene Strecke

gewahrt. Danach lösen sie sich — der dorsale Mittelnerv nach Einschaltung einer kleinen gangliösen Anschwellung — durch wiederholte Teilung in mäßig starke Äste zweiter Ordnung auf, die sich vielfach durch Seitenbündel in Verbindung setzen (Taf. 22 *KG*). Infolge der Anordnung der dieserart hervorgehenden Nervenbündel um die Auffaserung des Mittelnerven kommen somit drei, nicht streng voneinander geschiedene Nervengeflechte zustande, die in die Kieferkegel eindringen und unter fortgesetzter Aufsplitterung und Verflechtung ihre Faser- und Drüsenmasse durchweben. Im wesentlichen bestehen diese Kiefergeflechte aus Nervenfasern mit vielfach verzweigten Fibrillen und nur einzelnen, hier und da zwischen die Faserzüge und in den Verlauf der Fibrillen eingeschobenen Ganglienzellen. Gegen die freie Schlundfläche der Kiefer zu bis dicht an dieselbe entsenden die Geflechte aus den oberflächlichen Maschen strahlig gerichtete Faserbüschel; in diese sind langgestreckte zellige Gebilde nervöser Natur in größerer Zahl eingeschaltet.

Ein zweites Hauptstrahlungsgebiet des sympathischen Schlundringes wird durch die Nervenäste dargestellt, welche unmittelbar oder unter Vermittlung gemeinsamer stärkerer Schaltstücke als ein längsgerichtetes Büschel von Nervenbündeln rundum vom Ringe nach vorn hin abzweigen. Die Stränge der Bildung (Taf. 22 *L*) sind an der Gabelung der Verbindungsstränge und in deren nächster Nähe, namentlich auf der Strecke zum Unterkieferganglion, besonders dicht gedrängt; sie strahlen hier als ein helmbuschartiges Gebilde in etwa 5 mäßig starken, ziemlich regelmäßig längsgerichteten Bündeln beiderseits symmetrisch nach vorn.

Die Äste zweiter Ordnung dieser Strahlung zweigen von den Längsnervenbündeln nach kürzestem Verlauf, fast rechtwinklig, quer gegen die Mittellinie und überwiegend nach unten zu ab und streben festonartig den Querbündeln der andern Seite entgegen (Taf. 22 *F*). In ihren Verlauf sind mit großer Regelmäßigkeit große ovale korallenähnliche Ganglienzellen eingelagert. Mehrfache Verbindungen durch Seitenäste verleihen auch dieser Bildung ein geflechtartiges Gepräge und setzen sie an der Basis der Kieferkegel auch zu deren Nerven-netz in Beziehung. Das Geflecht liegt in den tiefern Schichten der Schlundwand; durch dünne gegen die Oberfläche zu strebende Nervenbündel leitet sich von ihm ein dicht unter dem Schlundepithel ausgebreitetes, ziemlich regelmäßig rhomboidalmaschiges Nerven-netz ab (Taf. 22 *R*). Mit seinen zahlreichen in den Verlauf der vielfach verzweigten Fibrillen eingeschalteten Zellen von nervösem Charakter

ordnet sich dieses Netz als periphere Bildung, dritter Ordnung, dem Büschel der Sympathicusgabelung zu.

Andrerseits sondert sich von dem tiefen Geflechte auch eine Anzahl stärkerer Stränge ab, die von den festonartigen Querbündeln, meist nahe ihrem Ursprung aus dem Längsbüschel, und gleich jenen unter Einschaltung von korallenartigen Ganglienzellen nach rückwärts abzweigen (Taf. 22 *SW*). In spitzem Winkel gegeneinander und zur Mittellinie zu verlaufend umschlingen sie den Schlund, treten mit diesem unter Überkreuzung der Commissuren zwischen Ober- und Unterschlundganglienmasse durch den segmentalen Nervenring und vereinigen sich endlich zu einem mächtigen medianen Nervenstrang — dem Hauptstrang des sympathischen Systems —, der dorsal von der Segmentalganglienreihe die Darmwand in Längsrichtung durchstreicht (Taf. 23 *H*).

Dem Verlauf der Wurzeln des Sympathicusstranges wird aber — wie mit den sonstigen um den sympathischen Nervenring angeordneten Gebilden der Fall — ebenfalls durch das Vorkommen mehrfach verbindender Äste ein geflechtartiges Gepräge aufgedrückt; ebenso wie die Ausbreitung des Hauptstranges in der Darmwand eine geflechtartige ist, in welcher die in ziemlich unregelmäßiger Anordnung seitlich austretenden Äste unmittelbar und durch Nebenzweige, unter Einschaltung von vereinzelt oder gruppierten Ganglienzellen in ihrem Verlaufe und an den Knotenpunkten, in unentwirrbarer Weise sich verweben (Taf. 22 und 23).

Es baut sich somit zusammenfassend anatomisch betrachtet das sympathische Nervensystem der Hirudineen aus dem Schlundring, den Kiefergeflechtem, dem Schlundgeflechte und dem Darmgeflechte auf. Der Schlundring ist durch symmetrische Verbindungsstränge mit der Oberschlundganglienmasse verknüpft und setzt sich aus 5 durch Commissuren verbundenen Ganglien — dem unpaaren dorsalen Kieferganglion und den paarig symmetrischen akzessorischen Kopf- und Unterkieferganglien — zusammen. Aus den Kieferganglien gehen unter Vermittlung von je 3 Stämmen — Mittel- und Seitennerven — die entsprechenden tiefen Kiefergeflechte und aus deren oberflächlichen Maschen die Kieferbüschel hervor.

Aus dem akzessorischen Kopfganglion und seinen Commissuren entspringen die Längsbüschel des Schlundes. Diese Längsbüschel entsenden die Reihe der Querfestone und bilden mit diesem das tiefe Schlund- und Buccalgeflecht. Von diesem leitet sich einerseits das oberflächliche Schlundnetz her; andererseits zweigen von demselben

Geflecht vor allem durch Vermittlung der Festons die Wurzeln des Hauptstranges und das Darmgeflecht nach rückwärts ab und beschließen die Reihe der Bildungen des sympathischen Systems, die übrigens alle an den gegenseitigen Grenzgebieten, ohne scharfe Scheidung, durch Verbindungsäste ineinander übergehen.

---

Die nervösen Zellen, aus denen sich die beschriebenen anatomischen Gebilde des sympathischen Systems aufbauen, unterscheiden und kennzeichnen sich je nach der Bildung, der sie angehören, in scharfer Weise; die verschiedene anatomische und funktionelle Stellung drückt den Ganglienzellen, von ihrer verschiedenen Anordnung, von der Zahl und Verteilung ihrer Fortsätze abgesehen, ein unverkennbares cytologisches Gepräge auf.

Die Zellen des sympathischen Zentralgebildes — des visceralen Schlundringes — lassen sich entsprechend diesen cytologischen Eigentümlichkeiten in zwei große Ordnungen einteilen. Die eine derselben umfaßt die Zellen der akzessorischen Kopfganglien und die Zellenverbände der Kieferganglien, die sich dem Eintritt der Seitencommissuren anlagern; die andere begreift den übrigen größeren Bestand der Kieferganglien.

Die den akzessorischen Kopfganglien und den Kieferganglien gemeinsamen Zellen (Taf. 20, Fig. 6) — deren Kerne, wie bei den sonstigen einschlägigen Zellen allgemein, keine auffallend unterscheidenden Merkmale darbieten — überwiegt im Größenverhältnisse die den Kieferganglien eigentümliche um ein bedeutendes. Der mächtig ausgebildete Zelleib ist unregelmäßig, mehr oder weniger den verfügbaren Raumverhältnissen angepaßt, bald birn-, bald halbkugel- bis schalenförmig, bald auch zylindrisch, im allgemeinen plump gestaltet.

Er geht unvermittelt, ein andermal unter birnförmiger Verschmächtigung in einen mäßig starken, einfachen, selten durch gablige Spaltung unmittelbar an der Wurzel verdoppelten Stielfortsatz über. Der Zelleib ist allseitig wohl umschrieben und gegen die Nachbargebilde abgesetzt; eine Zellmembran ist nicht nachweisbar, eine Zellhülle wird einzelnen Zellen manchmal, doch nicht regelmäßig vom Stützgewebe beige stellt. Das Neurofibrillengerüst breitet sich dicht unter der Zelloberfläche als ein engmaschiges, ungemein zart und fein gewobenes Netz aus; es ist einschichtig und sendet keinerlei Fäden nach dem Zellinnern zu; das Gewebe der

durchweg dünnen Fibrillen ist ungemein gleichförmig und gleichmäßig, ohne Anordnung und Verdichtung um Sammelfasern oder Strahlungen; nur um den Stielfortsatz hat eine Verstärkung einzelner Stränge und eine Vergrößerung des Netzes statt. In den Stiel hinein setzt sich das Neurofibrillengerüst durch 2—4 miteinander verflochtene, teils starke, teils dünne Stränge fort, um in der Folge von ihm in verschiedener Weise abzuzweigen und sich zu verästeln.

Eine Anzahl solcherart gekennzeichnete Zellen umscheidet die Gabelung des Verbindungsstranges in doppelter bis dreifacher lockerer Schicht (Taf. 22 *A*). Die Fortsätze ziehen ziemlich geraden Wegs strahlig ungeteilt zu der durchstreichenden, an der Gabelung in Bündeln abzweigenden Fasermasse und gesellen sich nach Aufteilung und oft verwickelter Verästelung ihrer Fibrillen (vgl. Fig. 6, Taf. 20) zu deren Zügen einfacher, starker wie schwacher Fasern.

So baut sich das akzessorische Kopfganglion auf.

In ähnlicher Weise lagern sich in den Kieferganglien Zellen derselben Art an die von der Gabelung her einstrahlende Commissurfaserung (Taf. 21 *N*). Eine besondere Erwähnung verdient nur die Tatsache, daß die Zellen häufig einen Doppelfortsatz besitzen, dessen schwächerer Ast gegen den Hauptfortsatz einer andern Zelle hin ablenkt und mit diesem vereint zur Fasermasse hinzieht (Fig. 6, Taf. 20).

Es stellen jedoch diese großzelligen Gruppen nur den geringern Teil des Zellenmantels der Kieferganglien dar. Dieser ist nach der Schlundseite hin der austretenden Nerven und Faserbündel wegen sehr lückenhaft und nur auf den vom Schlunde abgewendeten Flächen wohlausgebildet; hier zeigt er sich, neben den angedeuteten Zellengruppen der lateralen Commissurwinkel, der Hauptsache nach aus viel kleinern, dicht gedrängten, oft optisch miteinander verschmolzenen Ganglienzellen durchaus eigentümlicher Gestalt und auffallender Anordnung aufgebaut (Taf. 22 *M*, Taf. 20, Fig. 7 u. 8).

Ihrer geringern — selten die Hälfte, meist etwa  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  der Zellen der Nebenganglien betragenden — Größe entsprechend haben diese Gebilde, in ihren einfachen Formen, einen nur sehr mäßig entwickelten Zelleib. Ihre Gestalt ist etwas unregelmäßig prismatisch. Eine Zellmembran ist nicht nachweisbar; dagegen sind die Zellen häufig durch vom Stützgewebe beige stellte Hüllen umscheidet; nicht selten sind solche Hüllen scheinbar mehreren zu Gruppen oder Strängen vereinigten Gebilden gemeinsam.

Das Neurofibrillengerüst ist nicht auf die äußern Schichten beschränkt, sondern durchsetzt im allgemeinen den ganzen Zelleib.

Es ist etwas unregelmäßig, besteht aus dickern und dünnern Fasern und ordnet sich in den größern Formen gelegentlich zu einem Doppelnetz in Beziehung zum Kerne und zur Zelloberfläche (Taf. 20, Fig. 8). Häufig bezeichnet eine umschriebene Vergrößerung und Verknäuelung des Netzes die Stelle des Fortsatzes und Faseraustritts. Die meist in Mehrzahl (2—4) abzweigenden Fibrillen bleiben für gewöhnlich eine Strecke lang vor ihrer Aufteilung und Verästelung vereint; nicht selten schlägt jedoch eine Fibrille von Anfang an einen vom Hauptbündel unabhängigen Weg ein.

Die also in ihren Grundzügen gekennzeichneten Gebilde ordnen sich zum Aufbau der Kieferganglien in einer für ein nervöses Zentralorgan ungewöhnlichen Weise. Dicht gedrängt, häufig unmittelbar aneinanderstoßend vereinigen sie sich zu Gruppen oder zu Zellensträngen, die durch dünne straffe Scheiden von Stützgewebe voneinander abgegrenzt werden.

Es besteht somit der entsprechende Zellmantel der Kieferganglien aus Zellenbalken, die einander vielfach in Nachahmung des Baues drüsiger Organe in verwickelter Weise durchflechten.

Die Zelleiber der Einzelgebilde der Stränge und Lappen sind sichtlich zum großen Teile voneinander unabhängig. Daneben muß aber doch die auffallende Tatsache erwähnt werden, daß dies für eine ganze Anzahl von Gruppen nicht der Fall ist; die Zellgrenzen schwinden, und die anstoßenden Zellen mit gemeinsamer Stützgewebshülle scheinen unmittelbar ineinander überzugehen (Fig. 6).

Dem ungewöhnlichen Baue des Zellenmantels der Kieferganglien entsprechen eigentümlich verwickelte Beziehungen der Neurofibrillen-netze und ihrer Fortsätze.

Um zur Fasermasse des Ganglions zu gelangen, müssen die den Mantelzellen entstammenden Fibrillen sich durch die enggedrängten Zellen und Zellenstränge oft auf längern Umwegen durchzwängen. Dabei vereinigen sich meist die Fortsätze benachbarter Zellen zu kleinen Bündeln, die weiterhin zu stärkern Faserzügen sich verbinden. Noch lange jedoch vor Erreichung der zentralen Fasermasse entsenden die Fortsätze der Zellen und die kleinern Bündel Seitenzweige, welche andern Zellfortsätzen zustreben und mit diesen zu andern Bündeln sich vereinigen. Infolge der häufigen Wiederholung der Verzweigungen bildet sich innerhalb der schmalen bindegewebigen Scheidewände der Mantelschicht ein verwickeltes Geflecht aus, durch welches die Zellen in mannigfacher und unüberschaubarer Weise in Wechselbeziehung treten (Taf. 20, Fig. 7). Andererseits

wird durch diese geflechtartige Anordnung der Zellfortsätze bewirkt, daß schon mit den kleinern Faserbündeln Fibrillen entferntester Herkunft in die zentrale Fasermasse einstrahlen.

Die anatomische Wechselbeziehung, welche durch die Anordnung der Zellen und die Verflechtung der Fortsätze zwischen den Zellgebilden der Mantelschicht der Kieferganglien gesetzt wird, erhellt bereits aus diesen Erhebungen als eine ungemein enge. In der Tat erreicht sie überhaupt die Grenze der Möglichkeit mikroskopischer Beobachtung. Denn es bleiben zwar die Fortsätze einzelner Zellen meist im Geflechte auf längere Strecken unabhängig verfolgbar, und es zeigen sich die Fasernetze der Ganglienzellen gewöhnlich von denen der Nachbargebilde abgeschlossen. Es kommen aber daneben durchaus nicht vereinzelt auch vollkommene optische Verschmelzungen stärkerer Fibrillen verschiedener Herkunft vor; es werden durch Fibrillen längern oder kürzern Verlaufs Brücken zwischen den Netzen verschiedener Zellen geschlagen; man trifft endlich auf Gebilde, wo der scheinbaren protoplasmatischen Verschmelzung anstoßender Zelleiber auch die optisch untrennbare Verknüpfung der Fibrillennetze entspricht (Taf. 20, Fig. 7).

---

Die Zellen (Taf. 20, Fig. 9) des tiefen Schlundgeflechtes — Längsbüschel. Querfestons und Sympathicuswurzeln — sind mittelgroß. Der gut entwickelte Zelleib hat im allgemeinen ellipsoidische Gestalt, doch nur sehr unsicher gezeichnete Grenzen; jede eigne oder von Nebengebilden beige stellte Hülle fehlt.

Was diesen Zellen ihr unverkennbares Gepräge aufdrückt, ist ihr Neurofibrillennetz mit seinen Fortsätzen und ihre Lagerung. Das in einfacher Lage in den äußern Zellschichten ausgebreitete Fasernetz stellt sich als ein ungemein zierliches und regelmäßiges Geflecht mittelstarker Stränge dar, die sich unter Bildung gleichartiger Rechtecke und Rhomboide zu einem geschlossenen eiförmigen Körbchen verweben; an den Eipolen verknoten sich die Stränge einigermaßen und gehen beiderseits in einfasrige oder aus 2—3 Fibrillen weitmaschig geflochtene Fortsätze aus. Diese Bildungen treten von Strecke zu Strecke als längliche Verdickungen im Verlauf der Faserbündel des tiefen Schlundgeflechtes besonders an seinen Knotenpunkten auf (Taf. 20, Fig. 9; Taf. 22, F) und rufen durch diese Art der Einschaltung in das einigermaßen geschmeideähnlich angeordnete Gebilde zugleich mit ihrer regelmäßigen Form

und der facettenartigen Zeichnung des oberflächlichen Netzes lebhaft das Bild von Zierkorallen oder Perlen ins Gedächtnis.

Die aus dem Fasernetz der Korallenzellen austretenden Fibrillen teilen sich bald im Schlundgeflechte auf; durch meist annähernd rechtwinklige Abzweigung von Seitenästen, die sich mehrfach wiederholt, durchstreichen sie dessen Maschen nach allen Seiten und setzen sich mit den Nachbargebilden in Verbindung (Fig. 9). Die dadurch entstehenden Beziehungen sind ungemein verwickelt und lassen bei den großen gegenseitigen Abständen der Zellen kaum darüber eine Entscheidung zu, ob ein ununterbrochener Übergang von Fasern eines Netzes in ein anderes statthabe. Aber auch die verhältnismäßig einfachen Beziehungen des einzelnen Zellennetzes zu den Fasern des Bündels, in das es eingeschaltet, entziehen sich einer vollkommen sichern Beurteilung; denn einerseits sind die Zellgrenzen durchaus unsicher und geben zur Trennung der Zelle von den vorüberstreichenden Fasern keinen Anhalt; andererseits ist die Anlagerung eine derart dichte, daß die Unterscheidung der ins Netz einstrahlenden von den anliegenden Fasern überhaupt zweifelhaft wird (Fig. 9).

Die Zellen (Taf. 20, 21, Fig. 10, 11) des oberflächlichen Schlundgeflechtes weisen im allgemeinen die wohlbekannten Merkmale der Sinneszellen auf.

Von ihren Fortsätzen abgesehen ist ihre Größe stets gering: der Zelleib ist wenig entwickelt, eine Zellmembran oder beige-stellte Hülle nicht vorhanden. Das Neurofibrillennetz umstrickt mit wenigen Maschen dickerer und dünnerer Fasern dicht den Zellkern und setzt sich in 2—3 lange, weithin sich verzweigende Fortsätze fort. Der eine derselben strebt unmittelbar oder nach Durchstreichung benachbarter Faserbündel gegen das Schlundepithel und dringt zwischen dessen Zellen ein, um hier, häufig mit einer knopf-förmigen Auftreibung, dicht an der Oberfläche zu endigen; dabei entsendet er auf diesem Wege meist verzweigte seitliche Sprossen, die sich dicht unter und zwischen den Deckzellen verteilen. Der andere ebenfalls einfasrige Einzel- oder Doppelfortsatz verästelt sich in den Maschen des oberflächlichen Schlundnetzes und in dessen Verbindungszügen zum tiefen Geflecht. Durch die hervorgehenden dickern bis allerdünnsten nach allen Richtungen sich verteilenden Fasern stellen sich die mannigfachsten engen Beziehungen zwischen den Zellen dieses Netzes her (Fig. 11), die in der hier und da nachweisbaren

optischen Verschmelzung dicker Fasern benachbarter Zellen ihren grob sinnfälligen Ausdruck finden (Fig. 10, Zellenpaar rechts).

---

Die Kiefernetze sind ihrem Baue nach dem oberflächlichen Schlundgeflecht beizuordnen. Ihr Zelleib ist ebenfalls wenig entwickelt; das Neurofibrillennetz als enges Körbchen um den Kern gestrickt; ein langer Fortsatz mit knopf- oder auch büschelförmigem Ende strebt nach der freien Oberfläche; ein anderer zieht ganglienwärts. Eigentümlich ist diesem Geflecht nur die Anordnung der Zellen, die von den oberflächlichen Maschen des Netzes in strahligen Büscheln nach der Kieferoberfläche zu abzweigen, und die größere Unabhängigkeit, infolge deren die Zellen innerhalb der Büschel in keinerlei gegenseitige Beziehung treten und die Verzweigung und Verflechtung ihrer Fibrillen erst nach ziemlich langem Verlaufe ganglienwärts nach Auflösung der Büschel im Geflechte statthat.

---

Unter den Bildungen des sympathischen Systems ist das Darmgeflecht (Taf. 23), das als Endglied ihrer Reihe sich anfügt, das vielgestaltigste und abwechslungsreichste. Es umstrickt das Darmrohr durch in seinen Muskelschichten allseitig verzweigte, miteinander verwobene starke und dünne, bis einfaserige Fibrillenbündel in weiten Maschen, die insgesamt an den ununterbrochen an der Bauchseite in der Mittellinie fortlaufenden mächtigen Hauptstrang anknüpfen. Den Faserbündeln sind in nicht übersichtlicher, wohl auch nicht regelmäßiger, Anordnung nervöse Zellen einzeln oder in Gruppen an- und eingelagert.

Die Zellen sind nach Größe und Gestalt, Ausbildung ihres Fasernetzes, Zahl und Art ihrer Fortsätze dermaßen verschieden, daß ihre erschöpfende Beschreibung und Einteilung im Rahmen einer zusammenfassenden Darstellung besser durch die Schilderung einzelner häufiger vorkommender, morphologisch weit abliegender und scharf gekennzeichnete Bildungen ersetzt wird.

Zu den auffallend typisch wiederkehrenden Gebilden zählt eine Gruppe größter ovaler mit mehrfachem Fortsatz versehener Zellen (Fig. 12, 13). Ihr Zelleib erreicht eine mächtige Ausbildung; an sich entbehrt er jeder Hülle — eine solche wird, jedoch nicht regelmäßig, vom Stützgewebe beigestellt. Die Abgrenzung des Zelleibs von den Nachbargebilden ist meist durchaus deutlich; sie verwischt

sich oder verschwindet nur an den Stellen, an denen die Zelle durch Fortsätze oder in anderer Weise zu andern nervösen Bildungen des Darmgeflechts in Beziehung tritt.

Das Neurofibrillennetz prägt durch seine durchaus eigentümliche Ausbildung der Zelle einen unverkennbaren Stempel auf. Entsprechend dem größten Teil der Zelloberfläche breitet es sich dicht unter derselben in einfacher Lage als ein zierliches Geflecht zartester Fasern aus; nach einer Breitseite der Zelle hin jedoch werden die Fäden zusehends dicker, nach kurzer Strecke strangartig; sie knäueln sich auf, verstricken sich unregelmäßig, senden einzelne Schleifen zum meist nahe anliegenden Kern und verwirren sich in dessen Nachbarschaft an einer umschriebenen Stelle zu einem dicken platten Knoten von etwa Zellkerngröße. Das Bild ist so eigenartig, daß in dem entsprechenden Hinweise die beste Kennzeichnung dieser Knotenzellen gegeben scheint.

Vom Fasernetze zweigen einzelne Fibrillen in 2—3 dünne Fortsätze nach verschiedener Richtung ab; eine aus mehreren Fibrillen geflochtene Faser entspricht dem ansehnlichen Hauptfortsatz der Zelle, in den sich der Zelleib einem Quadranten des Ellipsoids entsprechend verjüngt.

Ein recht häufiges Vorkommnis stellen Gebilde von geringerer, immerhin aber beträchtlicher Größe dar, deren Fasernetz in einigermaßen ähnlicher Weise ausgebildet ist. Es ist ebenfalls entsprechend dem überwiegenden Teil der Zelloberfläche als ein zartes Gewebe in den Außenschichten der Zelle verbreitet und vergrößert und verstrickt sich an umschriebener Stelle in der Nähe des Kernes; doch führt dies hier nicht zur Entstehung eines massigen Knotens, sondern es kommt nur zur Bildung einer starken netzigen Platte (Fig. 13 links und oben).

Die Fortsätze strahlen in Zwei-, Drei- und Mehrzahl nach verschiedener Richtung aus; meist beziehen sie ihre durchschnittlich mittelstarken Fibrillen vom Rande oder der Nachbarschaft der Zellplatte; ein Fortsatz überragt die andern wesentlich an Mächtigkeit durch die Ausbildung der den Fibrillen beigegebenen Protoplasma-hülle; die entsprechende Faser hat auf eine größere oder geringere Strecke geflechtartige Anordnung. Die Zellgrenzen sind auch hier im allgemeinen deutlich abgesetzt; eine eigne Hülle fehlt und wird nur ausnahmsweise von Nachbargebilden ersetzt.

Von diesen großen zartfaserigen Gebilden mit Netzplatte oder Knoten unterscheiden sich die mittelgroßen Zellen, von ihrer Gestalt

abgesehen, meist durch die grobe Faserung und minder oberflächliche Lage ihres Netzes; seine Ausbreitung ist je nach der Zellart wechselnd, einmal einschichtig, ein andermal durch den Zellkörper verbreitet. Eine Hülle ist allgemein nicht vorhanden, die Zellgrenzen meist deutlich abgesetzt (Fig. 12, 14, 15).

Auch kleine und kleinste nervöse Zellen sind im Darmgeflecht in reicher Zahl vertreten (Fig. 15). Unter den kleinern Elementen verdienen die spindelförmigen Gebilde ihres auffallenden Gegensatzes zu den Knoten- und Plattenzellen wegen besondere Erwähnung (Fig. 15, 16).

Ihre Größe sinkt auf ein Viertel und noch kleinere Bruchteile der großen Zellen. Die Gestalt ist langgestreckt spindelförmig, selbst der Kern nimmt gelegentlich an dieser Verbildung teil. Das Zellnetz ist aus mäßig starken und dünnen Fibrillen gemischt ziemlich gleichmäßig dicht durch die Mittel- und Innenschichten des Zelleibs gewoben; es strahlt mit einfachen oder geflechtartigen Fasern in die von beiden Enden der Spindel einfach oder gablig gedoppelt abgehenden Fortsätze aus; nur ausnahmsweise zweigen einzelne Fasern in dünnen Fortsätzen seitlich in der Richtung der Querdurchmesser ab. Von den Fortsätzen abgesehen ist der Zellkörper allgemein scharf gezeichnet und unterschieden; eigne oder Stützhüllen fehlen fast durchweg.

Die von den Fasernetzen dieser verschiedenartigen Zellen ausstrahlenden Fibrillen lassen sich in dem nicht allzu dichten Darmgeflechte häufig auf überaus lange Strecken hin verfolgen (Taf. 23). Da sieht man sie zumeist eine Zeitlang unverändert innerhalb eines größern oder kleinern Bündels dahinstreichen. An eine Teilung oder Kreuzung des Geflechtes angelangt teilen sie sich hierauf in zwei annähernd ebenso starke, ein andermal gleich oder ungleich schwächere Fibrillen, die sich nun verschiedenen Zügen zugesellen; die Teilung kann sich so aber und abermals wiederholen, und es gelangen hiedurch die Zweigfibrillen in ganz schwache, nur aus wenigen, ja aus einer einzelnen Fibrille bestehende Bündel. Diese Einzelfasern durchziehen nun das lockere Gewebe der Darmwand für sich oder — häufig — unter dichter Anlagerung an Muskelfasern, die sie über mäßige Strecken hin begleiten, überkreuzen, umschlingen, dann wieder verlassen, um an andern Muskelfasern das Spiel zu wiederholen (Taf. 23). Dann aber verlassen diese Einzelfasern das Darmwandgewebe und dessen Muskelgeflecht; sie streben wieder stärkern Nervenbündeln zu, gesellen sich zu denselben und gehen in ihnen auf.

Das Geflecht der Darmwand stellt sich demnach in gewisser Hinsicht als in sich geschlossen dar.

Die gegenseitigen Beziehungen der Bestandteile dieses Systems sind jedoch ihrerseits nicht einfach und ohne weiteres übersichtlich.

So weit sich die Fibrillen im Gewirr der Fäden auf längere Strecken hin verfolgen lassen, zeigt sich wohl, daß sie ihre Unabhängigkeit durch verwickelte Verästelungen hindurch über ausgedehnte Gebiete zu wahren vermögen.

Andrerseits aber entziehen sich die freien Endigungen oder sonstigen Endapparate der unzähligen Zweigfibrillen in zumindest überraschender Weise der Beobachtung (Taf. 23).

Diesen negativen Erfahrungen gegenüber gewinnen jene Tatsachen an Bedeutung, welche die innigen Beziehungen beleuchten, die gelegentlich zwischen verschiedenen Zellen und Fasernetzen des Darmgeflechtes vorliegen.

Da ist zunächst das nicht seltne Vorkommen der optischen Verschmelzung der Zelleiber zu Gruppen vereinigter Ganglienzellen (Fig 13, 14).

Die zwar meist hüllenlosen, aber dennoch gegen die Umgebung aufs deutlichste abgesetzten Ganglienzellen verreinigen sich hie und da in der Zwei- oder Mehrzahl zu von dem Nachbargewebe scharf unterschiedenen Gruppen, in denen die zu den verschiedenen Kernen gehörigen Zelleiber in keiner Weise gegeneinander abgrenzen und zu einer einheitlichen Protoplasmamassen zusammenfließen.

In derartigen Synneurien können nun neben den Zellkernen auch die Neurofibrillenetze eine gewisse Selbständigkeit wahren: ein andermal ist aber auch diese Unterscheidung durchaus unmöglich und stellen die Fasernetze der verschmolzenen Zellen ebenfalls ein optisch untrennbares Gebilde dar (Fig. 13, 14).

Endlich kommt es auch gelegentlich zur Vereinigung von Fortsätzen und Fibrillen, die sich beiderseits nach unabhängigen Zellen verfolgen lassen. In solchen Fällen sieht man den Zelleib der einen Zelle sich in die Hülle der entsprechenden Fortsatzfibrille fortsetzen, diese ununterbrochen bis zur Begegnung mit dem entgegengestrebenden Fortsatz der andern Zelle begleiten und mit dessen Scheide verschmelzen, während die Fibrillen sich miteinander verflechten oder ebenfalls optisch vollkommen verschmelzen (Fig. 12, 15, 16, 17).

---

Nach der Darstellung der auf Grund des Silberverfahrens erhobenen Tatsachen zur Anatomie und Histologie des sympathischen

Systems der Hirudineen ist der Versuch ihrer Verknüpfung zu einem Gesamtbilde seines Aufbaues geboten.

Um die dem System durchgehend eignen Merkmale kurz zusammenzufassen, besteht dieses aus verschieden gestalteten und angeordneten Zellen, aus deren wechselnd um den Kern gesponnenem Neurofibrillennetz eine die Zahl der Zellen weit übertreffende Anzahl von Neurofibrillen ausstrahlt, die durch wiederholte Teilung ins ungeheure wächst; die Fibrillen ordnen sich in verschiedener Weise zu Zügen und Geflechten. In diesen Faserungen lassen sich für eine verhältnismäßig beschränkte Zahl von Fibrillen entsprechende Ausläufer — Sinnesknöpfe und Büschel (Fig. 10, 11) — nachweisen; für die große Mehrzahl ist eine Endigung weder frei im Geflechte noch an den Ganglien- und Sinneszellen noch an den mutmaßlich innervierten Organen nachweisbar (Taf. 20, 21; Fig. 7—17, Taf. 23).

Es besteht somit ein eigentümlich überraschendes Mißverhältnis zwischen den in beschränkter Zahl und ausnahmsweise nachweislichen Endigungen und der Unzahl von Fibrillen.

Dieses Mißverhältnis wird unter der Annahme begreiflich, daß die Fibrillen nicht nur innerhalb der Zellen, sondern auch außerhalb, in den Geflechten und Geweben, netzartig in Verbindung treten, sei es, daß die Fasern einer Zelle nach ihrer Aufteilung sich irgendwie wieder vereinigen und zum Stammgebilde zurückkehren, sei es, daß die Fibrillen getrennter Zellen verschmelzen und verschiedene Zellgebiete verbinden.

Einige der bei der Schilderung der sympathischen Ganglien und Geflechte angeführten Tatsachen scheinen vor allem letzterer Möglichkeit das Wort zu reden (Fig. 10; Fig. 12, 15, 16; Fig. 17, 13, 14, 7).

Es sind dies die fast durchgehends sich wiederholenden Vorkommnisse vollkommener optischer Verschmelzung der Zelleiber, der Fibrillennetze, der Fortsätze benachbarter oder entfernterer Zellen.

Die Zellen des sympathischen Systems der Hirudineen scheinen nach alledem keineswegs durchaus streng in sich abgeschlossene Elemente darzustellen; einer unbefangenen Beobachtung treten sie vielmehr in mancher Hinsicht mehr als zu syncytialer Gruppierung neigende Gebilde entgegen.

Die unmittelbare Erfahrung rückt also die Verknüpfung verschiedener Zellengebiete durchaus nicht aus dem Bereich der Wahrscheinlichkeit; im Gegenteil liefert sie für das Bestehen eines zwischen den Zellen sich ausbreitenden anastomotischen Netzes tatsächliche Belege.

Auch die sonst überaus auffällige Beobachtung, daß die Fibrillen des Darmgeflechtes an die offenbar von ihnen versorgten Muskelfasern sich anschmiegen (Taf. 23), in ihnen aber nicht irgendwie aufgehen, sondern abermals ins Geflecht einstrahlen, ordnet sich der Annahme eines zwischen den Zellen ausgebreiteten Fibrillennetzes ohne Schwierigkeit unter, während sie unter andern Voraussetzungen kaum verständlich wäre.

Eine Schwierigkeit erwächst dieser Auffassung aus der Seltenheit des sichern unmittelbaren Nachweises der Übergänge. Sie erklärt sich jedoch ungezwungen aus der Tatsache der überraschend weiten Ausdehnung und Verwicklung der Fortsätze der Einzelzellen, die es notwendig macht, die Fibrillen auf bereits weit außerhalb der Grenzen eigentlich mikroskopischer Beobachtung liegende lange Strecken hin ins Gewirr der vielen andern zu verfolgen.

Es scheint uns somit das sympathische System der Hirudineen vom anatomischen Standpunkte eine einheitliche, nicht wohl in unabhängige und getrennte Grundgebilde auflösbare Bildung darzustellen.

Die Verbindung und gegenseitige Beziehung der zellartigen Grundgebilde erfolgt auf doppelte Weise: durch protoplasmatische Verschmelzung von Zellen und Zellfortsätzen; durch Vereinigung der Fibrillen verschiedener Zellgebiete.

Durch protoplasmatische Verschmelzung treten die Fortsätze verschiedener Zellen untereinander oder mit andern Zellkörpern in Verbindung; oder aber es vereinigen sich auf diese Weise größere oder kleinere Gruppen von Zellen zu Sammelbildungen ausgesprochen syncytialen Gepräges.

Die Verbindung der Fibrillen setzt die Zellen der Ganglien und Geflechte durch ein einheitliches diffuses Netz in gegenseitige Beziehung. Das Netz kommt hier und da — vor allem in den Kieferganglien — auf kurzer Bahn, allem Anschein nach aber hauptsächlich auf dem Wege langer Bahnen zustande. Seine systematische Anordnung steht zurzeit dahin.

---

Die hier gegebene Darstellung des sympathischen Systems der Hirudineen steht mit den sonstigen einschlägigen Erfahrungen in keinerlei Widerspruch; im Gegenteil stimmt sie mit den auf genügend breiter Unterlage entwickelten Anschauungen weitgehend überein.

Freilich ist die feinere Anatomie des sympathischen Systems der Hirudineen und verwandter Arten im Vergleich zum segmentalen System

nur spärlich und bruchstückweise untersucht. So lassen sich die hier und da verstreuten Mitteilungen (SIMON<sup>1)</sup>, SOUKATCHEFF<sup>2)</sup>, AZOULAY<sup>3)</sup>, GEMELLI<sup>4)</sup>, HAVET<sup>5)</sup>, BOULE<sup>6)</sup>, KOWALSKI<sup>7)</sup>) über einzelne seiner Bestandteile für das Verständnis seines Aufbaues nicht wohl werten; mit Bezug auf die gegebene Darstellung ist nur zu vermerken, daß die Einfügung dieser Einzelbefunde in dieselbe keinerlei Schwierigkeit begegnet.

Eine eingehendere Behandlung und Würdigung hat der Gegenstand nur in der klassischen Arbeit von APATHY<sup>8)</sup> gefunden.

Seine Erfahrungen gipfeln in dem Nachweise der Verschmelzung von Ganglienzellen und ihrer Netze in einzelnen nicht näher bestimmten kleinen Ganglien und in der Darmwand sowie in dem Befunde eines in den Muskelfasern des Darmes sich verteilenden Neurofibrillennetzes.

Diese Angaben sind von CAJAL<sup>9)</sup> angegriffen worden, der die von APATHY im Kiefer- und Schlundgeflechte erkannten Verbindungen nicht nachweisen konnte: der Widerspruch ist aber nur ein scheinbarer, da ja — obigen Ausführungen entsprechend — die unmittelbaren Verbindungen in jenen Geflechten selten sind und nur unter besonders günstigen Bedingungen — daher in Schnittpräparaten, wie sie CAJAL vorlagen, kaum jemals — zur Anschauung kommen können.

APATHY's Angaben erfahren hingegen durch die gegenwärtigen Befunde auf Grund wesentlich abweichender unabhängiger Methodik in ihren Hauptpunkten eine erweiternde und klärende Bestätigung.

So entspricht nach dem gegenwärtigen, freilich noch der Erweiterung bedürftigen Stande unserer Erfahrung der Bau des sympathischen Systems der Blutegel in seinen Grundzügen der von APATHY angedeuteten Anordnung.

Vom Standpunkt der vergleichenden Anatomie betrachtet, steht

1) SIMON, in: Internat. Monatsschrift Anat., 1903.

2) SOUKATCHEFF, in: Trav. Soc. Sc. nat. St. Pétersbourg 1898.

3) AZOULAY, in: CR. Soc. Biol., Paris 1904.

4) GEMELLI, in: Rivista Fisica ecc., Pavia 1905.

5) HAVET, in: Cellule, 1908.

6) BOULE, Neoroxe, 1907 (IX.).

7) KOWALSKI, in: Cellule, 1909.

8) APATHY, in: Mitth. zool. Stat. Neapel 1897, tab. 28, fig. 10; tab. 29, fig. 9, 10; tab. 32, fig. 3.

9) CAJAL, in: Anat. Anz., 1908.

er zur geläufigen Lehre von der Zusammensetzung der nervösen Organe aus unabhängigen Einzelgebilden, Neuronen, im Gegensatze. Er fügt sich hingegen den Anschauungen und Beschreibungen ein, die für die nervösen Organe niederer Lebewesen auf einigermaßen breiter Grundlage von BETHE, für die höherer Tiere von GOLGI, BETHE, BIELSCHOWSKY, HELD — um nur einige der bedeutendsten Namen zu nennen — vertreten werden.

Auf die nähere Erörterung dieser Verhältnisse haben wir jedoch an dieser Stelle zu verzichten; sie überschreitet das der gegenwärtigen Darstellung gesteckte Ziel, das uns in der nähern Beleuchtung einer Reihe minder bekannter und gewürdigter Tatsachen gegeben schien.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 20.

- Fig. 1. Segmentalnerv an einer Gabelung.
- Fig. 2. Isolierte Nervenfasern mit lockerm Achsenzylindernetz; aus einem Segmentalnerven.
- Fig. 3. Nervenfasern mit mitteldichtem Achsenzylindernetz.
- Fig. 4. Kolossale Nervenfasern mit dichtem Achsenzylindernetz.
- Fig. 5. Ganglienzellengruppe an der ersten Teilung eines Segmentalnerven; Ursprung locker gewobener Fasern aus entsprechend gestrickten Zellen.
- Fig. 6. Zellengruppe aus dem Seitenwinkel eines Kieferganglions; gegenseitige Beziehung der Fortsätze je zweier Zellen.
- Fig. 7. Zentrale Zellengruppe — synneurales Charakter — aus dem Kieferganglion.
- Fig. 8. Neurofibrillennetz einer isolierten zentralen Zelle eines Kieferganglions.
- Fig. 9. Neurofibrillennetz einer Korallenzelle des tiefen Schlundgeflechtes; Beziehung zu dessen Fasern und Bündeln.
- Fig. 10. Oberflächliches Schlundgeflecht (Sinneszellen) mit Verschmelzung zentripetaler Fibrillen (rechts).

#### Tafel 21.

- Fig. 11. Oberflächliches Schlundgeflecht; Gesamtbild der Verflechtung.
- Fig. 12. Darmgeflecht: Knotenzelle (links); mittlere Zelle (rechts). Gegenseitige Beziehungen.
- Fig. 13. Darmgeflecht. Zellengruppe synneurales Charakter. — Plattenzellen (links). Knotenzelle, mittlere Elemente (rechts).

Fig. 14. Darmgeflecht. Zellengruppe synneurales Charakters. Mittlere Zellen (links oben ein nicht differenziertes größeres abgesetztes Element).

Fig. 15. Darmgeflecht. Mittlere und kleine Elemente. Spindelzellen. Wechselbeziehung durch lange Fortsätze.

Fig. 16. Darmgeflecht. Wechselbeziehung kleiner Elemente.

Fig. 17. Darmgeflecht. Wechselbeziehung großer Elemente.

#### Tafel 22.

Fig. 18. Übersichtsbild des sympathischen Schlundringes.

#### Tafel 23.

Fig. 19. Flächenpräparat der Darmwand. Verteilung des Darmgeflechtes um den Hauptstrang (unten) und Beziehungen zur Darmmuskulatur. Infolge der zur Ausbreitung notwendigen Zerrung sind die Muskel- und Nervenfasern hier und da durchgerissen; die Beziehung der Bruchstücke sind meist ohne weiteres ersichtlich.

Die Tafeln 20, 21, 23 sind unter Verwendung von ZEISS Apochr. Imm. 2 mm mit Okular 2 (Übersicht) bis 18 (feinste Details) gezeichnet. Tafel 22 siehe dort.

Die Präparate stammen von *Hirudo medicinalis*.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Beiträge zur Kenntnis der Panzerwelse.

Von

Dr. M. Rauther (Jena).

Mit Tafel 24–25.

---

Die Familie der Loricariiden umfaßt eine Gruppe kleinerer gepanzerter welsartiger Fische. Sie sind im tropischen Mittel- und Südamerika heimisch und bewohnen dort vornehmlich kleinere rasch fließende Flüsse und Bäche. „Um der wilden Strömung widerstehen zu können — so berichtet SCHOMBURGK (Vol. 3, p. 618) über die Hypostomen — hat sie die Natur mit einem Saugapparat versehen, vermittelt welches sie sich an den Felsen ansaugen, wobei sie zugleich von den Haken ihres Operculardornes wesentlich unterstützt werden. Mit diesen beiden Haftorganen sitzt der Fisch so fest an und zwischen dem Gestein, dass man das letztere eher zerbrechen kann, als dass er sich loslösen liesse.“ Auch die niedergedrückte Körperform mit völlig flacher Bauchseite, die feinen nach hinten gerichteten Zähnen, welche die Platten des knöchernen Hautpanzers bedecken, endlich die mächtigen knöchernen Stacheln am Vorderende der Brustflossen, scheinen die Tätigkeit des Saugmaules im Kampfe mit der Strömung wesentlich zu unterstützen.

Diese Fische sind ferner merkwürdig durch ihre Fähigkeit, längere Zeit ohne Schaden außerhalb des Wassers zu verweilen. So vermag, nach CUVIER u. VALENCIENNES, *Hypostomus duodecimalis* 5 Stunden ohne Wasser zu leben. Nach SCHOMBURGK (Vol. 1, p. 370) scheint *Loricaria cataphracta* L. sogar freiwillig, „wie die ihm ver-

wandte *Callichthys*, das Wasser zu verlassen und kleine Landpartien zu unternehmen; wir fanden ihn oft 2—3 Fuß vom Wassersaum, wo er ruhig auf dem feuchten Sand lag und uns eine leichte Beute wurde.“ Diese Fische müssen also wohl auf irgendeine Weise zu direkter Luftatmung befähigt sein; denn sonst würden sie ja beim Aufenthalt auf dem Lande, während dessen die Kiemen, selbst wenn sie gegen das Vertrocknen geschützt sind, nur einen wenig ausgiebigen Gaswechsel ermöglichen, bald ersticken. In der Tat wurde beobachtet, daß diese Fische, auch wenn sie sich im Wasser befinden, häufig an die Oberfläche kommen, um Luft zu verschlucken; zugleich werden Luftblasen durch die äußern Kiemenöffnungen ausgestoßen (JOBERT 1878, p. 2). Da ich dieses Luftschöpfen an kleinern Panzerwelsen, die ich mir gelegentlich verschafft hatte, z. B. bei *Otocinclus*, im Aquarium hatte beobachten können, so unterwarf ich anläßlich meiner Studien über die Umbildungen des Kiemenapparats der Knochenfische im Dienste der Luftatmung (s. Ergebnisse u. Fortschritte d. Zoologie, Vol. 2) auch diese einer orientierenden Untersuchung. Indessen fanden sich am Kiemenapparat keine zur Luftatmung in Beziehung zu setzenden Besonderheiten; auf die „Darmatmung“, die wie bei *Callichthys* und *Doras* so auch bei einigen Loricariiden nach JOBERT bestehen sollte, näher einzugehen, lag nicht im Plane jener Arbeit. Indessen scheinen mir einige bei diesem Anlaß gemachte Beobachtungen über den Bau des Darmkanals dieser Tiere, zunächst eben wegen derartiger bionomisch interessanter Beziehungen zur Atmungsfunktion, dann aber auch aus andern, mehr theoretischen Gründen, nicht unwert, nachträglich mitgeteilt zu werden. Von einigen Autoren (KNER, GÖLDI, ZANDER) wird ganz nebenher die Ähnlichkeit vermerkt, die zwischen gewissen Teilen des Verdauungstracts (Mund, Mitteldarm) von *Loricaria* bzw. *Plecostomus* und denjenigen der Larven anurer Amphibien, der „Kaulquappen“, besteht. Daß diese Ähnlichkeit auf Verwandtschaft, im Sinne der zurzeit üblichen phylogenetischen Betrachtungsweise, beruhe, fällt schwer zu glauben. Da ich den Ähnlichkeiten zwischen im System weit auseinander stehenden Tiergruppen, den sogenannten „Konvergenzerscheinungen“, seit geraumer Zeit schärfere Aufmerksamkeit schenkté, so lag mir daran, auch in diesem Falle zu prüfen, ob nur eine vage Anähnlichung morphologisch verschiedenwertiger Teile vorliegt oder ob die Ähnlichkeiten so charakteristische und spezifizierter sind, daß die sich derart entsprechenden Gebilde mit Recht als homolog, als morphologisch gleichwertig, bezeichnet werden dürfen.

Ohne deskriptive Vollständigkeit anzustreben, möchte ich hier die wichtigsten Befunde über die Organe der Nahrungsaufnahme und der Atmung auseinandersetzen; ihre theoretische Verwertung behalte ich mir für eine spätere Gelegenheit vor. Zur Untersuchung lagen mir vor 3 *Otocinclus*, die ich als *O. notatus* und *O. vestitus* bestimmte, ferner einige kleinere *Plecostomus*, deren Species ich nicht feststellen konnte (vom Händler als „*Pl. commersonii*“ geliefert).

## I. Die Lippen.

Der Mund der Hypostomen, bei weiter Öffnung von etwa rhombischer Form, ist von flachen, ungewöhnlich breiten Lippen umgeben, die eine Art Vestibulum umschließen. Nach innen wird dieses durch die Reihen der kammförmig angeordneten schlanken Zähne begrenzt (Fig. 1 *d*). Obwohl der Lippensaum rings die Mundöffnung umzieht, läßt sich eine Ober- und eine Unterlippe unterscheiden, deren Grenze durch einen etwas verschmälerten Abschnitt des Saumes und eine seichte Rinnenbildung bemerkbar wird; diese letztere bezeichnet gleichsam die Mundwinkel, und hier findet sich auch jederseits ein kurzer Bartfaden (Fig. 1 u. 2).

Die gesamte Innenfläche der Lippen ist mit rundlichen, halbkuglig vorspringenden Papillen besetzt. Diese bestehen je aus einem Wulst von lockerm Bindegewebe, der mit einer dicken Epidermislage überzogen ist; Pigment- und Drüsenzellen fehlen auf den Lippen. Auf dem Gipfel jeder Kuppe oder etwas gegen den dem Munde zugekehrten Abhang hin verschoben (d. h. an der Stelle, mit welcher die Papille beim Andrücken des Mundes die Unterlage berührt) findet sich bei *Plecostomus* eine merkwürdige Modifikation der Epidermis. Man bemerkt hier in der mittlern Schicht eine etwa kugelförmige, aber begreiflicherweise nicht ganz scharf begrenzte Gruppe von Zellen, die durch ihre ungewöhnliche Größe und die helle Beschaffenheit ihres intra vitam vermutlich flüssigen Inhalts auffallen (Fig. 3 *mz*). Die Interzellularräume sind hier ziemlich breit und von groben Plasmabrücken überquert. Gegen die Oberfläche hin unterliegen die Epidermiszellen dieses Bezirks plötzlich auffallenden Veränderungen: es erweitern sich, bei Unterbrechung der seitlichen Plasmabrücken, die Interzellularräume; der saftreiche Binnenraum schrumpft auf eine enge, den Kern beherbergende Höhlung zusammen; der proximale Teil der dichtern membranartigen Rindenzone bildet eine flache basale Platte, auf der sich distal ein kurzes

Säulchen erhebt, das wiederum am äußern Ende eine kleine Scheibe mit leicht ausgezacktem Rande trägt (Fig. 3 u. 4 pz). Diese Zellen erinnern also in der Form einigermaßen an die „Puffer“ der Eisenbahnwagen. Meist findet man 2 oder 3 Schichten derselben, in verschiedenen Phasen der Umbildung, lose übereinander liegend. Die äußersten unterliegen offenbar der Verhornung, der innere helle Raum schwindet, der Kern bleibt aber färbbar. Auch in der nächsten Nachbarschaft dieser Gebilde wandeln sich die äußersten Epidermiszellen zu flachen, teilweise verhornten Schüppchen um. Vermutlich wird die oberste Zellenlage von Zeit zu Zeit abgeworfen; es rücken dann wohl aus der mittlern großzelligen Zone beständig die Ersatzelemente nach. Man sieht an den Ersatzschichten leicht, daß die feine Zähnelung des Randes der Pufferscheibchen von durchrissenen Zellbrücken herührt, welche sie mit der ihnen vorausgegangenen Zellschicht verbanden.

Auf der der Mundöffnung abgekehrten Seite der Lippenpapillen stehen in der Regel einige (2—3) Sinnesknospen. Bei *Otocinclus* finde ich weder die beschriebenen Horngebilde noch die ihnen als Matrix dienende Gruppe heller Zellen, ebensowenig bei *Loricaria lanceolata*, von der mir auch Schnitte durch die Lippen vorliegen; im übrigen ist aber der Bau der Papillen bei ihnen der gleiche, auch Sinnesknospen kommen darauf wie bei *Plecostomus* vor. In der Literatur fand ich über den feinem Bau dieser Lippenpapillen, deren Vorkommen übrigens allgemein bei den Loricariiden vermerkt wird, keine Angaben.

## II. Kiefer und Zähne.

Die „kahnförmig ausgehöhlten Zwischen- und Unterkiefer“ (KNER 1854) der Loricariiden sind mit meist einreihig angeordneten, schlanken, biegsamen, Sförmig gekrümmten Zähnen von bräunlicher Farbe besetzt; (ähnliche hat unter den echten Siluriden *Synodontis*). Die Maxillaria tragen keine Zähne; sie sind auf der medialen Seite rinnenförmig angehöhlte Knochen, die vorn mit den säulenförmigen, nach vorn hin bogenförmig divergierenden Palatina gelenkig verbunden sind, während ihr hinteres Ende bis zur Basis des Bartfadens reicht; dieses wird gleichsam fortgesetzt durch einen Knorpelstab, der sich der medialen Seite des Maxillare an dessen hinterm Ende anlegt und der sich andererseits bis in die Spitze der Bartel erstreckt. Der Unterkiefer ist ein eigentümlich gekrümmtes Skeletstück, dessen dem Dentale entsprechender vorderer und medialer Teil

durchaus dem Zwischenkiefer ähnlich gestaltet ist, während das Articulare sich mit dem weit nach vorn verlagerten Gelenkknopf des Quadratum verbindet. Der Mund wird von einem ansehnlichen Rostrum überragt, das von einer unpaaren Verknöcherung des Primordialcraniums, dem Os rostri, gestützt wird. (Die Skeletverhältnisse von *Plecostomus* sind bei WEYENBERGH, die von *Loricaria* bei GÖLDI und KOSCHKAROFF genauer behandelt.)

Obgleich die Zähne selbst nicht wesentlich von denen anderer Teleosteer abweichen, so verdienen sie doch wegen ihrer besondern Form einiges Verweilen, zumal über Bau und Entwicklung derselben nur wenig eingehende Angaben vorliegen. Die Zähne (Fig. 5, 6, 7) lassen unterscheiden: einen Wurzelabschnitt (*w*) mit weiter Pulpahöhle; einen etwa im rechten Winkel abgebogenen und in der Krümmungsebene komprimierten Schaft (*s*), in dem sich die Pulpahöhle auf eine Anzahl feiner, in einer Ebene nebeneinander verlaufender Längskanäle reduziert; einen umfänglicheren distalen Abschnitt (*b*), in dem die Pulpahöhle eine bedeutende spindelförmige Erweiterung erfährt; das Ende wird von 2 einwärts geneigten, ungleich langen bräunlichen Spitzen (*sp*) gebildet. Diese letztern liegen nicht in der Krümmungsebene hinter-, sondern nebeneinander; doch ist die kürzere, stets lateral von der längern gelegene etwas stärker als diese einwärts gekrümmt. Fig. 7 zeigt diese Spitzen im Profil; von der Fläche erscheinen sie als platte Schaufeln. Die freien Enden der Zähne liegen in einer geraden Linie; da aber die Zähne infolge ihrer alternierenden Anordnung (s. u.) nicht genau von demselben Niveau entspringen, so wird die Differenz durch eine verschiedene Länge der Spitzen ausgeglichen, derart, daß man einen lang- und einen kurzspitzigen Typ unterscheiden kann (der Zahn auf Fig. 7 gehört zum erstern).

Die Spitzen bestehen aus einer schmelzartigen Substanz und lösen sich bei Säurebehandlung völlig auf, so daß sie auf Schnitten nicht zur Beobachtung gelangen. Gleichwohl setzt sich die Pulpahöhle als enger Kanal ein Stück weit in die Schmelzspitzen fort, und es scheint, daß deren zarte, senkrecht zur Oberfläche gerichtete Streifung auf der Anwesenheit feinsten Röhren beruht, die mit jener in Verbindung stehen. In die Basis des Spitzenteils schiebt sich ein Kegel von Hartsubstanz (*d'*), in dem die gröbern Dentinröhren deutlich sichtbar sind, der aber, nach seinem färberischen Verhalten, ärmer an organischer Grundsubstanz als sonst das Dentin ist.

Die Höhlung der knöchernen Kiefer wird von den Ersatzzähnen ausgefüllt. Eine fortlaufende Ersatzleiste besteht nicht. Vom freien Rande der Kiefer gehen in einer derjenigen der funktionierenden Zähne entsprechenden Zahl schmale, annähernd vertikale Epidermislamellen (*epl*) ins Innere. In diese wuchern — im Intermaxillare von oben, im Dentale von unten — Bindegewebspapillen (*p*) ein und treiben die Epidermiszellen vor sich her; letztere werden über der Papille (Dentinkeim) zum Schmelzorgan (*so*), die Papille selbst liefert die Odontoblasten und das gefäßreiche Pulpagewebe. Man findet in jeder Epidermislamelle mehrere hintereinanderliegende Zahnanlagen, hinten die jüngsten, vorn den fertigen oder nahezu fertigen Zahn. Die Epidermislamellen liegen so dicht nebeneinander, daß die sich bildenden Zähne notwendigerweise eine alternierende Anordnung annehmen müssen (vgl. Fig. 6; es ist daher und wegen des nicht völlig ebenen Verlaufs der Lamellen nicht möglich, auf Sagittalschnitten nur eine derselben in ganzer Ausdehnung zu treffen; man sieht auf Fig. 5 längsgeschnittene Zahnanlagen aus mehreren nächst benachbarten Lamellen).

Indem der fertige Zahn frei hervortritt, führt er eine auffallende Lageveränderung aus: er dreht sich in der Ebene der ihn einschließenden doppelten Epithellamelle um mehr als  $90^\circ$  nach außen, so daß sein freies Ende nun abwärts und vom Munde fort gerichtet ist. Zugleich verlötet sein Wurzelabschnitt einseitig mit der spongiösen Knochensubstanz des Kiefers (Fig. 5).

Die Histogenese dieser Zähne würde größere Aufmerksamkeit verdienen, als ihr hier geschenkt werden kann; nur wenig sei darüber vermerkt. Fig. 8 *A* zeigt eine junge Zahnanlage quer durchschnitten; Hartsubstanz ist augenscheinlich noch nicht gebildet, das Schmelzepithel (*a*) grenzt sich nach innen scharf ab, die Odontoblasten (*o*) sind epithelartig um das zentrale Pulpagewebe herum geordnet und distalwärts in feine anastomosierende Fasern aufgelöst. Dieses plasmatische Netzwerk bleibt zunächst bestehen; auch nachdem sich die erste Hartschicht dicht um den kompakten Teil der Odontoblasten abgeschieden hat (Fig. 8 *B*; die Odontoblasten haben sich hier ein wenig von dem Dentinmantel zurückgezogen); die Fasern werden dann anscheinend allmählich von der Hartschicht eingehüllt (Fig. 8 *C*). Nur am distalen Ende des Zahns scheinen sie länger frei über die Dentinschicht hinauszuragen, bzw. dieselbe an einer größeren bestehenbleibenden Öffnung — der kanalartigen Durchbrechung des Dentinkegels, die man auch am fertigen Zahn noch bemerkt — zu

durchsetzen (Fig. 9). Die Doppelspitzen der Zähne werden in eigenartiger Weise durch eine entsprechende negative Form des Schmelzorgans vorgebildet (Fig. 9 a). In den ziemlich weiten Binnenraum des letztern am spätern Spitzenteil des Zahns ragt der Dentinkegel nur wenig hinein; jener ist vielmehr bei Anlagen mittlern Alters von einer feinkörnigen acidophilen, offenbar von den Ameloblasten abgeschiedenen Masse erfüllt; eben in diese (intra vitam sicherlich zunächst flüssige) Masse sieht man feine lange faserförmige Ausläufer der Odontoblasten hineinragen, um die herum sich enge Hohlkanäle bilden. Die körnige Masse (*k*) fehlt auf den ältern Stadien der Zahnbildung; an ihrer Stelle erscheint ein leerer Raum, der wahrscheinlich vor der Entkalkung von den Schmelzspitzen eingenommen wurde und in dem sich nur das geschrumpfte Schmelzoberhäutchen noch vorfindet. Indem jene körnige Masse sich in den eigentlichen Schmelz umbildet, muß sie also offenbar ihren zunächst beträchtlichen Gehalt an organischen Stoffen einbüßen; dies könnte wohl durch Resorption von seiten der Odontoblasten, vermittels ihrer in das von den Ameloblasten gelieferte Secret entsandten Fortsätze, geschehen. Von den Odontoblasten könnten diese Stoffe an das Pulpagewebe weitergegeben werden. Eine naheliegende Frage — die hier nicht verfolgt werden soll — wäre alsdann, ob und inwieweit die „Odontoblasten“ überhaupt secretorisch tätig sind, ob nicht auch die Hartsubstanz des Dentins wesentlich von den Schmelzzellen geliefert und von den Odontoblasten nur zurückgehalten und in den Lücken ihres Plasmareticulums abgelagert wird.

Die bräunliche Pigmentierung empfangen die Zahnspitzen ebenfalls vom Schmelzepithel, dessen Zellen man bei fortgeschrittenern Zahnanlagen dicht von Pigment erfüllt findet.

### III. Funktion des Haftmauls im ganzen; Parallelen.

Vom Dach der Mundhöhle, dicht hinter den Zwischenkiefern, springt eine horizontal ausgespannte, mit dem freien Rande nach hinten gerichtete Membran vor, die Atempolster („Gaumensegel“ der Autoren, Fig. 1 u. 10 *obr*). Diese ist für die Funktion des Haftmauls und für den Atmungsmechanismus von großer Wichtigkeit. Eine entsprechende untere Klappe ist nur schwach angedeutet. Wie erwähnt, heften sich die Fische an Steinen, an der Glaswand des Aquariums etc. an, indem sie den Mund weit öffnen, derart, daß die Zähne mit der oralen Fläche die Unterlage berühren und die

Lippen dieser flach aufliegen. Mit Unrecht meint REGAN (p. 191, Anm.), daß während des Haftens das Wasser durch die Kiemenöffnungen eingezipen und auf demselben Wege in umgekehrter Richtung wieder ausgestoßen werde. Vielmehr geht der Strom des Atemwassers ununterbrochen in einer Richtung fort; es fließt zwischen den Papillen, insbesondere an den Mundwinkeln, dicht vor den Barteln, hindurch, und wenn schon hierdurch größeren Körpern der Eintritt in den Mund verwehrt wird, so bilden die dichtgestellten, gatterartig geordneten Zähne eine zweite innere Absperrung, die nur kleinsten festen Partikelchen den Durchtritt erlaubt. Die Saugwirkung beruht durchaus auf dem Wasserstrom, der durch rhythmisch abwechselnde Erweiterungen und Verengerungen der Mund- und Rachenhöhle beständig vom Munde durch die Kiemenpalten nach außen getrieben wird. Man sieht dabei die Kehlregion in oszillierender Bewegung (ich zählte bei einem kleinen *Plecostomus* 170—225 Exkursionen in der Minute); der gepanzerte Kiemendeckel scheint bei den Atembewegungen weniger beteiligt. Während der Inspirationsphase ist der äußere Kiemenschlitz fest geschlossen, die Atemklappe dem Mundhöhlendach angedrückt. Bei der Expiration wird das Zurückströmen des Wassers durch den Mund verhindert, indem dieser durch die Atemklappe, in der sich das Wasser staut, verschlossen wird. Zum Austritt des Atemwassers dient ein kurzer und enger Schlitz, der von einem dünnen beweglichen Bezirk der Kiemendeckelmembran (Fig. 1 *mbr*), in welchen die Kiemenhautstrahlen nicht hineinragen, der aber eine starke Schicht von quergestreiften Muskelfasern enthält, überdeckt wird; diesen sieht man bei ruhiger Atmung in beständig auf- und abklappender Bewegung.

Der Mechanismus der Atmung bietet also keine wesentliche Abweichung von dem bei Teleostern sonst üblichen Modus. Nur die Accessoria — die breiten Lippen, die Papillen mit den Pufferchen und den aus vesiculösen Zellen gebildeten Polstern — sind den Loricariiden eigentümlich und stehen, indem sie durch ihre Elastizität einen völlig dichten Anschluß der Lippen an die Unterlage und damit eine Unterbrechung des Wasserstroms verhindern, in enger Beziehung zur Haftfunktion des Maules. Merkwürdigerweise aber kehren gerade diese Accessoria bei einigen Tieren wieder, denen keine nähere „Verwandtschaft“ mit den Panzerwelsen zugeschrieben zu werden pfeht.

*Discognathus lamta*, ein Cyprinide aus den Gebirgsflüssen Asiens und Abessinien (DAY 1878), zeigt ebenfalls ein unterständiges, mit

flachen Lippen — einer schmalern Ober- und einer sehr großen, fast kreisrunden Unterlippe — umgebenes Maul, in den Mundwinkeln kurze Barteln, die Oberfläche der Lippen von rundlichen Papillen bedeckt (Abbildungen bei STEINDACHNER 1867 und LEYDIG 1895). LEYDIG fand auch hier auf den Papillen Geschmacksknospen, außerdem in der Epidermis einen Pfropf von großen polygonalen hellen Zellen, ähnlich denen, die wir bei *Plecostomus* als Matrix bzw. Vorstufen der Horngebilde ansprachen; von solchen, Pufferchen oder dergleichen, gibt LEYDIG nichts an, doch ist zu bedenken, daß es sich hier um anscheinend leicht ablösbare Gebilde handelt. Statt der Zähne trägt *Discognathus* auf den Kieferrändern einen „gelben hornartigen Überzug“ (STEINDACHNER, p. 360), — ein Umstand, der uns für das Folgende zustatten kommt.

Des weitern ergeben sich manche Analogien zwischen der Mundbildung von *Plecostomus* und derjenigen der Kaulquappen. Schon im Kieferskelet wird man gewisse Ähnlichkeiten nicht verkennen, besonders hinsichtlich der eigentümlichen Form der Mandibeln und ihrer weit nach vorn verlagerten Articulationsstelle mit dem Quadratum. Weniger einfach sind die Beziehungen der Oberkieferstücke zu den „Suprarostalia“ der Larven (= Oberkiefer + Zwischenkieferknorpel nach GOETTE!) zu beurteilen (vgl. hierzu F. E. SCHULZE 1892, p. 7).

Auch bei den Anurenlarven umschließen breite flache Lippen ein Vestibulum oris<sup>1)</sup>; Tentakel fehlen meist<sup>2)</sup>, [oder sind durch in kurze Läppchen ausgezogene Mundwinkel vielleicht bisweilen angedeutet (*Pelodytes punctatus*, *Hyla viridis*)?]. Der Rand der Lippen ist ein- oder mehrreihig mit rundlichen Papillen besetzt, die sich insbesondere in den seitlichen Teilen häufen und die im Bau den unbewehrten Papillen von *Otocinclus* gleichen. Im übrigen sind die Lippenflächen von den bekannten Kammlatten, Reihen kleiner ge-

---

1) Die beste Übersicht über dessen Bildung geben die Arbeiten von HÉRON-ROYER u. VAN BAMBEKE 1889 und von G. A. BOULENGER 1891. Besonders umfangreiche Lippenbildungen, die VAN KAMPEN geradezu als Saugnapf bezeichnet, finden sich bei *Bufo asper*, *B. penganensis* und *Rana liebigi*.

2) Wo bei Anurenlarven Barteln an den Mundwinkeln vorkommen, wie bei *Xenopus*, fehlen die Lippen, Hornkiefer etc. (vgl. LESLIE 1890, BEDDARD 1894). Offenbar ist auch der Tentakelapparat der Loricariiden rudimentär, wie aus der geringen Zahl und Größe der Barteln, verglichen mit denen der echten Siluriden, hervorgeht.

bogener Hornzähnen. eingenommen. Zwischen diesen und den Papillen dürfte indessen eine engere Beziehung bestehen. Bei *Pelobates*-Larven insbesondere kommen Übergänge zwischen beiden vor; so gliedern sich bei *P. fuscus* (SCHULZE 1888, p. 5) und *P. cultripes* (HÉRON-ROYER u. VAN BAMBEKE tab. 20, fig. 1) die sonst geraden geschlossenen Zähnenreihen in isolierte vorgebuchtete Bezirke, während bei *P. latifrons* (ibid., tab. 18, fig. 7) sich außerdem sogar typische Papillen, die einige Hornzähnen tragen, finden. Ferner sollen sich bei gewissen Ranidenlarven Hornzähnen und Papillen stellenweise vertreten können (HINKLEY 1881, p. 311, 312; HÉRON-ROYER u. VAN BAMBEKE, p. 206). Man darf also wohl schließen, daß die Kammplatten reihenweise verbundene Papillen sind, daß letzteren aber ursprünglich auch Hornzähnen eigen gewesen sein möchten, die erst den jetzt meist auf die Randbezirke beschränkten, vielleicht sensorischen Funktionen (?) dienenden Papillen (F. E. SCHULZE 1888, p. 32, LIEBERT, p. 13) abhanden gekommen sind. Dann besteht kein Hindernis, die Oberflächengebilde auf den Lippen der Kaulquappen mit denen bei den Panzerwelsen durchweg zu vergleichen.

Mit den Hornzähnen selbst nämlich zeigen die Puffer von *Plecostomus* eine leicht einleuchtende Analogie: in beiden Fällen nehmen die Horngebilde ihren Ursprung von großen, mehr oder minder vesiculösen Zellen der mittlern Epidermisschicht durch allmählich beim Vorrücken distalwärts zunehmende Verhornung von deren Rindenschicht. Jedes Hornhäkchen entspricht einer Zelle. Die Unterschiede gegenüber *Plecostomus* liegen nur darin, daß bei den Kaulquappen die entstehenden Hornzähnen in senkrecht zur Oberfläche gerichteten, leicht geschweiften Reihen übereinander geordnet sind und daß dabei die Basis der Zellen durch die jeweils nachfolgende Zelle trichterförmig eingestülpt wird (vgl. SCHULZE 1869 u. 1888, KEIFFER 1889, HÉRON-ROYER u. VAN BAMBEKE 1889, GUTZEIT 1890), während sie dort eine ebene Platte bleibt, die Zellen sich also auch nicht ineinander schachteln. Ferner ist das freie Ende der Larvenzähnen, anstatt eine ebene Scheibe zu bilden, zum Munde hin umgebogen und schaufelförmig; es zeigt meist eine ähnliche, aber gröbere Auszackung des Randes wie jene; es ist nachgewiesen, daß auch hier die Zäckchen Reste von intercellulären Plasmafäden sind.<sup>1)</sup> Es besteht also augenscheinlich zwischen der

1) KEIFFER (p. 71) sah bei *Alytes* lange Fäden von den Spitzen der Randzacken ausgehen, wie er meinte, zur Basis derselben in das Zähnen

Mundbildung der Kaulquappen und derjenigen der Panzerwelse eine mehr als oberflächliche Ähnlichkeit.

Einer weitem Durchführung des Vergleichs scheinen die Hornkiefer der Anurenlarven im Wege zu stehen, welche ihrerseits durch die Struktur und durch die Genese aus dicht benachbarten verhornenden Zellsäulen sich als durch Hinzuziehung benachbarter verhornender Epidermisbezirke verstärkte Homologa der Kammlatten erweisen. Daher mag die Frage nach der Möglichkeit einer Vermittlung zwischen Horn- und Dentinzähnen hier kurz berührt werden.

Die Zähne der Loricariiden sind, wie erwähnt, sehr zart, elastisch und offenbar reich an organischer Substanz. Bei *Loricaria maculata* BL. fehlen sie ganz (CUVIER u. VALENCIENNES, Vol. 15, p. 474). Bei *Otocinclus notatus* sind sie zwar angelegt, treten aber kaum noch in Funktion; ich fand, daß nur einige wenige jederseits die Epidermis des Kiefferrandes eben durchbrechen. Der Schwund der Kiefferzähne findet sich vollendet bei den Cypriniden; hier ist der Kiefferrand mit verhornender Epidermis überzogen, die sich bei *Discognathus* (ähnlich bei *Chondrostoma*, *Schizothorax* etc., s. PAWLOWSKY 1911) zu einer derbern Hornscheide ausbildet. Einige Umstände scheinen mir nun auf einen engern physiologischen Zusammenhang zwischen dem Auftreten von Horn- und Dentinbildungen hinzudeuten. So findet LIEBERT (p. 17) die Basalschicht der Epidermis unter den Kammlatten der Larve von *R. esculenta* sehr ähnlich der „Cylinderzellenschicht, wie man sie als Epithelabgrenzung gegen die Bindegewebspapille bei der Anlage der definitiven Zähne . . . beobachten kann“; auch die Abbildungen anderer Autoren (HÉRON-ROYER u. VAN BAMBEKE, tab. 13, fig. 1 u. 2) lassen hier und unter dem Hornschnabel eine hohe, einem Schmelzepithel nicht unähnliche Basalschicht der Epidermis erkennen; Hartsubstanz wird gegen das Corium allerdings nicht abgechieden. Ich möchte aber den physiologischen Zusammenhang gerade darin vermuten, daß durch das Vorhandensein von epidermoidalen Hartgebilden die secretorische Tätigkeit der basalen Epidermisschicht an den übrigens zur Ablagerung dermalen Skeletsubstanzen prädisponierten Orten hintengehalten wird. Ein ähnliches Verhältnis möchte auch zwischen den zähnenartigen Gebilden auf den Ctenoid-

---

sich umbildenden Zelle, um dort in das „protoplasmatische Reticulum“ überzugehen. Offenbar handelt es sich aber um die durch den Einschachtelungsvorgang stark gedehnten Plasmabrücken zwischen aufeinanderfolgenden Zähnenbildungszellen.

schuppen vieler Fische und den sog. Perlorganen der Cypriniden bestehen; beide entsprechen einander in der Lage oft in auffälliger Weise, worüber z. B. schon ein Blick auf die von MAURER (1895, p. 98 u. 105) für *Idus* und *Phoxinus* gegebenen Abbildungen belehrt. Bei dem oben erwähnten *Discognathus* — um ein anderes Beispiel zu nennen — ist die gesamte Oberfläche der Schuppen mit kleinen rückwärts gerichteten Hornzähnen bedeckt (LEYDIG 1895); diese gleichen nach Form, Größe und Stellung auffallend den echten Hautzähnen, die auf dem Panzer der Loricariiden stehen (vgl. O. HERTWIG 1876), und tragen dazu bei, jenen Cypriniden den letztern im Habitus anzuähnlichen. Selbstverständlich sind alle Versuche, die Bestandteile der Horn- und der Dentinzähne selbst miteinander zu identifizieren, verfehlt; man darf sie in den genannten Fällen nur als am gleichen Ort füreinander vikariierende oder sich ablösende Organe (verschiedenen morphologischen Werts) ansprechen.

Die definitiven Zähne, die bei den anuren Batrachiern an die Stelle des Hornschnabels treten, sind für unsere Vergleichung auch insofern beachtenswert, als sie einerseits, obgleich von viel plumperer Gestalt als die der Panzerwelse, wenigstens eine Andeutung der Sformigen Krümmung aufweisen, andererseits aber typisch zweispitzig sind; und zwar sind die oft schaufelförmig flachen Zacken auch nicht genau in einer Ebene hintereinander, sondern schief nebeneinander gestellt (*Rana*, vgl. LEYDIG 1877, tab. 4). Nebenbei sei bemerkt, daß auch bei Amphibien durch O. HERTWIG das Eindringen der Odontoblastenausläufer in den Zahnschmelz nachgewiesen wurde.

Man könnte endlich auf die Ähnlichkeit des Saugmauls von *Petromyzon* mit dem der Kaulquappen (wie das schon öfters geschehen ist, so von GUTZEIT, p. 43) und der Panzerwelse hinweisen; doch ist dieser Vergleich weniger gut im einzelnen (z. B. hinsichtlich der kompakten vielzelligen Hornzähne im Vestibulum) durchzuführen. Trotzdem entbehren auch diese Ähnlichkeiten nicht jeder tiefern morphologischen Bedeutung, und wenn MAURER (1895, p. 57) sagt: „Die Hornzähne der Cyclostomen sind speciell für diese Formen ausgebildete und auf sie beschränkte Organe, ebenso wie die Hornzähne im Mund der Anurenlarven . . . Es erscheint als ein müßiges Unternehmen, hier Homologien aufzustellen . . .“, so wird man ihm nicht durchaus zustimmen mögen.

Wir glauben vielmehr die Haftmäuler der Kaulquappen, Neunaugen, Panzerwelse und des *Discognathus* als einander auch morpho-

logisch ziemlich nahe stehende Bildungen ansehen zu müssen und fügen hier als ferneres Beispiel für die sporadische Erhaltung scheinbar sehr ephemerer Organbildungen in übrigens sehr verschiedenen Tiergruppen eine kurze Betrachtung über die thoracalen Haftapparate an.

Bekanntlich dient den Kaulquappen in der ersten Periode ihres Daseins ein brustständiger Hautbezirk zur Anheftung an der Laichgallerte: paarige oder Vförmig verbundene, wulstig umrandete und mit hohem drüsigem Epithel ausgekleidete Hautgruben (über deren Form und Struktur bei verschiedenen Species s. THIELE 1887). Bei den Larven der javanischen *Rana jerboa*, *R. afghana* und andern *Rana*-Species, die erwachsen „vollkommene Schwimmhäute und stark verbreiterte Scheiben an den Fingern und Zehen“ haben (GADOW 1901, p. 58), nimmt diese Haftscheibe die Hälfte der Bauchfläche ein, zeigt gegen die Kehle hin konvergierende Falten und persistiert noch nach der Ausbildung des Saugmauls (sie dient vielleicht der Anheftung der Larven an den elterlichen Körper, wie bei *Dendrobates*-Arten u. a., BRANDES 1901, p. 48; VAN KAMPEN [1910 p. 40] fand die *jerboa*-Larve „nur in schnellfließendem Wasser, z. T. zusammen mit *Glyptosternum platypogon*“). Die thoracalen Haftgruben kehren nun einerseits bei den Larven der dipneumonien Dipnoer wieder, andererseits bei einigen zu den echten Siluriden gestellten Formen, die nach Bau und Lebensweise sich völlig als Stellvertreter der Loricariiden in den raschfließenden Gebirgsgewässern Indiens darstellen: *Pseudecheneis* hat zwischen den Basen der Brustflossen eine ovale Haftscheibe mit quergefaltetem Epithel; *Glyptosternum* ebendort einen hufeisenförmigen, längsgefalteten Epithelbezirk (vgl. DAY, BLEEKER). Wahrscheinlich wird das Haften hier ebenfalls durch Drüsensecrete, nicht durch Saugwirkung ermöglicht.

Man sieht also, daß von den beiden Typen von Haftorganen, die bei den Anurenlarven zeitlich aufeinander folgen, bei den welsartigen Fischen im erwachsenen Zustande bald der eine, bald der andere vorkommt: das thoracale Organ bei den indischen Gebirgsformen, das scheibenförmige Saugmaul bei den südamerikanischen Panzerwelsen, nach BOULENGER (1904, p. 587) aber auch bei einigen Doradinen, *Exostoma* und *Euchilichthys*. Eine Parallelerscheinung bieten abermals die Gebirgsgewässer bewohnenden Cypriniden: *Discognathus* und *Gyrinochilus* (BOULENGER 1904, p. 583) mit Saugmaul, *Gastromyzon borneensis* mit thoracaler Haftscheibe.

#### IV. Mund- und Rachenhöhle; Kiemenapparat.

Die Mundhöhlenwand der Panzerwelse ist durch eine komplizierte Skulpturierung ausgezeichnet. Betrachtet man, etwa bei *Otocinclus*, die Decke von innen her (Fig. 10 A), so erscheint der vorderste Abschnitt durch die dicht hinter den Zwischenkiefern entspringende Atemklappe (*v. br*) verdeckt; im übrigen ist das Mundhöhlendach durch eine stark vortretende „Gaumenquerfalte“ (*pl. tr*) in einen vertieften vordern und einen etwas weniger tiefen hintern Bezirk abgeteilt. Der letztere ist nur durch einen niedrigen medianen Grat halbiert; vom Boden des vordern erhebt sich ein plumper, mit kleinen Höckern besetzter Wulst, der sich nach vorn in einige flachere Längsbalken fortsetzt. Sonst sind beide Abteilungen noch von scharfrandigen Falten wie von Gewölberippen durchzogen, welche gegen die Mitte des ganzen Munddachs konvergieren und sich medialwärts ausebenen.

Der Mundhöhlenboden (Fig. 10 B) ist einfacher gestaltet. Nahe hinter dem Kiefferrand erheben sich niedrige unpaare Querfalten (*pl. a*), unweit dahinter verläuft eine etwas breitere Querfalte (*pl. p*); zwischen beiden, namentlich aber in den seitlichen Teilen des Mundbodens, sind zahlreiche flache Höckerchen zerstreut. Die hintere Querfalte ist durch eine Furche von der die Zunge repräsentierenden Erhebung getrennt.

Die Auskleidung der Mundhöhle wird im vordersten Abschnitt von einem geschichteten drüsenfreien Epithel gebildet. Die hinter der Atemklappe gelegenen Falten aber sind mit einem Epithel überzogen, das infolge der massenhaften Einlagerung von Drüsenzellen stark verdickt ist. Diese Drüsenzellen unterscheiden sich von gewöhnlichen Becherzellen wesentlich durch ihre schlauchförmige Gestalt; sie enthalten im proximalen Teil einen kugligen Kern und sind bis auf ein kurzes distales helles Stück von einer ziemlich grob alveolär struierten Masse, die die gewöhnlichen Plasmafalten stark annimmt, ausgefüllt; sie münden zwischen kleinen nichtdrüsigen Zellen, die das Epithel nach außen hin begrenzen; schmale Zellkörper und Kerne finden sich auch zwischen den Drüsenzellen eingeschaltet, bzw. an ihren basalen Enden (Fig. 11).

Nur auf dem äußersten Grat dieser Falten ist die Epithelschicht plötzlich sehr verdünnt; es zeigt sich, daß eben hier von Strecke zu Strecke Sinnesknospen eingelagert sind. Desgleichen rühren die auf dem Wulst vor der Gaumenquerfalte und am Boden

der Mundhöhle bemerkten Höckerchen von solchen „Geschmacksorganen“ her, und auch der freie Rand der Atemklappe, sowie das vor dieser, dicht hinter den Kiefern median vorragende Zäpfchen ist dicht von ihnen besetzt.

Die Rachenregion umfaßt den von den konkaven Innenflächen der Kiemenbogen begrenzten Vorderdarmbezirk, bis zum Beginn des Ösophagus. Obere und untere Schlundzähne fehlen bei *Otocinclus*, sind aber bei *Plecostomus* vorhanden. Dicht hinter den untern Schlundknochen (Fig. 10 B V) liegen paarige tiefe Längsgruben, welche, wie die sie trennende Leiste, bereits von dem längsfaltigen Epithel des Schlundes (*oes*) bekleidet sind.

Die Innenflächen der Kiemenbögen sind mit eigenartigen Siebfortsätzen besetzt, desgleichen die die erste Kiemenspalte von vorn her überdeckende Falte auf ihrer dieser und die untern Schlundknochen auf ihrer der letzten Kiemenspalte zugekehrten Fläche. Diese Siebfortsätze wurden bereits verschiedentlich untersucht; JOH. MÜLLER (1841, p. 57 und 128) nennt sie „äußere Blättchen“ oder „falsche Kiemenfäden“, da sie „den Kiemenblättchen fremd sind und mehr zum Schutz und als Seihewerkzeuge für das Wasser dienen“; aus WEYENBERGH'S Angaben (p. 89) über *Hypostomus plecostomus* geht immerhin hervor, daß es sich um leistenförmige Verdickungen handelt, welche senkrecht zur Längsrichtung des Kiemenbogens zweizeilig auf dessen Innenseite angeordnet sind und die auf dieser gleichsam ein steiles, beiderseits etwas überhängendes Dach bilden; auch sah W., daß diese Leisten mit feinen spitzen Fortsätzen bedeckt sind. Eingehender behandelt ZANDER (p. 653 ff.) die gleichen Gebilde von *Plecostomus commersonii*.

Über das Aussehen der Siebfortsätze oder „Filterleisten“, wie sie hier besser heißen mögen, bei geringer Vergrößerung belehren Fig. 10 B u. 13 B. Stärkere Vergrößerung zeigt, daß der freie Rand der Leisten mit äußerst zahlreichen kurzen Vorsprüngen mehrreihig besetzt ist, derart, daß der Querschnitt jeder Leiste (Fig. 12) das Bild eines kleinen verästelten Bäumchens darbietet. Wie ZANDER bereits dargetan (p. 655), besitzt jede Leiste einen doppelten Stützapparat: 1. ein Knochenstäbchen, wohl den knöchernen Stützen normaler Siebfortsätze entsprechend, durchzieht mehr die Basis der Filterleisten und dient ihren distalwärts sich leicht vom Kiemenbogen abkrümmenden Enden zur Stütze; 2. Stützlamellen, „aus dichtfaserigem Gewebe bestehend“, unmittelbar unter dem Epithel verlaufend; sie sind am dicksten am Boden der Rinnen

zwischen je 2 Leisten, erheben sich aber, an Stärke abnehmend, bis zur freien Kante derselben; in das distale abgehobene Ende der Leisten gehen sie nicht über. Diese Stützlamellen finde ich bei *Plecostomus* und *Otocinclus* aus fast homogener Substanz gebildet, die sich färberisch wie die Knochengrundsubstanz verhält; ich halte sie für den Hautknochenstrahlen der Flossen vergleichbare Bildungen. Die sekundären spitzen Zäckchen auf den Filterleisten sind schlank kegelförmige Vorwüchse des Epithels, mit wenigem Bindegewebe erfüllt. Eine Beziehung zur Atmung, die man vermuten könnte, haben sie nicht; die (nutritischen) Gefäße der Filterleisten verlaufen einwärts zwischen den knöchernen Stützlamellen. Wie es scheint, trägt aber ausnahmslos jedes dieser Zäpfchen eine sehr schlanke und nur aus wenig Zellen gebildete Sinnesknospe (Fig. 12).

Den physiologischen Wert des eigenartigen Kiemenfilters von *Plecostomus* glaubte WEYENBERGH in dem Fernhalten von Fremdkörpern von der Kiemenhöhle suchen zu sollen; ZANDER (p. 700) meint, daß bei Landwanderungen dieses Fisches die capillaren Rinnen Wasser zurückzuhalten vermöchten, um die Kiemen vor dem Vertrocknen zu schützen. Näher liegt es wohl, einen Zusammenhang mit der Ernährungsweise anzunehmen: die Nahrung dieser Fische, die aus Microfauna und -flora und aus Detritus besteht (s. u.), dürfte aus dem Atemwasser, während es durch die schmalen Lücken zwischen den feinen sekundären Filterfortsätzen hindurch in die Rinnen zwischen den Leisten und von hier in die Kiemenhöhle strömt, abgeseiht werden. Inwiefern etwa die enorme Menge der Geschmacksknospen oder der Drüsenreichtum der Mundhöhle mit dieser Ernährungsweise in Zusammenhang steht, entzieht sich noch genauerer Beurteilung.

Die Kiemen der Loricariiden zeigen ebenfalls einige nicht uninteressante Besonderheiten. Die Blättchen sind ziemlich kurz und breit, nicht in ihrer ganzen Länge frei, sondern zu etwa  $\frac{2}{3}$  an eine Art „Septum“ angeheftet und derart auseinander gespreizt, daß sich die Spitzen der Blättchen benachbarter Bogen fast berühren. Ihre Struktur bietet nichts Auffälliges.

Nach JOH. MÜLLER'S Entdeckung (1841, p. 57) kommt den Loricariiden, im Gegensatz zu den echten Siluriden, eine Pseudobranchie zu und zwar als ein blättriges Organ „mit Querblättchen ihrer Hauptblätter“ ... „an der vordern Wand der Kiemenhöhle“ über den dort befindlichen Siebfortsätzen. ZANDER, der dieses Gebilde nebenbei erwähnt (p. 657), nennt es, wohl ohne tiefere Absicht,

„Opercularkieme“; man pflegt seit JOH. MÜLLER diese nur den Ganoiden zuzuerkennen und sie scharf von der Pseudobranchie, dem Homologon der Spritzlochkieme, zu scheiden.

Das fragliche Organ stellt sich bei *Otocinclus* als eine an der vordern Wand der 1. Kiemenspalte gelegene Halbkieme dar. Die Blättchen sind zwar kleiner und weniger zahlreich (9—11) als bei den übrigen Kiemen, zeigen aber noch im feinern Bau (Knorpelstäbchen, Blutlakunen mit Pfeilerzellen) völlige Übereinstimmung mit diesen. Diese Blättchen (Fig. 10 B u. 13 B *hbr*) sind an einer Hautlamelle (*l*) befestigt, die vorn am Mundhöhlenboden, seitlich und unten an die das Hyomandibulare bzw. das Hyoid bedeckende Mundhöhlenwand angewachsen ist (so daß sie bei der Ansicht des Rachens von innen den 1. Kiemebogen zum Teil überdeckt) und die hinten mit der seitlichen und obern Rachenwand verwächst. Die Siebfortsätze auf der der 1. Kiemenspalte zugekehrten Fläche dieser Falte (und die distal und ventral von ihnen gelegenen Kiemtblättchen) gehen also, wie bei den echten Kiemen, in winklig geknicktem Verlauf vom Boden auf die dorsale Rachenwand über. Es findet sich in der ihnen als Träger dienenden Hautfalte (*l*) ein besonderes stützendes Skeletstück (Fig. 13 *pr. br*), das bei *Otocinclus* eine flache dünne Knochenplatte, bei *Plecostomus*, — bei dem die Verhältnisse im übrigen ganz ähnlich liegen — eine stärkere, spongiös gebaute Knochenplatte darstellt. Dieses Skeletstück, welches bereits von WEYENBERGH bei *Hypostomus* beschrieben und auf tab. 8, fig. 28 abgebildet wurde, zweigt sich vom ventralen Ende des Ceratobranchiale des I. Bogens seitlich ab. Bei *Otocinclus* schließt es sich am dorsalen Ende dem Epibranchiale I wieder an, während ich bei *Plecostomus* eine derartige obere Verbindung nicht nachzuweisen vermochte; mit dem Hyoid ist es nur durch derberes Bindegewebe verbunden.

Die Blättchen der vordern Halbkieme empfangen ihr Blut durch einen schwachen Ast (*a. ps*) eines Gefäßes, das durch den Zusammentritt ventraler Fortsetzungen der abführenden Kiemengefäße des I. und II. Bogens gebildet ist. Der Hauptstamm desselben, der das Hyoid und das Hyomandibulare durchsetzt, wurde nicht weiter verfolgt; das abführende Gefäß II gibt schon vor der Vereinigung mit I einen Zweig zur Schilddrüse ab. Es handelt sich demnach sicher nicht um eine noch respiratorisch wirksame Kieme; wenn man diesen physiologischen Charakter (worin die Versorgung mit venösem Blut einbegriffen), für die Definition einer „Opercularkieme“ als wesent-

lich betrachtet, so läge hier also entschieden keine solche, sondern eine „Pseudobranchie“ vor; andererseits passen die geschilderten Lageverhältnisse wenig zur Deutung unseres Organs als Homologen der Spritzlochkieme. Der Lage nach kann kaum zweifelhaft sein, daß hier die der 1. Kiemenpalte zugehörige Hälfte einer Kieme an dem dem ersten funktionierenden Kiemenbogen voraufgehenden Visceralbogen vorliegt. Als solcher käme zunächst der Hyoidbogen in Frage; aber während die Kiemenblättchen und Filterleisten der vordern Halbkieme eine denen der übrigen Kiemen genau analoge Lagerung zeigen, weicht die des knöchernen Hyoidbogens sehr beträchtlich von der der übrigen Bogen ab; dazu kommt, daß das Skeletstück jener kiementragenden Falte zum Hyoid gar keine Beziehungen zeigt. Es scheint, daß der Zungenbeinbogen den übrigen Kiemenbogen durchaus nicht ohne weiteres als gleichwertig zu erachten ist; dagegen wäre zu erwägen, ob nicht jener Knochenfortsatz, der die vordere Halbkieme stützt, dem Rudiment eines wahren vordersten Kiemenbogens entspricht, das sich dem gegenwärtigen I. vollständigen Bogen angegliedert hat.<sup>1)</sup> Es wäre ferner zu prüfen, wie weit etwa bei Teleostern gleichwertige Halbkieimen verbreitet sind, ob etwa andere freie Pseudobranchien etwas mit dem beschriebenen Gebilde gemein haben. Zurzeit läßt sich die Existenz derartiger vorderer Hemibranchien der 1. Spalte nur für die Ganoiden behaupten. Hier würde *Scaphirhynchus* — mit einem „Rudiment von Kiemendeckelkieme mit 20 Falten“, ohne Spritzlöcher und Pseudobranchien (J. MÜLLER 1841, p. 62) — den Loricariiden am nächsten kommen.

Die charakteristischen Befunde hinsichtlich der Mund- und

---

1) Ein Argument hierfür wäre aus der embryologischen Tatsache zu entnehmen, daß bei *Salmo* im Hyoidbogen 2 Gefäße angelegt werden: vor dem Knorpel die „A. hyomandibularis“, hinter dem Knorpel die „A. hyoidea“ (MAURER 1888, p. 208 ff.). Letztere könnte vielleicht als nicht eigentlich dem Hyoid, sondern dem postulierten, hier durch seinen Anschluß an das Hyoid verschleierten intermediären Bogen angehörig betrachtet werden; sie persistiert nur, wo eine respirierende Opercularkieme vorhanden ist. Wenn diese aber ihre Bedeutung für die Atmung verliert und verkümmert, so scheint es nicht ausgeschlossen, daß auch in diesem Falle ein Ast der A. hyomandibularis, nachdem diese Anschluß an das I. abführende Kiemengefäß gewonnen, ihre Blutversorgung übernimmt. Einen entscheidenden Grund für die Zugehörigkeit der vordern Halbkieme der Loricariiden zur Spalte zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen vermöchte ich in ihren Beziehungen zum Gefäßsystem nicht zu sehen.

Rachenhöhlenauskleidung und insonderheit der Siebfortsätze bei *Plecostomus* und *Otocinclus* lassen sich wiederum zu gewissen Bildungen bei den Anurenlarven unschwer in Beziehung bringen. So finden wir eine unverkennbare Analogie in der Verteilung der von F. E. SCHULZE (1870, 1888) bei *Pelobates*-Larven sehr eingehend beschriebenen Mundhöhlenpapillen mit den Faltenbildungen bei *Otocinclus*: die „Gaumenquerfalte“ ist in beiden Fällen offenbar homolog; in der hinter ihr gelegenen Mundhöhlenabteilung konvergieren bei *Pelobates* die Papillen ähnlich wie bei *O.* die Falten; in der vordern Abteilung vermissen wir bei *O.* die Choanen, während andererseits die „Atemklappe“ den Anurenlarven völlig fehlt. Am Boden der Mundhöhle sind die Falten bei *O.* spärlich, Papillen nur schwach angedeutet. Es liegt nicht zu fern, die Falten bei *O.* als Reihen verschmolzener Papillen zu deuten; beide erweisen sich auch in ihrer Funktion, als Träger von „Geschmacksorganen“, analog. Schlauchförmige (prismatische) Drüsenzellen, denen im Rachen von *Plecostomus* etc. der Struktur nach entsprechend — (Zellinhalt im distalen Abschnitt „ganz hell und durchsichtig“, im übrigen Teil „aus einer körnchenreichen, schwach längsstreifigen Masse“ bestehend) — finden sich auch im „Hinterfeld“ des Rachenhöhlendaches von *Pelobates*-Larven (SCHULZE 1888, p. 46 ff.); nur fügen sich hier die Drüsenzellen zu intraepithelialen Komplexen zusammen, welche „die Form eines in der Hauptaxe gestauchten, mehr oder minder breiten, kreisrunden Kürbis haben“. — Abweichungen hängen mit der ungleichen longitudinalen Ausdehnung der Rachenregion und der Stellung der Kiemenbogen zusammen. Infolgedessen ist auch von den „Kiemen deckplatten“ (F. E. SCHULZE 1888, p. 13) bei den Panzerwelsen nichts erhalten, wenn man nicht etwa in der die vordere Hemibranchie tragenden Lamelle eine Andeutung davon sehen will. Es scheint überflüssig, die Unterschiede in der Zahl der Kiemenpalten, in der Topographie der Kiemenhöhlen und der äußern Kiemenöffnungen<sup>1)</sup> etc., im einzelnen namhaft zu machen; kommt es doch hier nur darauf an, hervorzuheben, inwiefern generell bekanntermaßen sehr weit voneinander abstehende Formen gleichwohl in einzelnen speziellen Zügen Übereinstimmung zeigen.

In diesem Sinne ist hier auf die Ähnlichkeit der Siebfortsätze der Loricariiden mit den „Filterkrausen“ der Kaulquappen größeres

1) Zu beachten ist hier wiederum die welsähnliche *Xenopus*-Larve mit paarigen äußern Kiemenöffnungen.

Gewicht zu legen. Es finden sich bei diesen, wie insbesondere durch F. E. SCHULZE's Abhandlung wohl bekannt, auf der zu einem hohen etwas einwärts gekrümmten Grat sich erhebenden Innenfläche der Kiemenbogen quer zu diesen verlaufende Hautleisten. Die Furchen zwischen ihnen quer werden auch hier zu einem unregelmäßigen Lückensystem eingeengt durch überaus zahlreiche Höckerchen, welche auf dem freien Rande der Leisten stehen. Nur ist das auf diese Art erzeugte Filter womöglich noch dichter und komplizierter als bei *Plecostomus* (vgl. F. E. SCHULZE 1892, fig. 21—24); insbesondere stehen die Höcker auf dem Rande nicht isoliert, sondern vereinigen sich zu einem System vielfach kommunizierender gekrümmter Leisten („Filterkrausen“); es ist leicht einzusehen, wie sie auf den wesentlich ähnlichen, aber etwas einfacheren Befund bei den Panzerwelsen zurückgeführt werden können. Ihre Deutung als Atmungsorgane („Innenkiemen“, GOETTE) hat NAUE (1890) mit dem Hinweis auf die Spärlichkeit und die nur nutritorische Bedeutung ihrer Gefäße zurückgewiesen; F. E. SCHULZE (p. 40) möchte ihnen „eine gewisse, wenn auch geringe respiratorische Funktion“ zuschreiben.<sup>1)</sup> Die Bedeutung des Filters wird teils im Schutz der Kiemen, teils in der Zurückhaltung der Nahrungskörper gesehen; Sinneszellen wurden auf demselben bisher nicht wahrgenommen.

Die sog. inneren Kiemen der Kaulquappen bestehen aus baumförmigen Anhängen, die den konvexen Außenrand der Kiemenbogen besetzen; und zwar nach SCHULZE (1892, p. 46) den I. Bogen in drei, den II. und III. Bogen in vier, den IV. Bogen in zwei Längsreihen; doch sei das Vorhandensein von „zwei Parallelreihen“ an allen Bogen „zweifelloso die ursprüngliche Anlage“, und die Vermehrung der Längsreihen beruhe lediglich auf einer Verselbständigung äußerer Äste der beiden ursprünglichen Bäumchenreihen. In die Verästelungen der Kiemenbäumchen dringen die feinsten zu- und abführenden Gefäße ein.

Manche Untersucher (BOAS, MAURER u. A.) halten ja, wie die meisten Larvenorgane der Anuren, so auch die inneren Kiemen für „spezielle, nur dieser eng umschriebenen Tiergruppe angehörige“ Bildungen, die „selbstverständlich nicht etwa mit den Kiemen der Fische . . . zusammengebracht werden“ dürfen (BOAS, p. 541 u. 552).

1) Bei der *Xenopus*-Larve findet BEDDARD (p. 106) den Filterapparat sehr gefäßreich und meint, er müsse eine respiratorische Funktion ausüben, „weil keine andern inneren Kiemen ausgebildet sind“.

Das Argument der sog. ectodermalen Entstehung der Amphibienkiemen (MAURER), auf welche sich diese strenge Scheidung noch am ehesten stützen konnte, verliert sehr an Sicherheit, nachdem von GOETTE (1905) für die Teleosteerkiemen der gleiche Ursprung ermittelt wurde, während GREIL (1906) wiederum an der entodermalen Natur aller Anamnierkiemen festhält. Lage, Anordnung, Verhalten zu den Gefäßen stimmen bei beiden Arten von Kiemen aber im wesentlichen so sehr überein, daß der Gedanke einer völligen Neuschöpfung des Kiemenapparats der Anurenlarven, wenn ihm nicht schon die schwersten allgemeinen Bedenken entgegenständen, von vergleichend-anatomischer Seite nur eine geringe Stütze erhält. Es bleiben die Differenzen zwischen der blattförmigen Gestalt der Kiemelemente bei den Fischen und der baumförmigen bei den Larven, das Vorkommen stützender Kiemengräten dort, ihr Fehlen hier. Erwägt man aber, daß der Kiemenapparat bei Anuren nur als provisorisches Organ auftritt und demnach auf einem niedern Ausbildungsgrad verharret (wobei auch noch die geringe Körpergröße mitspricht), so werden sich die Abweichungen von den Kiemen der Fische leicht verstehen lassen: die Visceralbögen bleiben ungegliederte Knorpelspannen; an die Stelle der überaus feinen lacunären Gefäßauflösungen in den Fiederchen der Fischkiemenblättchen tritt ein dichotomisch verzweigtes Capillarsystem usw. So wird man zwar bedeutende graduelle, aber keine prinzipiellen Unterschiede zwischen den Kiemen der Anurenlarven und denen der Fische konstatieren müssen. — Es sei endlich noch bemerkt, daß an den I. Kiemenbogen der Panzerwelse mit seinem flachen knöchernen Anhang die breite plattenförmige Gestalt des I. Kiemenbogens bei den Kaulquappen (SCHULZE 1892, p. 11, fig. 3—5) einigermaßen erinnert.

## V. Darmkanal.

Der Verdauungskanal der Loricariiden ist zunächst durch seine außerordentliche Länge merkwürdig; der Mitteldarm beschreibt zahlreiche, in regelmäßiger Spiralförmigkeit angeordnete Windungen (Fig. 14 *int*). Das Situsbild erinnert durchaus an den Befund bei Kaulquappen. Allerdings kommt gelegentlich auch unter Teleosteen eine ähnliche Anordnung vor, z. B. bei den herbivoren Characiniden (*Citharinus* u. a., s. ROWNTREE 1903). Die Nahrung selbst scheint in allen diesen Fällen sehr ähnlich zu sein; im Darm von *Otocinclus* und *Plecostomus* fanden sich neben Resten von Pflanzengewebe und allerlei Detritus

massenhaft Diatomeenschalen. Nach WEYENBERGH (p. 34 u. 82) nährt sich *Plecostomus* von „mehr oder weniger in Verwesung übergegangen organischen Substanzen“, tierischen und pflanzlichen.

Ferner ist der Darmkanal der Panzerweise insofern bemerkenswert, als er respiratorische Funktionen ausübt. Nach JOBERT (1878) verschlucken die Loricariiden (*Plecostomus*) Luft, unterscheiden sich aber von andern Darmatmern dadurch, daß sie die verbrauchte Atemluft nicht aus dem Anus, sondern wieder durch den Mund oder durch die Kiemenschlitze entlassen. Auch sei nicht der ganze Darm an der Atmung beteiligt, sondern nur ein sehr kurzer drüsenfreier Abschnitt „dicht hinter dem Magen“; dort, unmittelbar unter dem einschichtigen Epithel, ziehe sich „ein Netz von in Büscheln angeordneten Gefäßen“ hin. Dieser Bezirk werde mit Blut von der Aorta versorgt, erhalte aber außerdem sauerstoffarmes Blut aus Venen, die „an verschiedenen Punkten von der Darmwand entspringen“. Aus dem respiratorischen Capillarnetz führt eine dicke Vene das Blut ab, „die sich zum Herzen begiebt, indem sie die Leber durchsetzt“. Bei *Loricaria* findet sich diese Einrichtung in der geringsten Ausbildung.

Ich selbst fand bei *Otocinclus* sehr eigentümliche Verhältnisse (Fig. 15). Auf den Ösophagus folgt ein sehr kurzer, wenig scharf abgesetzter, etwas erweiterter Abschnitt, den wir als Magen deuten, obwohl er äußerlich kaum als solcher erkennbar ist. Die histologische Untersuchung erweist, daß an dieser Stelle das im vordern Abschnitt längs-, im hintern quergefaltete, an Drüsenzellen überaus reiche Ösophagusepithel aufhört und glattes, drüsenfreies, hohes Cylinderepithel an seine Stelle tritt. Hinter diesem kurzen Abschnitt erfolgt eine starke, schärfer abgesetzte Erweiterung: es beginnt der Mitteldarm, dessen Epithel Stäbchensaum trägt und mit Becherzellen untermischt ist. Der Pylorus stülpt sich zapfenartig in denselben ein; zugleich mündet der Ductus choledochus in diesen vordersten Mitteldarmabschnitt. Bezüglich der folgenden Darmteile bemerke ich nur, daß nach zahlreichen Windungen ein kurzer, deutlich gesonderter Enddarm mit längsgefalteter Schleimhaut den Schluß macht. Der auffallendste Bestandteil des Darmtractus ist ein umfangreicher Blindsack, der sich zwischen dem Ende des Schlundes und dem Pylorus vom Magen dorsalwärts abzweigt; er ist auf Fig. 15 (*rpm*) in seiner ganzen Ausdehnung zu übersehen, während er bei ungestörtem Situs zum Teil verdeckt wird. Er verläuft nämlich, der dorsalen Cöломwand anliegend, bei mäßiger Weite von

seiner Ursprungsstelle zunächst nach vorn, begibt sich dicht hinter dem Herzen auf die gegenüberliegende (linke) Körperseite, um hier, ebenfalls ganz dorsal gelagert, bis ans hintere Ende der Leibeshöhle zu verlaufen; hier schlägt er sich hinter dem Enddarm bzw. den Harnleitern und Eileitern um, geht abermals auf die andere Körperseite über, zieht nun kopfwärts und endet endlich blind nicht weit hinter seiner Ursprungsstelle. Dieser nach vorn zurückgebogene Schenkel liegt in einer ebenfalls blinden Aussackung der Leibeshöhle, die sich von hinten her zwischen die dorsale Wand des Hauptraumes der Leibeshöhle und die Muskulatur einschiebt (Fig. 17 *c*<sup>1</sup>).

Die Wand des Blindsacks erscheint überaus zart. Sie besteht aus zwei Muskelschichten, einer äußern aus dünnen longitudinalen Fasern und einer innern aus viel dickern, aber auch nicht quergestreiften Fasern von zirkulärem Verlauf. Leider war die innere Auskleidung des Sacks bei meinem Material nicht gut erhalten. Zwar konnte leicht festgestellt werden, daß sich an der Innenfläche ein äußerst reiches Geflecht weiter Capillaren ausbreitet; aber das Verhalten dieser zum Epithel war schwieriger zu beurteilen. Wo die Wand gedehnt ist, ist das einschichtige Epithel ziemlich flach; dennoch scheinen die Capillaren zwischen die Epithelzellen einzudringen; die Bindegewebslamelle zwischen Epithel und Muskulatur ist hier verschwindend dünn. Etwas deutlicher war der Befund an Stellen, wo das Epithel höher war (Fig. 16). Es dürfte sich also hier allenthalben um ein ähnliches Verhalten handeln, wie es vom Mitteldarm eigentlicher Darmatmer, wie *Cobitis*, nachgewiesen ist (LEYDIG, LORENT, CALUGAREANU), wie ich es auch bei gewissen Teleosteen an respirierenden Bezirken der Epidermis (*Periophthalmus*) und des Rachenepithels (*Ophiocephalus*) nachgewiesen habe, nämlich um einen intercellulären Verlauf von feinen Gefäßstäbchen im Epithel.

Was die Herkunft des das Capillarnetz speisenden Blutes angeht, so ist leicht festzustellen, daß ein starker Ast der A. coeliaca gleich zu Beginn an den Sack herantritt und, der medialen Wand äußerlich anliegend, ihn bis nahe an das blinde Ende unter Abgabe zahlreicher Zweige begleitet. Neben der Arterie verläuft eine Vene, die das Blut aus dem Sack aufnimmt und die, unabhängig von den Lebervenen, in den Sinus venosus mündet.

Die reiche Vascularisierung der innern Auskleidung, die sicherlich nicht auf Resorptions- oder Secretionstätigkeit weisende Beschaffenheit des Epithels, deuten darauf hin, daß dieser Blindsack

der Funktion nach eine Lunge, ein Luftatmungsorgan, ist. Die Blutversorgung aus der Aorta widerspricht dieser Deutung nicht; denn seine respiratorische Funktion dürfte nur dann zur Geltung kommen, wenn aus dem Wasser durch die Kiemenatmung dem Aortenblut nicht hinreichend Sauerstoff mitgeteilt werden kann. — Was die morphologische Deutung des Anhangs betrifft, so ist er durch seine Einschaltung zwischen Ösophagus und Pylorus als Teil des Magens hinreichend gekennzeichnet; um einen poststomachalen Darmteil handelt es sich hier sicher nicht. Diese Feststellung ist insofern nicht unwichtig, als die funktionelle Umwandlung des Magens in einen Luftsack unter den Teleosteen noch einmal vorkommt, nämlich bei den Plectognathen (*Diodon*, *Tetrodon*)<sup>1)</sup>; auch hier ist dessen Mündung zwischen Ösophagus und Mitteldarm eingeschaltet, der Sack selbst aber breitet sich an der ventralen Körperseite aus und zwingt somit in gefülltem Zustande bekanntlich den Fisch, auf dem Rücken zu schwimmen, wogegen bei *Otocinclus* die beiden weiten luftführenden Schenkel ganz dorsal und genau symmetrisch gelagert sind (vgl. Fig. 17).

Die Deutung des Luftsacks als Teil des Magens wird ferner gestützt durch den Befund bei *Plecostomus*. Hier findet sich ein mehr typischer Magen von der Form eines weiten, nach vorn zurückgekrümmten Rohres, derart, daß also die Einmündung des Schlundes und der Pylorus einander ziemlich genähert sind. Ähnlich beschreiben CUVIER u. VALENCIENNES (p. 495) den Magen von *Hypostomus verres* C. V. und erwähnen, daß dessen Wand sehr dünn ist, so daß der Magen zu einem großen Sack aufgeblasen werden kann. Ich finde im Cardialbezirk verzweigte tubulöse Magendrüsen. Der hintere sackförmige Teil und die Pylorusregion ist drüsenfrei; ich fand hier in einem Falle bei gefalteter Schleimhaut ein ziemlich hohes Cylinderepithel, in einem andern, wo der Magen, offenbar durch darin enthalten gewesene Luft, stark gedehnt war, sehr flaches Epithel. Zahlreiche Gefäße sind unter dem Epithel vorhanden, und ihre feinem Auflösungen nehmen auch hier einen „intraepithelialen“ Verlauf an, indem sie zwischen die basalen Enden der Epithelzellen eindringen. An dem Exemplar mit ungedehnter Magenwand sieht man die distal

1) Die Auffassung dieses Luftsacks als „Magen“, auf GEOFFROY ST. HILAIRE zurückgehend, wurde in neuerer Zeit meines Wissens nur von THILO (1899) zur Geltung gebracht (vgl. a. meinen Aufsatz in *Ergebn. u. Fortschr. d. Zool.*, Vol. 2, p. 571).

ziemlich dicken Zellen sich basalwärts in fadenförmige Fortsätze ausziehen, zwischen denen die Capillaren liegen (Fig. 18, es ist zur Verdeutlichung dieses Verhaltens absichtlich eine Stelle gewählt worden, wo das Epithel sich etwas vom Bindegewebe abgehoben hat). Im Pylorusabschnitt im engern Sinne fehlen die intercellulären Capillaren; das vascularisierte sowie alle übrigen drüsenfreien Epithelbezirke des Magens tragen Cilienbesatz.

Man darf also wohl auch bei *Plecostomus* den Magen für das Organ der Luftatmung halten, wenngleich er, wie die reichliche Ausbildung von Fundusdrüsen zeigt, seine Bedeutung für die Verdauung nicht völlig eingebüßt hat. — Zu den zuletzt besprochenen Verhältnissen bieten die Kaulquappen kaum einige Analogie —, es sei denn, daß man diese auf die Heranziehung von Teilen bzw. Anhängen des Vorderdarms zur Luftatmung beschränken wollte; ihr Magen liegt auf der rechten Körperseite, ist aber langgestreckt, der Eintritt des Ösophagus und die Mündung in den Mitteldarm liegen weit voneinander entfernt; Drüsen finden sich auch hier nur im vordern Abschnitt, aber das wimpertragende Epithel entbehrt auch im hintern jeder abnormen Vascularisierung. Die Leber ist relativ viel weniger umfangreich als bei den Loricariiden; das Pancreas verteilt sich bei diesen, den Gefäßen folgend, diffus zwischen den Darmwindungen, bei den Froschlarven ist es eine kompakte, dem Magen anliegende Drüse. Gleichwohl wäre zu erwägen, ob die Befunde von Spiralwindung des Mitteldarms bei den Kaulquappen, den Loricariiden und einigen andern Teleosteen wirklich nichts weiter als jeweilige voneinander unabhängige „Anpassungen“ sind, ob sie nicht vielmehr in einem weitreichenden Zusammenhang miteinander stehen. Hier bietet sich der bei den niedern Fischgruppen so allgemein angetroffene Spiraldarm als nächster Anknüpfungspunkt. Auf die Ähnlichkeit der zur Bildung der Spiralklappe führenden Darmdrehungen bei Selachiern und der Darmwindung bei Anurenlarven wurde schon von embryologischer Seite hingewiesen (s. bei MAURER 1902, p. 162). Die Anlehnung der Loricariiden an die Selachier und Ganoiden in diesem Punkte wäre um so beachtenswerter, als sie auch in der unterständigen Lage des Mundes, im Besitz einer wahrscheinlich der Opercularkieme entsprechenden Hemibranchie und in der Ausbildung des Hautskelets eine ausgesprochene Hinneigung zu diesen zeigen.

Endlich ist darauf hinzuweisen, daß den Loricariiden (wohl nicht durchweg, vgl. KNER, Vol. 6, p. 69 u. Vol. 7, p. 253) eine Cloakenbildung zukommt. Bei *Plecostomus* und *Otocinclus* ist nur eine

Öffnung für den Darm, die Harn- und Geschlechtswege vorhanden; während sie bei ersterm nur wenig über das Hautniveau vorragt, befindet sie sich bei diesem am Ende einer langen kegelförmigen Papille. Die typischen sackförmigen Teleosteerovarien beider Genera (von denen mir nur ♀♀ zur Verfügung standen) verschmelzen am Hinterende zu einem unpaaren Oviduct; bei *Plecostomus* zeigt dieser, kurz vor der Mündung in den Enddarm, eine faltenreiche Erweiterung. Noch weiter hinten münden, ebenfalls an der dorsalen Wand der Cloake, die Harnleiter, die bei *Pl.* bis zum Ende paarig, bei *O.* auf eine beträchtliche Strecke miteinander verschmolzen sind. — Die Bildung einer Cloake ist bei Teleosteen ungewöhnlich, wogegen dieser Befund einerseits an die Selachier, andererseits an die Dipnoer und Amphibien erinnert. Hierbei ist allerdings zu berücksichtigen, daß über die Homologie der Oviducte bei diesen Gruppen einerseits und bei den Teleosteen andererseits keine Gewißheit besteht.

Den übrigen Organsystemen der Loricariiden konnte ich eine genauere Untersuchung gegenwärtig nicht widmen, und ich muß daher die vorstehenden fragmentarischen Ausführungen, die nichts mehr als eine vergleichend-anatomische Skizze sein wollen, hier abschließen. Das Verhalten des Hautskelets ist insbesondere durch O. HERTWIG und GÖLDI bekannt geworden: es finden sich echte Hautzähne, deren Basalplatten zu großen Knochentafeln verschmelzen.<sup>1)</sup> Andererseits habe ich in einem frühern Aufsatz gezeigt, daß bei *Plecostomus* Hautdrüsen vorhanden sind, wie sie sonst bei Knochenfischen nur selten vorkommen<sup>2)</sup>, nämlich außer den üblichen Schleimzellen birnförmige ein seröses Secret liefernde Zellen, die in gewisser Hinsicht an die Kolbenzellen der Teleosteer erinnern, aber mit einem Ausführungsgang versehen sind. Man könnte darin einen Anklang an das Nebeneinanderbestehen (zusammengesetzter) seröser und Schleimdrüsen bei Amphibien finden. Als vorläufiges Ergebnis werden wir

1) Daß auch Verknöcherungen bzw. Kalkablagerungen dem Integument der (rezenten) Amphibien nicht völlig fremd sind, ist bekannt (LEYDIG 1876, p. 192, 193, 238).

2) In meinen damaligen Ausführungen (in: Ber. Oberhess. Ges. Natur. Heilkunde, Gießen 1907) ist die Mitteilung STUDNIČKA's (in: Anat. Anz. 1906) über seröse Drüsenzellen bei dem nackthäutigen *Lepadogaster* noch nicht berücksichtigt. — Bei *Otocinclus* vermisse ich die birnförmigen Körnerdrüsen, nur kleine Schleimdrüsen sind vorhanden; die tiefere Epidermisschicht ist hier durchsetzt von einem überaus reichen System von Lymphgefäßen.

immerhin festhalten dürfen, daß die Loricariiden, neben den generellen Zügen, die sie mit der Klasse der Teleosteer verknüpfen, „Verwandtschaftsbeziehungen“ nach verschiedenen Richtungen hin zeigen: zu den Ganoiden und Selachiern einerseits, zu den Amphibienlarven andererseits. Die Auflösung der hiergegen etwa zu erhebenden theoretischen Bedenken wird erst gelingen, wenn man eingesehen hat, daß der wesentliche Unterschied, den man gegenwärtig zwischen Verwandtschaft und Konvergenz, Homologie und Analogie, macht, durchaus willkürlich und unbegründet ist, daß überhaupt wahre morphologische Ähnlichkeit spezifischer Charaktere ganz andere Ursachen hat, als ihre erbliche Übertragung von ihren Trägern gemeinsamen Vorfahren her. Indessen bedarf dieser Punkt einer Erörterung auf breiterer Basis.

Jena, im August 1910.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BEDDARD, F. E., Notes upon the tadpole of *Xenopus laevis*, in: Proc. zool. Soc. London, 1894.
- BLEEKER, P., Ichthyologiae Archipelagi Indici Prodrumus, Vol. 1, Siluri, Batavia 1858.
- BOAS, J. E. V., Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien, in: Morphol. Jahrb., Vol. 7, 1882.
- BOULENGER, G. A., On the tadpoles of the European Batrachians, in: Proc. zool. Soc. London, 1891.
- , Systematic account of Teleostei, in: The Cambridge nat. Hist., Vol. 7, 1904.
- BRANDES, G., Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier, in: Abh. naturf. Ges. Halle, Vol. 22, 1901.
- CALUGAREANU, Über den Mitteldarm von *Cobitis*, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 118, 1907.
- COPE, E. D., On the Fishes of the Ambyiacu River, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, 1871.
- CUVIER et VALENCIENNES, Histoire naturelle des Poissons, Vol. 15, 1840.
- DAY, F., Fishes of India, London 1878.
- GADOW, H., Amphibia and Reptiles, in: The Cambridge nat. Hist., Vol. 8, 1901.
- GÖLDI, E. A., Kopfskelet und Schultergürtel von *Loricaria cataphracta*, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 17, 1884.
- GUTZEIT, Die Hornzähne der Batrachierlarven, in: Z. wiss. Zool., Vol. 49, 1889.
- HÉRON-ROYER et CH. VAN BAMBEKE, Le vestibule de la bouche chez les têtards, in: Arch. Biol., Vol. 9, 1889.
- HERTWIG, O., Über das Zahnsystem der Amphibien, Bonn 1874.
- , Über das Hautskelet der Fische, I. Siluroiden und Acipenseriden, in: Morphol. Jahrb., Vol. 2, 1876.

- HINKLEY, M.**, On some differences in the mouth structure of tadpoles of the anurous batrachians found in Milton Mass., in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 21, 1881.
- JOBERT**, Recherches pour servir à l'histoire de la respiration chez les poissons, in: Ann. Sc. nat. (6) Zool., Vol. 5, 1877 und Vol. 7, 1878.
- VAN KAMPEN, P. N.**, Beitrag zur Kenntnis der Amphibienlarven des indischen Archipels, in: Naturk. Tijdschr. Nederlandsch Indie, Deel 69, 1910.
- KEIFFER, H.**, Recherches sur la structure et le développement des dents et des bec corné chez Alytes obstetricans, in: Arch. Biol., Vol. 9, 1889.
- KNER, R.**, Die Panzerwelse des k. k. Hof-Naturalien-Cabinets zu Wien, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Vol. 6, 1854 und Vol. 7, 1854.
- KOSCHKAROFF, D. N.**, Beiträge zur Morphologie des Skelets der Teleosteer. Das Skelet der Siluroidei, in: Bull. Soc. Natural. Moscou, Année 1905 (N. S. Tome 19), Moscou 1906.
- LESLIE, J. M.**, Notes on the habits and oviposition of *Xenopus laevis*, in: Proc. zool. Soc. London, 1890.
- LEYDIG, F.**, Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 12, 1876.
- , Die anuren Batrachier der deutschen Fauna, 1876.
- , Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, 1895.
- LIEBERT, J.**, Die Metamorphose des Froschmundes, Inaug.-Diss., Leipzig 1894.
- LORENT, H.**, Über den Mitteldarm von *Cobitis fossilis*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 15, 1878.
- MAURER, F.**, Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische, in: Morphol. Jahrb., Vol. 9, 1884.
- , Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien, *ibid.*, Vol. 14, 1888.
- , Die Epidermis, 1895.
- , Die Entwicklung des Darmsystems, in: HERTWIG's Handbuch vgl. Entwicklungslehre, Vol. 2, 1902.
- MÜLLER, JOH.**, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, III. Über das Gefäßsystem, 1841.
- NAUE, H.**, Über Bau und Entwicklung der Kiemen der Froschlarven, in: Ztschr. Naturwiss., Vol. 63, 1890.
- PARKER, W. K.**, On the structure and development of the skull in the Batrachia, Part. 3, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1881.

- PAWLOWSKY, E., Über den Bau der Epidermis von Haut und Lippen bei *Schizothorax intermedius* u. *Capoeta heratensis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, 1911.
- REGAN, C. T., A monograph of the Fishes of the family Loricariidae, in: Trans. zool. Soc. London, 1907.
- ROWNTREE, S., On some points in the visceral anatomy of the Characinae, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Vol. 9, 1903—1907.
- SCHOMBURGK, R., Reisen in Britisch-Guiana, 3 Bde.
- SCHULZE, F. E., Über cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 5, 1869.
- , Die Geschmacksorgane der Froschlärven, *ibid.*, Vol. 6, 1870.
- , Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven, 1. Mitteilung, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1888, 2. Mitteilung, *ibid.*, 1892.
- STEINDACHNER, F., Ichthyologische Notizen, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Vol. 56, Abth. 1, 1867.
- THIELE, J., Der Haftapparat der Batrachierlarven, in: Z. wiss. Zool., Vol. 46, 1887.
- THILO, O., Die Entstehung der Luftsäcke bei den Kugelfischen, in: Anat. Anz., Vol. 16, 1899.
- WEYENBERGH, H., *Hypostomus plecostomus* VAL., mémoire anatomique pour servir à l'histoire naturelle des Loricaires, Cordoba et Leipzig 1876.
- ZANDER, E., Das Kiemenfilter der Teleosteer, in: Z. wiss. Zool., Vol. 84, 1906.
-

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 24.

Fig. 1. *Plecostomus* sp., Vorderkörper von der Bauchseite. 2,7 : 1.

Fig. 2. *Otocinclus notatus*, Kopf von der Unterseite. 5 : 1.

Fig. 3. *Plecostomus*, Schnitt (sagittal) durch eine Lippenpapille. 540 : 1. *px* verhornte Zellschichten mit „Puffern“. *mx* Matrixzellen derselben. *kn* Sinnesknospe (Schrägschnitt). *n* Nerv. *bl* Blutcapillare.

Fig. 4. *Plecostomus*, oberflächliche Zellschichten einer Lippenpapille. 900 : 1. *str. c* völlig verhornte Schicht. *px* nachrückende, in der Umbildung zu Pufferzellen begriffene Schicht. *il* Intercellularlücken, in den distalen Schichten sich mehr und mehr erweiternd (*il*<sup>1</sup>, *il*<sup>2</sup>).

Fig. 5. *Plecostomus*, Sagittalschnitt durch den Unterkiefer. ca. 45 : 1. *epd* Epidermis (an der Außenfläche des Kiefers, in die Lippenepidermis übergehend). *ep. m* Epithel am Boden der Mundhöhle (vorderster Abschnitt). *ep. l* Epithelleiste. *so* Schmelzorgan. *p* bindegewebige Papille (Pulpa). *w* Wurzelabschnitt. *s* Schaft. *b* distale Auftreibung des Zahns. *d* Dentale des Unterkiefers. *mkn* Unterkieferknorpel. *mu* Muskel.

Fig. 6. *Plecostomus*, Querschnitte durch den Unterkiefer in der auf Fig. 5 durch Pfeile bezeichneten Richtung. Bezeichnungen wie dort. *s'*, *b'*, *sp'* Schaft, bzw. Auftreibung und distaler Dentinkegel der Ersatzzähne. 45 : 1. Der Pfeil gibt die Schnittebene der Fig. 5 an. *m* medial. *l* lateral.

Fig. 7. *Plecostomus*, distaler Abschnitt eines Zahnes, Pulpahöhle und Dentinkanälchen mit Luft gefüllt. *d* Dentin. *d'* in die mediale Spitze (*m. sp*) sich einschiebender Dentinkegel. *l. sp* laterale Spitze.

Fig. 8. *Plecostomus*, Querschnitte durch Ersatzzähne. 225 : 1. *A* junge Anlage. *B* Anlage mit dünnem Dentinmantel (*d*) um die Osteoblasten (*o*). *C* Schaft eines ältern Ersatzzahns. *a* Ameloblasten. *el* Epithellamelle (gespalten durch das Einwachsen der einzelnen Zahnanlagen). *p* Pulpa.

Fig. 9. *Plecostomus*, Schnitte durch das distale Ende jüngerer Zahnanlagen. 225 : 1. *k* körnige Substanz. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 8.

Fig. 10. *Otocinclus vestitus*. *A* Dach der Mundhöhle. *B* Boden der Mund- und Rachenhöhle, schwach vergrößert. *I—V* Visceralbogen. *k, bl* Kiemenblättchen. *sf* Siebfortsätze an der Vorderwand der 1. Kiemenpalte (rechts durch die vordere Deckmembran durchscheinend; links ist die Durchtrennungsstelle durch + bezeichnet, der untere Lappen ist zurückgeschlagen, um die Blättchen der Hemibranchie (*hbr*) zu zeigen. *r* Receß der Mundhöhle vor der Hemibranchie. *pl, tr* Gaumenquerfalte. *pl, a, pl, p* Schleimhautfalten. *r, br* Atemklappe. *i, m* Zwischenkiefer. *oes* Ösophagus.

Fig. 11. *Plecostomus*, Epithel auf einer Mundschleimhautfalte. *sz* Schleimzelle. *dr* schlauchförmige Drüsenzelle. *cap* Blutcapillare.

Fig. 12. *Plecostomus*, Querschnitt einer Filterleiste, nahe am innern Grat des Kiemenbogens. *a, br* innerer Rand des knöchernen Kiemenbogens. *ep* Epithel. *bi* Bindegewebe. *st* „Stützlamelle“.

Fig. 13. *Otocinclus notatus*, Querschnitte durch die Kiemenregion, *A* kurz vor der 1. Kiemenpalte, *B* auf dem Niveau der vordern Hemibranchie. *I—III* Kiemenbogen. *abr, I* Ceratobranchiale *I*, von dem der die Hemibranchie stützende Fortsatz *pr, br* abzweigt. *l* Hautlamelle, welche die 1. Kiemenpalte von vorn her überdeckt, Siebfortsätze und die Blättchen der Hemibranchie (*hbr*) tragend. *co* seitlicher Receß der Mundhöhle. *hy* Ceratohyale. *a, ps* Arterie der Pseudobranchie. *a, I* 1. zuführendes Kiemengefäß. *r, I, r, II* ventrale Fortsetzungen der abführenden Kiemengefäße. *c, br* Kiemenhöhle. *s* „Septum“.

Fig. 14. *Otocinclus vestitus*, Situs viscerum. 2 : 1. *int* Darm. *hep* Leber. *v, pu* Luftsack. *ov* Ovar.

Fig. 15. *Otocinclus vestitus*, Darmkanal. 2 : 1. *oes* Ösophagus. *rpm* Luftsack. *int* Mitteldarm. *r* Enddarm.

Fig. 16. *Otocinclus notatus*, Schnitt durch die Wand des Luftsacks. 1000 : 1. *ep* Epithel. *cap* Capillaren. *m* Muskelschichten.

Fig. 17. *Otocinclus notatus*, Querschnitt in der Abdominalgegend. *a* Aorta. *c, c'* Cölo. *vpm, vpu'* ab- und aufsteigender Schenkel des Luftsacks (medial ihnen anliegend Arterie und Vene). *r* Rectum. *ov* Ovarium; knöcherne Teile schwarz, Muskulatur dunkelgrau. *l, r* links und rechts.

Fig. 18. *Plecostomus*, Schnitt durch das vascularisierte Magenepithel (*ep*). *cap* Capillaren. *bi* Bindegewebe. 1000 : 1.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues der Giftdrüsen einiger Scorpaeniden.

Von

**Dr. Eugen Pawlowsky.**

(Aus dem Zoologischen Laboratorium der Kais. militär-medizinischen  
Akademie zu St. Petersburg.)

Mit Tafel 26–27.

Die Ergebnisse meiner letzten Arbeit (12) haben dargelegt, daß die Untersuchung gut konservierter Museumsexemplare von Fischen immerhin gewisse Resultate ergeben kann, wenn es sich darum handelt, das Vorhandensein giftiger Hautdrüsen festzustellen und den allgemeinen Bauplan dieser letzteren klarzulegen.

Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen von Herrn SHIGEHO TANAKA in Tokyo ist es mir gelungen, durch seine Vermittlung 3 Arten von Fischen aus der Familie der *Scorpaenidae* zu erhalten, und zwar *Synanceia (Synancidium) erosa*, *Pterois lunulata* und *Scorpaena fimbriata*. Besonderes Interesse versprach das Studium von *Synanceia* und *Pterois*, indem seit BOTTARD (1), welchem wir wenig ausführliche und ziemlich verworrene Angaben über den Bau ihrer Drüsen verdanken, keinerlei weitere Arbeiten über die genannten Fische veröffentlicht worden sind.

Indem ich zur Darlegung der Ergebnisse meiner Untersuchung übergehe, möchte ich zuvor Herrn SHIGEHO TANAKA für die liebens-

würdige Übermittlung des dieser Arbeit zugrunde liegenden Materiales meinen aufrichtigsten Dank aussprechen.

Ferner muß ich betonen, daß der am Anfange meiner letzten Arbeit (12) ausgesprochene Vorbehalt auch für die vorliegende Untersuchung in Kraft bleibt, da wir infolge der Unvollkommenheit jedes aus Museen stammenden Materiales nur die allgemeinsten und größten Züge des mikroskopischen Baues der Drüse zu beurteilen vermögen, die Bearbeitung der feineren Details dagegen glücklicheren Forschern überlassen müssen, welche die Möglichkeit haben werden, frisches oder speziell zu diesem Zwecke konserviertes Material zur Untersuchung zu erhalten.

### *Synanceia erosa* LANGSDORF.<sup>1)</sup>

Die erste Beschreibung des Giftapparats von *Synanceia* verdanken wir NADEAUD (7). Auf der Vorderfläche der Stacheln der Rückenflosse befindet sich je ein Bläschen, dessen oberer Teil in die Länge ausgezogen und dem Gipfel des betreffenden Strahles zugewendet ist. Dieses Bläschen besitzt eine Öffnung. Die Haut bekleidet den Strahl nebst der auf einer Oberfläche liegenden Drüse, wobei sie eine Art Scheide bildet, welche bei der Ausführung von Stichen nach der Flossenbasis hin verschoben wird; indem die Haut einen Druck auf den Inhalt der Drüse ausübt, fördert sie dessen Austritt nach außen. D'ARRAS (4) begnügt sich mit einer Wiedergabe der Befunde von NADEAUD, ohne ihnen neue Beobachtungen hinzuzufügen.

Auch LE JUGE (6), dessen Arbeit mir im Original nicht zugänglich war, teilt keine neueren Einzelheiten mit.

Soweit ich die hier angeführten Autoren beurteilen kann, bezogen sich ihre Untersuchungen hauptsächlich auf die Anatomie der Giftdrüsen, d. h. auf deren äußere Gestalt, die Lage im Körper, die Beziehungen zu den Stacheln und den umgebenden Geweben; von dem histologischen Bau der Drüsen dagegen kann man sich auf Grund solcher Angaben durchaus kein Bild machen.

Diese letztere Lücke suchte BOTTARD (1) auszufüllen, welcher ein ganzes Kapitel über *Synanceia* verfaßte, mit dem sein Werk

1) D. ST. JORDAN und EDW. CH. STARKS in ihrer Arbeit „A review of the Scorpaenoid Fishes of Japan“ (in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 28, p. 91—175, 1904) stellen diese Species zu einem neuen Genus *Erosa*, indem sie den von ihnen untersuchten Fisch *Erosa erosa* (LANGSDORF) nennen.

über die giftigen Fische „Les poissons venimeux“ beginnt. Die grundlegenden Befunde BOTTARD's sind nachstehend wiedergegeben.

Der Giftapparat besteht aus einem stechenden Flossenstrahl, welcher die Wunde verursacht, einem Reservoir für das Gift und der das Gift hervorbringenden Drüse. Ein jeder Strahl besitzt an seinen seitlichen Flächen je eine tiefe Rinne, in der das Giftreservoir enthalten ist, welches aus einem zylindrischen, doppelt so langen wie breiten Säckchen besteht. Der obere Teil dieses Behälters ist zu einem in der Strahlenrinne ruhenden Zipfel ausgezogen. In jedem Strahl befinden sich zwei vollständig voneinander getrennte Säckchen, deren Höhlung bei einem Fische von 45 cm Länge je bis zu  $\frac{1}{2}$  cm<sup>3</sup> Gift enthält. Das Säckchen läßt sich leicht von den umgebenden Geweben ablösen, worauf sein äußeres fasriges Aussehen in die Augen fällt. „Entre sa membrane propre (externe) et sa membrane intime (interne) se trouve une couche de tissu cellulaire lâche, dénuée de fibres musculaires, mais très riche en fibres élastiques. Dans l'épaisseur de cette couche conjonctive sont placées dix à douze glandes en tubes, ramifiées; les ramifications ne vont pas au-delà de trois. Ces glandes ont beaucoup d'analogie, par leur forme aussi bien que par leur structure glandulaire, avec les glandes de LIEBERKÜHN du chat. Ce sont ces glandes qui secrètent le venin.“ (BOTTARD 1, p. 79.)

BOTTARD zählt die von ihm beschriebenen Drüsen zu den kompakten („glandes complètes“) (l. c., p. 52—53), gibt aber keine Charakteristik dieses Typus von Drüsen.

Es muß hervorgehoben werden, daß die oben zitierten Angaben BOTTARD's über den histologischen Bau der Drüsen nicht sehr deutlich sind und keinen richtigen Begriff von demselben geben.

Ich habe die japanische *Synanceia (Synancidium) erosa* untersucht: in allen 13 Stachelstrahlen der ersten Rückenflosse dieser Art befinden sich in den entsprechenden Rinnen 26 Drüsen, zu je 2 an jedem Strahl. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß der Bau dieser Drüsen viel einfacher ist, als dies von BOTTARD für *Synanceia brachio* angegeben wird. Die spindelförmige Drüse ist von Bindegewebe umgeben, welches die Rinne des Strahles in dünner Schicht auskleidet, an deren Rändern dagegen eine massive, kompakte Membran bildet (Taf. 26, Fig. 1 *Bg*), so daß ein Kanal gebildet wird, in dem die Drüse gelegen ist. Letztere besteht aus zweierlei Arten von Zellen: 1. massiven Drüsenzellen (Taf. 26, Fig. 2 *Dz*) und 2. flachen Stützzellen (Taf. 26, Fig. 2 *Stz*), wobei diese letztern die Drüsen-

zellen voneinander trennen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß auch in diesen Drüsen von *Synanceia* die Art und Weise der Secretion des Giftes, des mit dieser letztern unvermeidlich zusammenhängenden Zerreißen der Stützzellen und die Bildung eines „falschen Ausführungsganges“ in allgemeinen Zügen mit den entsprechenden physiologischen Vorgängen in den Drüsen von *Scorpaena* und *Trachinus* übereinstimmt, wie sie schon früher von mir beschrieben wurden (9, 10, 11).

Der allgemeine Bauplan der Drüsen von *Synanceia*, und nur um diesen kann es sich hier auf Grund des mir vorliegenden Materials handeln, entspricht durchaus jenem Typus von kompakten mehrzelligen Drüsen, welcher von mir für *Scorpaena* (9, 10, 11, 12) und von SCHMIDT (18) für *Trachinus* beschrieben worden ist.

Um sich mit größerer Sicherheit aussprechen zu können, müßte naturgemäß auch jene Art von neuem untersucht werden, welche BOTTART vorgelegen hat (*Synanceia brachio*), doch ist es mir leider bis jetzt noch nicht gelungen, ihrer habhaft zu werden.

### *Pterois lunulata* SCHLEGEL.

Die Gattung *Pterois*, welche ihren Namen der „Geflügelten“ in keiner Weise rechtfertigt, indem ihre Vertreter gar nicht zum Fliegen befähigt sind, ist ebenfalls von BOTTARD untersucht worden, und zwar folgende Arten derselben: *Pterois volitans*, *Pterois antennata*, *Pterois muricata* und *Pterois zebra*. Als Typus beschrieb BOTTARD *Pterois volitans*, deren Giftdrüsen ihrem Baue nach mit den Drüsen von *Scorpaena* übereinstimmen (l. c. p. 167).

*Pterois* ist ausgezeichnet durch die Länge der Strahlen ihrer Rückenflosse, welche bei *Pterois volitans* das anderthalbfache der Körperhöhe betragen, während sie bei der von mir untersuchten *Pterois lunulata* etwas niedriger sind, ihre längsten aber dennoch die Höhe des Fischkörpers übertreffen. Der Länge der Flossenstrahlen entspricht auch der Grad der Entwicklung der Giftdrüsen, welche die Hälfte oder etwas mehr als die Hälfte der sie in ihren Rinnen enthaltenden Strahlen einnehmen (Taf. 27, Fig. 9a). Dank diesem Umstande besitzen die Vertreter der Gattung *Pterois* einen mächtig entwickelten Giftapparat.

BOTTARD hat ganz recht, wenn er die Drüsen von *Pterois* mit denen von *Scorpaena* vergleicht. Die Übereinstimmung im Typus der Drüsen dieser Fische kann ich noch weiter ausdehnen, indem *Pterois* nach meinen Beobachtungen gleich *Scorpaena*, *Synanceia*, *Pelor*,

*Sebastes*, *Trachinus* u. a. m. außer Drüsenzellen (Taf. 26, Fig. 3 u. 4 *Dz*) auch noch Stützzellen (Taf. 26, Fig. 3 u. 4 *stz*) besitzt, eine Tatsache, welche BOTTARD unbekannt geblieben ist.

### *Scorpaena fimbriata* DÖDERLEIN.

Giftdrüsen sind bei nachstehenden Arten der Gattung *Scorpaena* bekannt geworden: *Scorpaena porcus* (BOTTARD 1, M. SACCHI 16 bis 17, E. PAWLOWSKY 9, 10, 11), *Scorpaena scrofa* (BOTTARD, SACCHI), *Scorpaena mesogallica*, *Scorpaena mauritiana* (BOTTARD) und *Scorpaena ustulata* (SACCHI). Zu diesen Arten kann ich noch eine weitere hinzufügen, nämlich *Scorpaena fimbriata*; die Übereinstimmung der Drüsen dieser Art mit denen der übrigen *Scorpaena*-Arten geht mit genügender Deutlichkeit aus meiner Fig. 5 der Taf. 26 hervor.

### *Sebastes joneri* GÜNTHER.<sup>1)</sup>

Im vergangenen Jahre (12) habe ich Giftdrüsen in den Flossen von *Sebastes norvegicus* nachgewiesen. In der vorliegenden Arbeit kann ich auf noch 2 Gattungen von Fischen hinweisen, welche derartige Drüsen besitzen. *Sebastes joneri* hat Drüsen von dem gleichen Typus wie bei den übrigen Fischen (Taf. 26, Fig. 6). Es ist von Interesse, daß seine Drüsen, gleich denen der noch folgenden Art, von der sofort die Rede sein wird, ungewöhnlich schwach entwickelt sind, wie dies aus der Fig. 9d der Taf. 27 hervorgeht, welche einen Strahl der Rückenflosse in natürlicher Größe darstellt. Die Ähnlichkeit im Bau der Drüsen mit andern Fischen, insbesondere mit *Scorpaena porcus* und *Trachinus draco*, wird noch verstärkt durch das Vorhandensein von pigmentartig degenerierten Zellen (Taf. 26, Fig. 6 *Pgm*), wie ich sie auch bei den genannten Fischen beschrieben habe (9, 11).

### *Sebastes marmoratus* CUV. et VAL.

Auch *Sebastes marmoratus* besitzt bis jetzt noch nicht bekannt gewordene Drüsen in den Achsenstrahlen seiner Flossen. Außer dem Hinweis auf den schwachen Entwicklungsgrad dieser Drüsen und die dabei doch erhalten gebliebene Übereinstimmung mit den entsprechenden Organen anderer Fische (Taf. 26, Fig. 7), kann ich nur noch mitteilen, daß ich über ihre biologische Bedeutung bei den

1) Die Exemplare von *Sebastes joneri* und *Sebastes marmoratus* sind für mich von Herrn L. S. BERG gefälligst bestimmt worden.

beiden letztgenannten Gattungen resp. Arten (*Sebastodes* und *Sebastiscus*) nur auf Grund der Übereinstimmung ihres Baues und ihrer Lage im Körper mit unzweifelhaft giftigen Fischen ein Urteil abgeben kann, indem ich in der einschlägigen Literatur keinerlei Angaben über die Giftigkeit des Stichs durch die genannten Fische ange-  
troffen habe.

Indem wir nunmehr zu denjenigen Schlußfolgerungen übergehen, welche aus der von mir angestellten Untersuchung hervorgehen, so ist vor allem die von mir schon mehrfach betonte Übereinstimmung im Bau der Giftdrüsen bei allen Fischen hervorzuheben. Ich bin nur aus dem Grunde so häufig genötigt auf diese Frage zurückzukommen, weil sich in der Literatur seit BOTTARD (1) die entgegengesetzte Ansicht hierüber eingebürgert hat. BOTTARD unterschied 5 Typen von Giftdrüsen: 1. den Typus *Synanceia*, 2. den Typus *Thalassophryne*, 3. den Typus *Trachinus*, 4. den Typus *Scorpaena* und 5. den Typus *Muraena helena*. Seit 1889, wo das Werk des genannten Autors erschien, erfuhren nur die Gattungen *Scorpaena*, *Trachinus* und *Muraena* eine neuerliche Bearbeitung. In bezug auf die letzte dieser Gattungen kann man auf Grund der Arbeiten von GALASSO (5), COUTIER (2—3) und mir (12) auf das Bestimmteste aussagen, daß dieselbe keinerlei Giftdrüsen, weder die von BOTTARD (l. c., p. 148—159) noch die von A. PORTA (13) beschriebenen, besitzt; aus diesem Grunde hat der von BOTTARD aufgestellte entsprechende Drüsentypus ganz wegzufallen. Von den übrig bleibenden 4 Typen zeigen die Drüsen von *Scorpaena*, *Trachinus*, *Synanceia* und nach den Untersuchungen von G. D. REED (14) auch die der *Plotosus* nahestehenden Gattung *Schilbeodes* sowie von *Noturus* (Familie der *Siluridae*) vollkommene Übereinstimmung. Es bleibt nur der einzige nicht nachgeprüfte Typus *Thalassophryne reticulata* übrig; ich für meinen Teil hege die Überzeugung, daß sich auch die Drüsen dieser Art in ihrem Bau nicht wesentlich von den bereits untersuchten Drüsen unterscheiden werden, sondern daß sie ebenfalls zu dem alles umfassenden Typus der Drüsen von *Scorpaena* gehören, dessen Charakteristik ich in der schematischen Darstellung Fig. 8, Taf. 27 wiederzugeben bemüht war.

Drüsen vom Typus der „kompakten, mehrzelligen“ (bestehend aus Drüsen- und Stützzellen) finden wir demnach bei nach-

stehenden Fischen (in Klammern sind die Namen derjenigen Autoren angegeben, welche Stützzellen in den Drüsen beobachtet haben).

### Acanthopterygii.

#### Fam. *Scorpaenidae*.

- Synanceia erosa* LANGSDORF (PAWLOWSKY 1910)  
 (*Synanceia horrida* BLOCH?)  
*Synanceia verrucosa* BLOCH?)  
*Pelor japonicum* C. et V. (PAWLOWSKY 1909)  
 (*Pelor filamentosus* C. et V.?)  
*Pterois lunulata* SCHLEGEL (PAWLOWSKY 1910)  
 (*Pterois zebra* C. et V.?)  
 „ *volitans* C. et V.?  
 „ *antennata* C. et V.?  
 „ *muricata* C. et V.?)  
*Scorpaena porcus* LIN. (PAWLOWSKY 1906)  
 „ *fimbriata* DÖDERLEIN (PAWLOWSKY 1910)  
 (*Scorpaena scrofa* LIN.?)  
 „ *mesogallica* C. et V.?  
 „ *mauritiana* C. et V.?  
 „ *ustulata* LOWE u. a. m.?)  
*Sebastes norvegicus* (PAWLOWSKY 1909)  
*Sebastes joneri* GÜNTHER (PAWLOWSKY 1910)  
*Sebastes marmoratus* C. et V. (PAWLOWSKY 1910)

#### Fam. *Trachinidae*.

- Trachinus draco* (SCHMIDT 1874, PAWLOWSKY 1906)  
 (*Trachinus vipera* CUV. et VAL.?)  
 „ *radiatus* C. et V.?  
 „ *araneus* C. et V.?)

### Physostomi.

#### Fam. *Siluridae*.

#### Plotosina.

- Schilbeodes* (G. D. REED 1907)  
*Noturus* (G. D. REED 1907)

In einer meiner frühern Arbeiten (10, 11) habe ich mich für einen morphologischen Unterschied zwischen den Giftdrüsen der Fische und den sog. axillären Drüsen ausgesprochen, welche ich selbst nicht untersucht, sondern nur aus ihrer Beschreibung durch L.

WALLACE (19) bei *Batrachus* kennen gelernt habe. Allein bei nähere Bekanntschaft mit dieser Frage sehe ich mich veranlaßt, meine frühere Ansicht zu ändern, indem in der Arbeit von G. REED (14) abweichende Angaben über den Bau der Drüsen dieser Art enthalten sind. REED beschrieb diese Drüsen bei den nordamerikanischen Süßwasserfischen *Noturus* und *Schilbeodes* und gelangt zu dem Schluß, daß das Prinzip ihres Baues das gleiche ist wie bei den Giftdrüsen, wobei dieses Ergebnis durch die Zeichnungen des genannten Autors durchaus bestätigt wird. Ich schließe mich dieser Auffassung um so eher an, als man, darauf basierend, den Zeichnungen von WALLACE (19) sowie dem von mir nach diesen Zeichnungen zusammengestellten Schema (10, 11) eine allgemeinere Deutung geben kann. Haben in der Tat die Drüsen dieser Gattungen (*Noturus*, *Batrachus*) einen gemeinsamen Bauplan, so muß auch der Charakter der in ihnen vor sich gehenden, von einem Zerfall der Drüsenzellen und einem Zerreißen der Stützzellen begleiteten Secretion ein übereinstimmender sein. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet stellen die Zeichnungen von WALLACE eine axillare Drüse dar, und zwar in dem Augenblick, wo dieselbe secerniert oder gleich darauf, welcher Vorgang von einer Störung der Gleichmäßigkeit im Bau ihrer Gewebe begleitet ist.

Man wird ferner eine morphologische Übereinstimmung in dem Bau der Giftdrüsen der Fische und den sog. Schleimsäcken von *Myxine* feststellen können. Ohne die hierher gehörige Literatur weiter zu berühren, will ich nur auf jene einzige Arbeit hinweisen, welche den Anlaß dazu gibt, eine derartige Parallele zu ziehen. Diese Untersuchung wurde von G. RETZIUS ausgeführt und in dessen „Biologischen Untersuchungen“ veröffentlicht (15). Nach den Angaben dieses Autors stellen die Schleimsäcke von *Myxine* eine Einstülpung der Hautepidermis dar, deren Zellen an dem Ende des Ausführungsganges plötzlich unterbrochen werden und in eine Schicht flacher Zellen übergehen, welche die Höhlung des Säckchens auskleiden. Von diesen Zellen gehen nach dem Innern des Sackes ebenfalls flache Zellen aus, die die übrigen Elemente seines Inhaltes — die Fadkörperzellen und die Blasen Zellen — voneinander trennen. Der Autor stellt folgende Homologie auf: die Wandzellen und die flachen Zellen entsprechen den epidermalen Zellen (ich möchte hinzufügen, auch den Stützzellen der Giftdrüsen), die Blasen Zellen des Schleimsäckchens den gleichen Zellen der Epidermis (diese Zellen kann man den Schleimdrüsen zuzählen) und die

Fadenkörperzellen den Fadenzellen der Epidermis (welche auf Grund ihres Verhaltens Farbstoffen gegenüber meiner Auffassung nach einzellige Eiweißdrüsen darstellen). Die Elemente, aus denen das Schleimsäckchen aufgebaut wird, sind demnach im wesentlichen auch die Elemente der Epidermis selbst. Der Zusammenhang zwischen diesen Elementen wird auch noch durch den übereinstimmenden Entstehungsprozeß ihrer Drüsenzellen verstärkt. In der Epidermis der Haut bildet die indifferente Epidermiszelle den Ausgangspunkt für die Neubildung der Fadenzellen sowohl wie auch der Blaszellen, in dem Schleimsäckchen dagegen entwickeln sich dieselben aus den Wandzellen, welche ebenfalls indifferente epidermale, jedoch abgeplattete Zellen darstellen.

Hieraus geht hervor, daß zwischen den Schleimsäcken und der Epidermis der Haut eine vollkommene Übereinstimmung herrscht und daß zwischen beiden ein enger Zusammenhang besteht.

Die Giftdrüsen stellen, wie dies von verschiedenen Autoren nachgewiesen wurde (SCHMIDT 18, PAWLOWSKY 9, 10, 11, REED 14), ebenfalls Derivate der Epidermis dar (die Stützzellen sind zusammengedrückte Epidermiszellen, während die Drüsenzellen den einzelligen epidermalen Eiweißdrüsen entsprechen); dabei wurde von mir (10, 11) die übereinstimmende Neubildung der Drüsenzellen in der Epidermis wie auch in der Drüse selbst festgestellt.<sup>1)</sup>

Auf Grund der hier mitgeteilten Tatsachen kann man zu nachstehender Schlußfolgerung gelangen: die Giftdrüsen sind den Schleimsäcken von *Myxine* homolog, mit dem einzigen Unterschiede, daß die Schleimsäcke Gebilde darstellen, welche weniger stark aus der Epidermis differenziert erscheinen als die Giftdrüsen, indem wir es in letztern hauptsächlich nur mit Eiweißdrüsen zu tun haben, in den Schleimsäcken dagegen sowohl mit Eiweißzellen als auch mit Schleimzellen.

Von Interesse ist ferner noch der Hinweis auf eine Ähnlichkeit zwischen den Giftdrüsen der Fische und den gleichen Organen („Parotiden“) von *Salamandra maculosa*. Auf Grund der neuesten, von EDM. NIRENSTEIN (8) angestellten Untersuchungen ist der Ursprung für die Neubildung der Drüsenzellen auf die sog. glatten Muskelzellen zurückzuführen, welche bei den Amphibien zwischen der Membrana

---

1) Sowohl in der Epidermis als auch in der Drüse werden die Drüsenzellen aus indifferenten Zellen gebildet: in der Epidermis aus epidermalen, in der Drüse dagegen aus Stützzellen.

propria und dem die Drüse abgrenzenden Epithel gelegen sind. Diese aus dem Ectoderm hervorgehenden Muskelzellen stellen ein Derivat der Epidermis dar.

Die Giftdrüsen des Salamanders bestehen demnach aus 2 Arten von Zellen, und zwar aus Drüsenzellen und flachen Zellen (NIRENSTEIN bezeichnet diese letztern als ectodermale Muskelemente), wobei die erstern während des Lebens und der Funktion der Drüse aus erstern hervorgehen.

Schon mehrfach ist die Duplizität der die Giftdrüse der Fische aufbauenden Elemente sowie die oben erwähnte Tatsache der Neubildung der Drüsenzellen aus Stützzellen (einem Derivat der indifferenten Epidermiszellen) durch eine Verwandlung dieser letztern von mir betont worden (PAWLOWSKY 10, 11). In dieser Übereinstimmung des Prozesses der Neubildung der Drüsenzellen aus einem Derivat indifferenten Drüsenzellen erblicke ich denn auch eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den giftigen Hautdrüsen der Fische und denjenigen des Salamanders. Sollten nicht die ectodermalen Muskelzellen des Salamanders ein Rudiment der nur in der Peripherie der Drüse erhaltenen Stützzellen darstellen?

Ich habe nunmehr nur noch eine Frage zu berühren, nämlich ob die Giftdrüsen der Fische progressive oder regressive Organe darstellen. Naturgemäß kann diese Frage ohne ein Studium der Entwicklungsgeschichte dieser Drüsen nicht beantwortet werden, um so mehr, als auch rein anatomische Daten ihre Beantwortung nicht ermöglichen. Um meinen Gedankengang zu verdeutlichen, verweise ich auf die Fig. 9 der Taf. 27, auf welcher Flossenstrahlen mit Giftdrüsen in natürlicher Größe dargestellt sind. Der absolute wie auch der relative Grad der Ausbildung dieser Drüsen ist ein so verschiedener [was besonders bei der Vergleichung der Strahlen von *Pterois* (a) und *Trachinus* (c) einerseits und von *Sebastes* (d) und *Sebastes* (f) andererseits in die Augen fällt], daß die Beurteilung dieser Drüsen als eines Organs der Fische überhaupt von dem erwähnten Standpunkte aus vollständig ausgeschlossen wird. Auch späterhin, wenn sich ein genügendes Material über die Entwicklung der Drüsen angesammelt haben wird, wird man über einen progressiven oder regressiven Entwicklungszustand dieser Drüsen doch nur in bezug auf die betreffende untersuchte Art sprechen, nicht aber die erhaltenen Schlußfolgerungen auf die übrigen Arten ausdehnen können.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. BOTTARD, A., Les poissons venimeux. Contribution à l'Hygiène navale, Paris 1889.
2. COUTIÈRE, H., Sur la non-existence d'un appareil à venin chez la Murène Hélène, in: CR. Mém. Soc. Biol. Paris, Vol. 54, 1902, p. 782.
3. —, Sur le prétendu appareil venimeux de la Murène Hélène, in: Bull. Soc. philom. Paris (9), Vol. 9.
4. D'ARRAS, Sur les accidents causés par les Poissons. Thèse. Paris 1877.
5. GALASSO, F., Anatomia macro- e microscopica della mucosa palatina di *Muraena helena* L., con speciale riguardo allo questione del l'apparecchio velenifero. Catanzaro 1901.
6. LE JUGE, Note sur le Laffe (*Sin. verrucosa*) et sa glande à venin, in: Tr. R. Soc. Sc. Arts Maurice 1871, vol. 5, p. 19; in: Amer. Natural., Vol. 6, p. 491, 1872.
7. NADEAUD, Les plantes usuelles des Tahitiens. Thèse. Montpellier 1864.
8. NIRENSTEIN, EDMUND, Über den Ursprung und die Entwicklung der Giftdrüsen von *Salamandra maculosa* nebst einem Beitrage zur Morphologie des Sekretes, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 72, 1908, 47—140.
9. PAWLOWSKY, E., Zur Kenntniss der Giftdrüsen von *Scorpaena porcus* und *Trachinus draco*, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 37, 1906, Fasc. 1, No. 7—8.
10. —, Zur Anatomie der Epidermis und ihrer Drüsen bei giftigen Fischen, *ibid.*, Vol. 38, 1907, Fasc. 1.
11. —, Sur les glandes cutanées des poissons venimeux, in: Nachrichten militär-mediz. Akademie St. Petersburg, Vol. 18, 1909 (russisch).
12. —, Ein Beitrag zur Kenntnis der Hautdrüsen (Giftdrüsen) einiger Fische, in: Anat. Anz., Vol. 34, No. 13—14, 1909.

- 12a. PAWLOWSKY, E., Zusatz zum Artikel „Ueber die Giftdrüsen der Fische“, *ibid.*, Vol. 34, No. 16—17, 1909.
13. PORTA, A., Ricerche anatomiche sull' apparecchio velenifero di alcuni pesci, *ibid.*, Vol. 24, 1905.
14. REED, G. D., The poison glands of *Noturus* and *Schilbeodes*, in: *Amer. Natural.*, Vol. 41, 1907.
15. RETZIUS, G., Ueber den Bau der Haut von *Myxine glutinosa*, in: *Biolog. Untersuch.*, Vol. 12, 1905.
16. SACCHI, M., Sulla struttura degli organi del veleno della *Scorpaena*. I. Spine della pinne pari, in: *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Genova*, 1895, No. 30.
17. —, Sulla struttura degli organi del veleno della *Scorpaena*. II. Spine della pinne pari, *ibid.* No. 36.
18. SCHMIDT, F. T., Om Fjæsingens Stik og Giftredskaber, in: *Nord. med. Ark.*, Vol. 6, No. 2, 1874.
19. WALLACE, L., The structure and development of the axillary glands of *Batrachus*, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 8, 1892.

Im Jahre 1907 erschien eine kleine Arbeit: BORLEY, J. O., The poison apparatus of the weever, in: *Trans. Norfolk Norwich Nat. Soc.*, Vol. 8, p. 369—373, 1 fig., doch konnte ich dieselbe nicht für die vorliegende Untersuchung benutzen, da die Zeitschrift, in der sie erschienen ist, mir nicht zugänglich war.

## Erklärung der Abbildungen.

<i>Bg</i> Bindegewebe	<i>s</i> Secret, entstanden durch das Zerfallen
<i>Dz</i> Drüsenzelle der Giftdrüse	von Drüsenzellen
<i>Pgm</i> Pigment	<i>st</i> Stachelstrahl der Flosse
	<i>stz</i> Stützzelle der Giftdrüse

## Tafel 26.

Fig. 1. *Synanceia erosa*. Querschnitte durch einen Strahl der Rückenflosse in verschiedener Höhe, rechts am untern Ende der Giftdrüse, links in der Höhe ihrer Mitte. In den Rinnen des Strahles liegen die Giftdrüsen, in denen auf der Zeichnung nur die Stützzellen abgebildet worden sind. ZEISS Obj. AA, Ok. 2.

Fig. 2. *Synanceia erosa*. Frontalschnitt durch einen Strahl der Rückenflosse nach der Geraden *B—B* der Fig. 1. ZEISS Obj. AA, Ok. 4.

Fig. 3. *Pterois lunulata*. Längsschnitt durch einen Strahl der Rückenflosse der Geraden *A—A* der Fig. 1. ZEISS Obj. AA, Ok. 4.

Fig. 4. *Pterois lunulata*. Teil eines Tangentialschnittes durch die Giftdrüse. ZEISS Obj. DD, Ok. 4.

Fig. 5. *Scorpaena fimbriata*. Teil eines Längsschnitts durch die Giftdrüse in der Nähe ihres untern Endes. ZEISS Obj. DD, Ok. 2.

Fig. 6. *Sebastodes joneri*. Schnitt durch die Bauchflosse mit Giftdrüse nach der Geraden *C—C* der Fig. 1. In der Drüse zwei Anhäufungen von pigmentär degenerierten Zellen (*Pgm*). ZEISS Obj. DD, Ok. 2.

Fig. 7. *Sebastiscus marmoratus*. Längsschnitt durch einen Strahl der Rückenflosse nach der Linie *A—A* der Fig. 1. ZEISS Obj. DD, Ok. 2.

## Tafel 27.

Fig. 8. Schematische Darstellung eines Strahles der Rückenflosse mit 2 Giftdrüsen in den Rinnen. Das Schema hat Gültigkeit für alle in der vorstehenden Arbeit angeführten giftigen Fische.

Fig. 9. Flossenstrahlen mit Giftdrüsen in natürlicher Größe: a *Pterois lunulata* (Rückenflosse); b *Pelor japonicum* (b<sub>1</sub> von vorn, b<sub>2</sub> von der Seite gesehen) (dasselbe); c *Trachinus draco* (dasselbe); d *Sebastodes joneri* (dasselbe); e *Scorpaena porcus* (der rechte Strahl der Bauchflosse, der linke — der 2. Strahl der Analflosse); f *Sebastes norwegicus* (Rückenflosse).

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus.

Von

**Martin Hasper.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 28—30 und 14 Abbildungen im Text.

---

## Inhalt.

Einleitung.

Biologisches — Material und Methode.

Verlauf der Entwicklung.

I. Bildung der Urogenitalzellen.

1. Morphologie des Eies.

2. Erste Entwicklungsvorgänge — Bildung der Polzellen.

3. Angaben der Autoren über die Entstehung der Polzellen.

4. Struktur der Urogenitalzellen.

5. Über Keimzeldeterminanten.

II. Verfolgung der Urogenitalzellen durch die embryonale Entwicklung.

1. Bildung des Blastoderms — Dotterzellen und Paracyten.

2. Wiedereintritt der Polzellen — Anlage des Keimstreifs.

3. Wanderung der Genitalzellen — Differenzierung und Entfaltung der Keimblätter.

I. Periode: Bis zur maximalen Streckung des Keimstreifs — Anlage der Organsysteme.

a) Keimstreif — Mesoderm — Embryonalhüllen,

b) Stomodäum und Proctodäum — Entoderm.

II. Periode: Zusammenziehung des Keimstreifs — Ausbau der Organsysteme.

a) Ectodermale Bildungen: Hypodermis — Nervensystem — Vorder- und Enddarm,

- b) Mesodermale Bildungen,
  - c) Entodermale Bildungen.
- III. Bildung der Keimdrüse.  
 Anhang: Bemerkungen zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Tanyppus*.  
 Schluß: Über frühe Differenzierung der Geschlechtsorgane.

### Einleitung.

Aufgabe der vorliegenden Untersuchung ist die Feststellung des Schicksals der sogenannten Polzellen. Die Existenz dieser eigenartigen Gebilde bei *Chironomus*-Eiern wurde zuerst 1862 von ROBIN (89 bis 91) konstatiert, ihr Wesen aber völlig verkannt: er identifizierte sie mit den Richtungskörpern der Mollusken und Würmer, obgleich seiner scharfen Beobachtung die bedeutsamen Unterschiede nicht entgehen konnten. Schon im folgenden Jahre bezweifelt WEISMANN in seinen klassischen Untersuchungen über die Entwicklung der Dipteren (112) diese Homologie, freilich ohne über ihren Verbleib ein helleres Licht verbreiten zu können. Dagegen glaubte METSCHNIKOW (76) bei nahen Verwandten von *Chironomus*, den Cecidomyiden, festgestellt zu haben, daß die Polzellen zur Bildung des Pseudovariums beitragen. Ihm schließt sich GRIMM (37) für eine durch Pädogenese ausgezeichnete *Chironomus*-Art an und als ganz hervorragender Beobachter BALBIANI (4) für eine Species ohne diesen abnormen Fortpflanzungsmodus. Alle diese Forscher mußten sich auf die Betrachtung des lebenden Objekts oder wenigstens des aufgehellten Eies in toto beschränken. An Schnitten wurden diese Verhältnisse erst 1892 von RITTER (88) untersucht mit dem Ergebnis, daß die Polzellen die Urgeschlechtszellen seien. Da aber diese Arbeit modernen Anforderungen kaum noch genügen dürfte, auch manche auf Grund der neueren theoretischen Anschauungen unwahrscheinliche Angaben enthält, so erschien eine erneute Untersuchung dieser auffallenden Erscheinung des Austritts und späteren Wiedereintritts zelliger Elemente des ganz jungen Eies wünschenswert, und das um so mehr, als sie mit der wichtigen Frage nach dem Zeitpunkt der Differenzierung der Geschlechtsorgane in Zusammenhang gebracht worden war.

Die Untersuchung wurde auf Anregung des Herrn Prof. Dr. KORSCHULT unternommen, dem auch an dieser Stelle für seine unermüdliche gütige Unterstützung herzlichster Dank gesagt sei. Ebenso bin ich den Herren Prof. Dr. MEISENHEIMER und Dr. TÖNNIGES zu vielem Dank verpflichtet.

**Biologisches — Material und Methode.**

Als Untersuchungsobjekt für entwicklungsgeschichtliche Vorgänge bietet *Chironomus* den Vorteil leichter Materialbeschaffung. Wenn gewisse kleine Arten auf das erste Frühjahr und den Herbst beschränkt sind, so legen einige sich durch die relative Größe ihrer Eier auszeichnenden Species das ganze Jahr hindurch, von den ersten warmen Tagen des April bis in den November hinein.

Alle Beobachter, die sich mit *Chironomus* beschäftigen, heben die Unsicherheit der Artbestimmung hervor, und die mehr oder weniger umfangreichen Angaben, die in der Literatur nur über Eier von *Chironomus* gemacht werden, beziehen sich auf mindestens ein Dutzend verschiedener Arten. Es ist zwar nicht sehr schwierig, aus den Gelegen mehrerer einen Tümpel bevölkernder Species ein bestimmtes herauszufinden angesichts der vielen unterscheidenden Merkmale und ihrer großen Mannigfaltigkeit: Größe und Gestalt der Eier, Anordnung in der Gallerte, deren Festigung durch Achsenfäden, Farbe des Dotters usw.; solange aber nicht umfangreiche Züchtungsversuche vorliegen, ist man völlig auf die Identifizierung der Imagines angewiesen. Denn auch der Larvenzustand bietet, wie aus den kurzen Mitteilungen von THIENEMANN (107) und LAUTERBORN (67) hervorgeht, bei der jetzigen Unkenntnis ihrer äußeren Morphologie noch keine systematischen Anhaltspunkte.

Zu den vorliegenden Untersuchungen lieferten vornehmlich zwei Species das Material, auf die von den Diagnosen MEIGEN's (72) noch am besten die für *Chironomus confinis* und *Chironomus riparius* paßten. Ersterer legte in der unmittelbaren Nähe von Darmstadt, letzterer bei Marburg neben andern *Chironomus*-Arten, *Tanytus*,<sup>1)</sup> *Corethra*, *Ceratopogon* usw. seine wurstförmigen Eischnüre auf im Wasser flottierenden Gegenständen, besonders Holz- und Rindenstücken, während der ganzen warmen Jahreszeit ab; im Frühjahr erscheinen sie etwas später als kleinere Arten und *Tanytus*. — Die Tiere im Zwinger zur Eiablage zu bringen, ist mir nicht gelungen, offenbar da Schwärmen und Befruchtung nur in beträchtlicher Höhe über dem Erdboden erfolgen, doch ließen sie sich in den Institutsgarten verpflanzen.

Da das Laichgeschäft anscheinend nur während der Nacht, im Sommer besonders zwischen 12 und 2 Uhr, im Herbst früher geübt wird, war anfänglich die Beschaffung ganz jungen Materials im

1) Vgl. S. 594.

Freien mit einigen Schwierigkeiten verknüpft. Erst im Herbst vorigen Jahres gelang mir die schon von BALBIANI empfohlene Methode, die bereits befruchteten Weibchen im Wasserglas zur Ablage der Eier zu bringen. Die Tiere — es war nie ein Männchen darunter — konnten Ende Oktober bereits von 5 Uhr ab an einer bestimmten Lichtung in dem einen Tümpel umsäumenden Gebüsch in ziemlicher Menge mit dem Netz gefangen werden, wenn sie mit ganz merkwürdiger Konstanz ihrem eng umschriebenen Laichplatz am Südufer des kleinen Gewässers zustrebten. Schon RITTER (88) erwähnt die auffallende Bevorzugung bestimmter Uferstellen. Ob deren Wahl, wie dieser Autor vermutet, nur nach Himmelsrichtung und Insolation erfolgt, vermag ich nicht zu entscheiden. Ich glaube, daß der bei der Rückkehr vom geschützten Schwärmplatz zuerst erreichte Punkt meist gleich als Laichplatz benutzt wird.

Ein Teil der so gefangenen Weibchen legte bald nach dem Einsetzen in halbgefüllte Wassergläser oder während der Nacht. Es ist mir auch vorgekommen, daß dies während des Transportes in enger Glasröhre von nur 3 cm Länge und 1 cm Weite geschah, auch wenn diese völlig trocken war. Die Eier waren dann in Form eines Klümpchens von etwa 1,5—3 mm Länge und  $\frac{3}{4}$ —1 mm Durchmesser an einem 1 mm langen glashellen Gallertfaden als dunkelrote Masse angeheftet. Schon daraus erhellt, daß die Angaben BALBIANI'S (4), RITTER'S (88) und MIALL u. HAMMOND'S (79) nicht ganz zutreffend sind. Die Capillarwirkung des Wassers leistet keine Geburtshilfe, die Eier werden vielmehr allein durch das Spiel der Muskulatur nach außen befördert. Die Mücke setzt sich zu diesem Zwecke so an die Wand des Glases, daß sich die Spitze des Abdomens 1 mm über dem Wasserspiegel befindet (Fig. A). Unter ventralem Einwärtskrümmen des Hinterleibes befestigt sie zunächst einen 1 mm langen, dicken Gallertfaden in nicht ganz halber Höhe des Abdomens am Glas und preßt nun unter allmählicher Streckung und lebhaften pulsatorischen Bewegungen des 9. Segments das ganze Gelege heraus. Wie nach Kollaps und Durchsichtigkeit der Sternite leicht zu konstatieren, werden die kopfwärts gelegenen Teile des Ovars zuerst entleert. Dabei hält sich das Tier eigentlich nur mit dem mittlern Beinpaar fest; das vordere Paar wird in der charakteristischen Weise schwach aufwärts gekrümmt nach vorn gestreckt. Die hintern Extremitäten aber zeigen fast parallel nach hinten, den zuerst ausgetretenen Teil der Eischnüre zwischen den Tibiae oder den Gelenken zwischen Femur und Tibia einklemmend. Die Flügel liegen wie in der Ruhestellung

dachförmig auf. — Es schien mir nicht überflüssig, diesen Akt zu beschreiben, da, wie aus dem Vorstehenden zu ersehen, die von BALBIANI (4, p. 542, Holzschnitt 1 und 2) gegebene Abbildung für die von mir beobachtete Species keine Anwendung findet.

In der geschilderten Stellung ruht das Weibchen nach getaner Arbeit noch einige Minuten regungslos aus, um schließlich mit einigen heftigen Bewegungen des 9. Abdominalsegments den Laich völlig abzustößen und davonzufliegen. Zu einer zweiten Ablage ist *Chironomus* nicht befähigt. Erst mit Entfernung des Muttertieres gleitet das Gelege ins Wasser, und erst nach etwa  $\frac{1}{4}$  Stunde ist die Gallerte zu ihrem definitiven Volumen aufgequollen. Anfangs sind die Eier in enger Berührung radiär angeordnet.

Vorzeitig aufgestört fliegt *Chironomus*, wie dies schon RITTER berichtet, auf, seine Bürde zwischen dem 3. Beinpaar tragend. Man darf aber daraus nicht schließen, wie es der genannte Autor tut, daß die Anheftung erst zuletzt erfolge. Das Drüsensecret war dann nur noch nicht genügend erhärtet. Deshalb wohl auch das Festhalten mit den Hinterextremitäten.

Zuweilen laicht *Chironomus* auch auf dem Wasserspiegel sitzend.

Der kunstvolle Bau verschiedener Gelege ist schon häufig beschrieben worden [ROBIN (89), WEISMANN (112), KÖLLIKER (62), KUPFFER (65, 66), GRIMM (37), MIALLE u. HAMMOND (79)]. Die Eischnüre der dieser Arbeit zugrunde liegenden Species enthielten in einer gallertigen Masse von der Gestalt eines schwach gebogenen Zylinders bei sehr verschiedener Größe (0,5—1,5 cm) 600—1200 Eier mit rötlich-gelb gefärbtem Dotter, in rückläufigen Umgängen nahe der Oberfläche angeordnet. Die Eier liegen in einer besondern dünnen Gallerthülle alle fast dachziegelförmig hintereinander, mit dem Vorderende nach innen geneigt, die Längsachsen eines Umganges parallel gerichtet, die zweier benachbarter Umgänge ge-

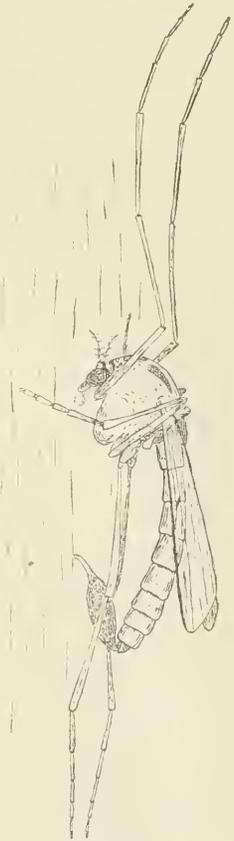


Fig. A.

*Chironomus confinis?*  
während der Eiablage.

kreuzt. Die fasrig struierte Oberfläche des Zylinders wird von feinen, schwach welligen Fäden wie von Faßreifen umspannt und schwach eingeschnürt. Die Gelege stimmen also im allgemeinen mit den von ROBIN als 1. Typ beschriebenen und mit den von MIALL u. HAMMOND für *Chironomus dorsalis* abgebildeten (l. c. fig. 116 A) überein, unterscheiden sich aber von diesen und untereinander durch die Beschaffenheit der oft in zierlichster Weise verschlungenen und verhakten Achsenfäden aus stark lichtbrechender Substanz. Diese beschreiben bei *Chir. riparius?* und *Chir. confinis?* unregelmäßige oder schraubenförmige Windungen und sind bei erstem völlig homogen, enthalten aber bei letztem in deutlichem Lumen einen klaren zweiten Faden, der bei Bruchstücken häufig an beiden Enden herausragt.

Als Dauer der Embryonalentwicklung fand ich in Übereinstimmung mit WEISMANN, RITTER, MIALL u. HAMMOND normalerweise 5—6 Tage, in der heißen Jahreszeit sogar nur 3 Tage. Aus dem Chorion herauspräpariert sind die Embryonen schon beträchtliche Zeit vor der selbständigen Sprengung der Hülle lebensfähig. — Auch die larvale Entwicklung ist stark von der Temperatur abhängig; sie schwankt zwischen 6 Wochen im Sommer und einigen Monaten über den Winter. Im Zimmer schlüpfen auch im Winter Imagines aus. — Larve und Puppe ähneln denen von *Chironomus dorsalis* und gehören dank ihrer ventralen Atemschläuche bzw. ihrer Tracheenkieme zu MEINERT'S *venustus-plumosus*-Gruppe (73).

Für Beobachtungen in vivo sind die Eier von *Chironomus* wegen ihrer Durchsichtigkeit ein ganz hervorragend geeignetes Material. Es ist daher leicht, bestimmte Stadien zu konservieren. Als Fixierungsmittel bewährte sich neben ZENKER'Scher Lösung und Sublimat-Eisessig, die aber nie so scharfe Bilder lieferten, heiße HERMANN'Sche Lösung, die wegen der Widerstandsfähigkeit des Chorions mehrere Stunden einwirken muß, und eine mir von Herrn Dr. STECHE-Leipzig liebenswürdigerweise angegebene Mischung von 40 Volumteilen Wasser, 20 Alkohol 96 ‰, 6 Formol konz., 1 Eisessig. — Um eine genaue Orientierung zu ermöglichen, wurden die Eier einzeln — sie lassen sich im Leben sehr leicht mit der Nadel aus der Gallerte herauspräparieren — in einen Tropfen Nelkenöl-Kollodium, dieser nach Härten in Xylol in Paraffin eingebettet. Die Überführung aus absolutem Alkohol in Nelkenöl mußte wegen der Schrumpfungsgefahr vorsichtig mit Hilfe der Senkmethode geschehen.

Von dem so präparierten Material wurden bei der Kleinheit der Zellen am besten Schnitte von 2—3  $\mu$  angefertigt.

Als Färbemittel bewährte sich für die mit Osmiumsäure konservierten Objekte nur das HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylin, sonst gab auch DELAFIELD's Hämatoxylin distinkte Bilder.

## Verlauf der Entwicklung.

### I. Bildung der Urogenitalzellen.

#### 1. Morphologie des Eies.

Die äußere Morphologie des Eies ist bereits mehrmals (WEISSMANN, BALBIANI, ROBIN) beschrieben worden. Auch den von mir bearbeiteten Eiern kommt die bezeichnende, von Anfang an eine gewisse Bilateralität im Bau verratende, langgestreckte Gestalt zu. Der Längendurchmesser betrug ca. 330  $\mu$ , der Querdurchmesser ca. 125  $\mu$ . Im Profil ist eine gerade oder schwach konkave Seite, die spätere Dorsalseite, von der ventralen konvexen zu unterscheiden. Der spitzere Pol bezeichnet das Hinterende, der stumpfere den Kopfteil des Embryos. Hier findet sich auch die als dunkler Punkt in schwach skulpturierterem kreisförmigem Feld erscheinende Micropyle [MEISSNER (74), ROBIN (89)]. Im übrigen ist das Ei umhüllende, zähe und widerstandsfähige Chorion völlig strukturlos. Von einer Dotterhaut habe ich auch bei dem Austritt der Polzellen, wo sie doch vor allem in die Erscheinung treten müßte, nichts gesehen.

Bezüglich des Dotters sei nur erwähnt, daß ich ähnlich wie FRIEDERICHS (29) bei Coleopteren zwei distinkte Bestandteile trophischer Natur unterscheiden konnte. Neben den an Zahl weit überlegenen Dotterkugeln verschiedenster Größe sind dem Gerüstwerk der mannigfach anastomosierenden, ein weites Maschenwerk bildenden Ooplasmazüge im Zentrum noch einige große, leicht lösliche und nicht färbbare „Fettropfen“ eingelagert, deren Brechungsindex zum Unterschied von den Dotterkugeln den des Wassers kaum übertrifft.

Eine kontinuierlich die Oberfläche überziehende Plasmaschicht, also ein Keimhautblastem, besitzt, wenn auch in bei weitem geringerer Mächtigkeit als späterhin, bereits das Ovarialei.

Besonders muß hier aber eines Gebildes gedacht werden, das sich als dichte, scharf konturierte, wurst- oder flaschenförmige, gerundete oder auch in 2 Klumpen getrennte, mit wenigen Vacuolen

versehene Masse präsentiert, die am hintern, im Ovarium nach hinten gekehrten Ende des Eies etwas unter der Oberfläche liegt, in schaumigem Protoplasma eingebettet, zuweilen aber auch noch ganz von Dotter umgeben. Es ist diese wichtige Differenzierung des Ooplasmas nichts anderes als jene spezifische Substanz, die bei der Determinierung des ersten von der Entwicklung dargebotenen embryonalen Materials eine entscheidende Rolle spielt und die daher im Folgenden als Keimbahnplasma noch mehrfach Erwähnung finden wird.

## 2. Erste Entwicklungsvorgänge — Bildung der Polzellen.

Die ersten Entwicklungsvorgänge geben sich in einer Kontraktion des Eikörpers, dem dadurch bedingten Auftreten der Polräume an beiden Enden des Eies (Taf. 28 Fig. 1—5 *plr*) und der Verdickung des Keimbhautblastems kund. Reifung und Befruchtung habe ich nicht näher untersucht. Zu einer Ausstoßung von Richtungskörpern kommt es aber auch hier nicht. Diese liegen meist in der Nähe des Äquators an der Peripherie in einer schwachen Verdickung des Keimbhautblastems (Fig. D). Auffallend ist ihre räumliche Entfernung voneinander. Während der eine den Anblick eines Haufens von 8 hantelförmigen Chromosomen bietet, erscheint der andere meist als kleine Spindel, in deren Fadenappart 4 auffallend lange Chromatinstäbchen zu unterscheiden sind.

Die ersten Furchungsteilungen erfolgen, wie schon an lebendem Material zu konstatieren, im Gegensatz zu RITTER's Vermutung im Innern des Dotters, wo die beiden ersten Teilungsschritte keine Besonderheiten bieten. Zu gleicher Zeit gehen aber auch Veränderungen in der Struktur des Keimbahnplasmas vor sich, die im allgemeinen auf eine Auflockerung hinauslaufen. Es verbreitet sich kappenförmig über das Hinterende, wo das Keimbhautblastem, wie übrigens auch am vordern Pol, eine größere Dicke aufweist. Schon am lebenden Ei springt diese Stelle durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen sofort in die Augen; das Aussehen auf Schnitten wurde durch Fig. 1 (Taf. 28) wiederzugeben versucht. Die durch ihre chromophilen Eigenschaften ausgezeichnete Substanz hat, von einem hellen Hof umgeben, wolkige Struktur angenommen; hier und da treten dunklere Granulationen etwas schärfer hervor.

Die Darstellung, die RITTER (88) von den ersten Entwicklungsvorgängen gibt, stimmt also nicht vollkommen mit den Tatsachen

überein. Der „wulstartige Körper“, wie er das Keimbahnplasma nennt, tritt nicht erst nach vollzogener Befruchtung auf, sondern ist schon im Ovarialei vorhanden, und die ersten Teilungsvorgänge erfolgen nicht in diesem wulstartigen Körper, sondern im Dotter. Ich glaube daher, daß das auf seiner fig. 3 dargestellte Stadium überhaupt nicht an diese, sondern an eine frühere Stelle gehört, und daß seine fig. 4 bezüglich der Ortsbewegung der Kerne gerade in umgekehrtem Sinne gedeutet werden muß, als es der Autor selbst tut.

Von den vier Furchungskernen des Vierzellenstadiums zeigt nämlich einer ein eigentümliches Verhalten. Er rückt mitsamt dem

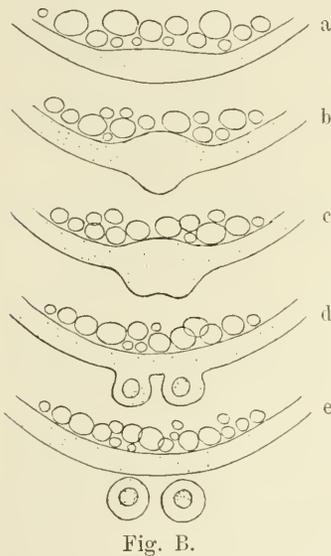


Fig. B.

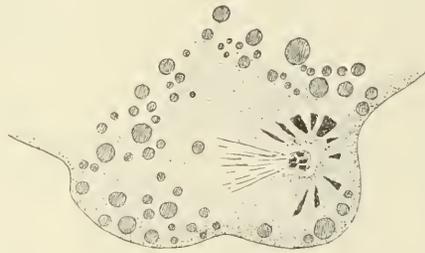


Fig. C.

Fig. B. Schematische Darstellung des Anstretes und der Teilung der primären Polzelle von *Chironomus confinis* nach Beobachtungen in vivo.

Fig. C. Hälfte einer Teilungsfigur der primären Polzelle von *Chironomus confinis* mit Keimbahnplasma.

ihm umgebenden Protoplasma auf die oben erwähnte chromophile Substanz zu, ganz in derselben Weise wie nachher die übrigen Blastomeren zur Bildung des Blastoderms, macht aber, an der Oberfläche angelangt, nicht halt, sondern buchtet diese immer weiter vor, um sich schließlich ganz abzuschneiden. Dieser Vorgang ist am lebenden Ei unter dem Mikroskop leicht mit größter Deutlichkeit zu beobachten. Man nimmt zunächst eine flache Vorwölbung unmittelbar über der stark lichtbrechenden Substanz wahr (Fig. B b), deren Größenzunahme man unter dem Mikroskop kontinuierlich verfolgen kann. Zugleich erscheint die Grenze des Dotters gegen das Blastem nach innen ausgebuchtet. Eine Anzahl kleiner Dotter-

kugeln wandert mit in den Plasmavorsprung ein. Dieser hat Halbkugelgestalt gewonnen, wenn durch eine seichte Delle am Gipfel bereits eine Durchschnürung der austretenden Zelle eingeleitet wird (Fig. Bc). So entsteht in wenigen Minuten der Anblick zweier sich vorwölbender Plasmahügel, in denen nun je ein bläulicher, scharf

umgrenzter Kern sichtbar wird (Fig. Bd). Die während der Teilung sistierte Abschnürung vom Eikörper wird nun vollendet, und das Resultat des je nach der Jahreszeit  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Stunde beanspruchenden Prozesses ist, daß zwei kuglige, mit einem Kern und einigen Dotterkörnchen versehene Zellen völlig frei in dem hintern Polraum zwischen Eioberfläche und Chorion liegen, die „Polzellen“ der Autoren (Fig. Be), die, um das Ergebnis der Verfolgung ihres Schicksals vorwegzunehmen, weiter nichts sind als die Urogenitalzellen.

Von den über die Genese der Polzellen Aufschluß gebenden Schnitten sind einige in den Figg. 2—4 (Taf. 28) wiedergegeben. Fig. 2 zeigt die primäre Polzelle gerade im Entstehen durch Austritt einer am Ende der Anaphase stehenden Teilungsfigur, jenen Moment, wo die Abschnürung einen Augenblick sistiert. Die mitotische Figur liegt parallel der Oberfläche des Eies. Während das Chromatin im Begriff ist, die beiden Tochterkerne zu bilden, wird die äußerlich kaum erst angedeutete Durchschnürung des Plasmaleibes durch

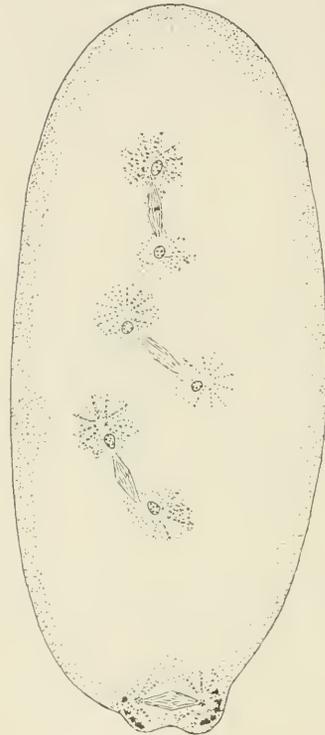


Fig. D.

Stadium der Differenzierung der Urgeschlechtszelle. Teilungsschritt G I—II, S III—VI. Aus mehreren Schnitten derselben Serie kombiniert.

Bildung einer Mittelplatte im Spindelapparat eingeleitet. Die färbare Substanz ist zur Seite gedrängt und in mehrere Teile zerfällt. Noch günstiger für diese Verhältnisse war der der Fig. C zugrunde liegende Schnitt geführt, der zeigt, wie die keilförmigen Abschnitte, in die das Keimbahnplasma zerfallen ist, offenbar unter dem Einfluß der Strahlensphäre stehen. — Nach dem Zentrum zu erhebt sich über

der knospenden Zelle ein Plasmazapfen. Im Eiinnern finden sich noch 3 Furchungskerne in der Telophase. Die Differenzierung der Urgeschlechtszelle erfolgt also auf dem 4-Zellenstadium.

Einen schematisierten Längsschnitt durch ein Ei in diesem Augenblick, wo sich die Entwicklungsbahnen von Personalteil und Germinalteil scheiden, zeigt die kombinierte Textfigur D. Durch Zusammentritt eines von 4 Furchungskernen mit spezifischem Keimbahnplasma ist das Urogenitalelement konstituiert und damit natürlich auch das Schicksal der übrigen 3 Furchungskerne entschieden, deren Descendenten sich in dem Aufbau eines vergänglichen Soma erschöpfen. — Die Selbständigkeit der Keimbahn gegenüber dem Soma dokumentiert sich nunmehr hauptsächlich in der Unabhängigkeit des Teilungsvorganges. Und zwar zeigen die Polzellen stets eine beträchtliche Verzögerung gegenüber den im Dotter verbliebenen Blastomeren. Diese verharren in den Stadien, denen z. B. auch Fig. 3 und 4 (Taf. 28) angehören, alle im Ruhezustand, während die Polzellen Mitosen zeigen. Diese können parallel (Fig. 3) oder auch senkrecht (Fig. 4) zur Eioberfläche orientiert sein. Ihre Teilungen erfolgen auch unter sich nicht durchaus synchron, so daß vorübergehend 5, 6 oder 7 Polzellen vorhanden sein können. Auch im ganzen macht sich ein Ermatten des Teilungsvermögens in den Elementen der Keimbahn fühlbar. Während die ersten Teilungen rasch aufeinander folgen, kommt die letzte gar nicht mehr zur Vollendung, d. h. sie erstreckt sich nur auf die Kerne, so daß schließlich 8 zweikernige Genitalzellen im hintern Polraum liegen. Und damit ist die Entwicklung der Keimbahn für lange Zeit überhaupt abgeschlossen; denn während der nun folgenden Embryonalperiode ist sie durch ein durchaus passives Verhalten ausgezeichnet.

Die oben geschilderten Verhältnisse möge noch ein Beispiel des zeitlichen Verlaufes erläutern:

9. 10. 09 — Zimmertemperatur.

7 <sup>03</sup>	abends	Beginn der Eiablage.
9 <sup>09</sup>	„	Beginn der Polzellenknospung.
9 <sup>25</sup>	„	2 Polzellen.
9 <sup>45</sup>	„	4 Polzellen.
10 <sup>45</sup>	„	8 Polzellen.
12 <sup>45</sup>	morgens	8 zweikernige Polzellen.
1 <sup>30</sup>	„	Beginn der Rückwanderung.

Daß das in diesen Zahlen zum Ausdruck kommende allmähliche Abklingen der Vermehrungstendenz etwa durch Mangel an Nahrungstoffen verschuldet sei, ist sehr unwahrscheinlich, da sich unverdaute Dotterkugeln zuweilen in noch viel spätern Stadien im Plasma der Sexualzellen vorfinden. Analoge Erscheinungen in Ontogenesen mit ganz andern mechanischen Bedingungen lassen es vielmehr als unzweifelhaft erscheinen, daß dieser verzögernde Einfluß der chromophilen Substanz zur Last zu legen sei.

Die vorstehenden Angaben gelten in erster Linie für *Chironomus confinis?* *Chir. riparius?* zeigt insofern ein etwas abweichendes Verhalten, als hier die Abstammung der 8 Urogenitalzellen von einer Mutterzelle nicht so klar zutage liegt. Zwar treten auch hier die 2 ersten Polzellen häufig zugleich aus, zuweilen aber auch kurz hintereinander, und immer sind die Kerne von vornherein deutlich sichtbar. Wie bei *Chir. confinis?* vermehren sich diese 2 Polzellen auch hier durch einmalige Teilung, die nicht synchron zu erfolgen braucht. Dieser Vorgang spielt sich sehr rasch ab, erforderte z. B. am 19. Juli 1909, 9 Uhr vormittags, bei 20° C im ganzen nur 8 Minuten, die Durchschnürung der Plasmaleiber allein nur 2 Minuten. Die übrigen Urogenitalzellen leiten sich nun aber nicht von diesen ab, sondern sind Descendenten einer etwa 1 Stunde nach den ersten beiden hervorbrechenden 5., bzw. die abermals fast 1 Stunde später knospende 7. und 8. Polzelle. Das Resultat ist schließlich dasselbe wie oben.

Den Vorgang einer erneuten Knospung bei Vorhandensein von bereits 4 Zellen im hintern Polraum kann man bei *Chironomus riparius?* direkt beobachten. Aber auch die Schnittbilder lassen eine andere Erklärung kaum zu. Fig. 5 (Taf. 28) gehört einem Objekt an, bei dem 7 Polzellen bereits außerhalb des Eies liegen. Das Keimbahnplasma ist bei der Bildung dieser 7 Zellen nicht ganz aufgebraucht worden. Ein sich durch 2 Schnitte erstreckender Rest liegt noch an der ursprünglichen Stelle. Auf ihn wandert, bereits durch eine seine Marschrichtung bezeichnende Plasmastraße mit ihm verbunden, ein von hellem Hof umgebener Kern zu. Obgleich sich dieser in seiner Struktur von den übrigen Furchungskernen nicht unterscheidet, die zum Teil noch im Innern zerstreut sind, zum Teil aber auch schon in das Keimhautblastem einrücken, also ebensoweit nach der Oberfläche vorgedrungen sind, zweifle ich nicht, daß er im Be-

griff ist, mit dem Rest chromophiler Substanz die 8. und letzte Urgeschlechtszelle zu liefern.

Zugleich mit den Polzellen werden bei der starken Kontraktion des Eiinhaltes auch kernlose, höchstens einige Dotterkugeln enthaltende Plasmafragmente blasig vorgetrieben und auch gänzlich abgestoßen (Taf. 28 Fig. 2—5 *pltr*). Man vermißt diese kuglig gerundeten Tropfen oder zerrissenen Fetzen niemals zwischen den Polzellen, aber auch am Kopfpol findet man sie sehr häufig. Krankhafte Eier können sich sogar förmlich in eine Anzahl entsprechend großer Plasmaballen „furchen“.

### 3. Angaben der Autoren über die Entstehung der Polzellen.

Es bestehen also gewisse Unterschiede in der Genese der Polzellen bei beiden Arten. Auch bei den von anderer Seite beschriebenen Species zeigt die erste Differenzierung der Keimbahnelemente manche Abweichungen.

ROBIN'S (89) Angaben lassen ein bestimmtes Zahlengesetz nicht erkennen. Er läßt 4—8 globules polaires mit einigen „granules graisseux à contour foncé, à centre jaune et brillant“, also mit Dotterkörnchen, entstehen, die sich dann meist noch zu 16—20 kleinern Zellen vermehren. In einer andern Arbeit (91) spricht er von 4 Polzellen, in einer dritten (90) von der Entstehung zweier Polzellen nahe nebeneinander, in denen erst später ein Kern sichtbar werde — offenbar befand sich der austretende Kern gerade in Caryokinese. Er knüpft daran seine breiten Betrachtungen über eine neue Art der Zellbildung „par gemmation“.

WEISMANN (112, p. 111) hat 4 Polzellen, von denen einige 1 oder 2 Dotterkörner enthielten, gesehen und ihre Vermehrung zu 8 beobachtet und gezeichnet (l. c., p. 114, fig. 1 B), ist sich aber über ihre Genese wegen der Kleinheit des Objekts nicht klar geworden. Die Kerne sollten durch freie Kernbildung entstehen. Erst in einer zweiten Arbeit (116) über die ersten Entwicklungsvorgänge im *Chironomus*-Ei hat er öfters eine Polzelle beobachtet, die sich noch vor völliger Abschnürung teilte. Eine 2. Knospe lieferte 2 weitere Zellen, und die entstandenen 4 vermehrten sich auf 8 und schließlich 12.

Ganz ähnlich leiten sich bei der von GRIMM (37) entdeckten, sich

pädogenetisch fortpflanzenden Art von einer Polzelle manchmal noch im Blastem 2 und von diesen 4 ab (seine fig. 20, tab. III).

Große Übereinstimmung mit den für *Chironomus confinis?* geschilderten Verhältnissen zeigt BALBIANI's fig. 2 (4), besonders wegen der außerordentlich frühen Differenzierung von 2 am hintern Ende eben ausgetretenen Polzellen; im Dotter sollen nur 2 Kerne sichtbar sein. Auch hier Teilung in 8 Tochterzellen. Als besonderes Charakteristikum auch in der Folgezeit nennt er „un nombre variable de petites granulations réfringentes qui, pendant qu'elles étaient en train de bourgeonner, ont passé du vitellus granuleux dans la couche périphérique claire, et de celle-ci dans les globules polaires“.

RITTER (88) hatte kein genügendes Material, um das Wesen der ersten Furchungsvorgänge aufzuklären. Die Polzellen traten „immer in der Zweifzahl ganz kurz hintereinander“ aus und sollen durch zweimalige Teilung 8 Zellen liefern (p. 413). Es geht aus seinen Angaben nicht hervor, ob er das direkt beobachtet hat. Der Rest chromophiler Substanz, der auf seiner fig. 6, einem Stadium mit 4 Polzellen, im Keimhautblastem zu sehen ist, würde freilich die Frage rechtfertigen, ob nicht noch ein weiterer Austritt zu erwarten ist. Bemerkenswert ist aber die Mitteilung, daß die 8 Polzellen schließlich durch 2 letzte unvollkommene Teilungen 4kernig werden.

Überhaupt nur 4 Polzellen hat BRANDT (11) gesehen „in dem mehr zugespitzten Ende des Eies“. Seine fig. 99 A, tab. 4 erweckt den Anschein, als blieben bei seinem Objekt die Polzellen überhaupt im Blastem liegen. Seine Angaben sind freilich zu dürftig, als daß man sie als Grundlage weiterer Vermutungen in Anspruch nehmen könnte.

Was andere Dipteren anbelangt, so liegen genauere Angaben über Polzellenbildung für *Musca* mehrfach vor, wenn sie bei dieser Gattung wegen ihrer relativ geringen Dimensionen bei größerer Anzahl auch nicht so in die Augen fallen. 4 helle, kreisrunde Flecke erscheinen nach WEISMANN (112) in ziemlichen Abständen im Blastem, treiben binnen kurzem die Plasmarinde halbkuglig vor und liefern schließlich ebensoviel selbständige Zellen. „Noch vor vollständiger Isolirung beginnt eine jede der 4 Zellen sich unter gleichzeitiger Teilung des Kernes in zwei Hälften zu teilen, und einige Minuten später liegen 8, um die Hälfte kleinere Zellen an der Stelle der 4 ersten.“

Anders lauten die Angaben NOACK's (80), der eingehende Studien über diesen Punkt veröffentlicht hat: 6—8 Kerne, die in der Reihe der andern zur Peripherie emporrücken, werden zu Geschlechtskernen, indem sie mit der „Polplatte“ (= Keimbahnplasma) in Berührung kommen. Bei der Abschnürung sollen sie sich schon auf 15—20 vermehrt haben. Er neigt also der Ansicht zu, daß der morphologische und physiologische Charakter der Polzellen nur durch den Eintritt der an sich nicht differenzierten Kerne, deren Abstammung von einer Mutterzelle zum mindesten zweifelhaft sei, in die Dotterplatte bestimmt werde.

Besonders klar liegen die Verhältnisse bei Cecidomyiden nach KAHLE (59). Die definitive Scheidung von Scma und Keimbahn erfolgt durch den dritten Furchungsschritt. Die 8 Polzellen = Ur-oogonien leiten sich von einem Mutterkern her, der vor seinen 7 Bruderkernen auch durch Beibehaltung des vollen Chromatinbestandes des Eikerns ausgezeichnet ist, während jene diminuierten. Im einzelnen zeigt *Miastor* auch in dieser Phase der Entwicklung die weitestgehende Übereinstimmung mit *Chironomus*.

Vermehrung der Polzellen durch neuen Zuzug meldet LÉCAILLON (69) für Coleopteren (*Clytra*), und von HEGNER's (45) Angaben über Chrysomeliden ist besonders interessant, daß die 16 primary pole-cells und die aus ihnen hervorgehenden 64 Urogenitalzellen zwar von 4 Mutterzellen abstammen, daß aber diese keinen gemeinsamen Ursprung haben sollen, daß auch Übergänge zu Blastodermzellen vorkommen und gelegentlich auch eine Polzelle „verspätet“ erscheint.

Der Prozeß der Polzellenbildung ist also in den verschiedenen Insectengruppen zu einem sehr verschiedenen Grad von Präzision gediehen.

Eine Zusammenstellung der Insecten, bei denen bisher überhaupt Polzellen gesehen worden sind, findet sich im Schlußkapitel.

#### 4. Struktur der Urogenitalzellen.

Mit der Bildung der Polzellen werden vom Ei die Bestandteile abgegliedert, die die Erhaltung der Art zu gewährleisten haben. Als vollwertige Geschlechtszelle, als Mutterzelle einer neuen Generation von Eiern bzw. Spermatozoen, muß die Polzelle alle Eigenschaften der Propagationszellen implicite besitzen. Auch rein äußerlich erinnert die Polzelle gewissermaßen an eine Miniatureizelle: sie

enthält einen vollwertigen Kern, Ooplasma mit Keimzellendeterminanten und sogar etwas Dotter (Taf. 28 Fig. 5). Anfänglich unterscheidet sich der Kern im Ruhezustand nicht von den übrigen Furchungskernen, weder durch seine Größe noch durch seine Struktur; das Chromatin ist in sehr feiner Verteilung durch den ganzen Kernraum zerstreut. Der äußere Kontur ist kuglig oder ellipsoid, eine deutliche Kernmembran ist vorhanden (Fig. 5).

Später bildet das Chromatin hantelförmige Figuren mit dünnem Stiel und verdickten Enden. Ihre Zahl ist besonders an dünnen Schnitten, die immer nur kleine Teile des Kernes enthalten, nicht leicht festzustellen. Doch glaube ich mit großer Regelmäßigkeit 8 solcher Figuren gezählt zu haben, denen keine gleichmäßige Größe zukommt. Ihre Anordnung weist keinerlei Regelmäßigkeit auf. Sie schmiegen sich teils mehr oder weniger eng an die Kernmembran an, teils liegen sie kreuz und quer im Innern übereinander. Das Verbindungsstück ist leicht gekrümmt oder auch hufeisenförmig gebogen. — Dieses Aussehen bewahrt der Kern durch die ganze Embryonalperiode hindurch (Taf. 28—30 Fig. 8—17, 19—20, 23—25).

Um eingeschlossene Dotterkugeln bilden sich Vacuolen (Fig. 14). Die äußere Begrenzung verschwindet allmählich, und auf spätern Stadien findet man meist keine Spur mehr davon. Schon mit Beendigung der Zusammenziehung des Keimstreifs sind sie meist völlig verdaut. Doch bleiben sie zuweilen auch noch weit länger erhalten.

Einen umfangreichen und wichtigen Bestandteil der Keimbahnelemente haben wir im Keimbahnplasma schon kennen gelernt. Es fehlt niemals, ist vielmehr vom Ovarialei bis zur jungen Larve kontinuierlich zu verfolgen und erleichtert die Auffindung der Geschlechtszellen auf den Schnitten jedes Stadiums ungemein. Sein Verhalten im Ei und beim Übergang in die Urogenitalzellen wurde oben bereits besprochen. Nach der Aufnahme in die Polzellen umgibt es die Kerne schalenförmig (Taf. 28 Fig. 3 und 4) und zerfällt dabei in einzelne Brocken von unregelmäßiger Gestalt und inkonstanter Größe. Oder es breitet sich auch gleichmäßiger durch die ganze Zelle aus, so daß bei schwacher Vergrößerung das ganze Plasma einen dunklern Ton erhält. Jedenfalls wird eine Verteilung und Vergrößerung der Oberfläche angestrebt, offenbar das Zeichen einer innigern Wechselwirkung zwischen dem Keimbahnplasma und den übrigen Komponenten der Zelle.

Einen sichern, wenn freilich auch nur periodisch anzutreffenden

Hinweis auf Keimbahnelemente, der auch bei andern Formen selten versagt, bei denen die rein morphologischen Merkmale den Forscher zuweilen im Stich lassen [Coleopteren, LÉCAILLON (69)], bietet endlich der veränderte Teilungsrhythmus, der als unmittelbarer Ausdruck der Aktivität des Kernes stets den engsten Konnex mit der physiologischen Funktion bewahrt.

##### 5. Über Keimzeldeterminanten.

Der interessanteste Bestandteil der Zellenfolge des Germinalteiles ist zweifellos jene Substanz, die durch ihre morphologischen und färberischen Eigenschaften ausgezeichnet, einen spezifischen und wesentlichen Faktor aller Elemente mit propagatorischer Funktion bildet. Es ist zu erwarten, daß eine solche Substanz nicht lediglich auf ein Genus beschränkt ist, sondern der prinzipiellen Bedeutung gemäß, die man ihr auf Grund ihres Verhaltens zuzuschreiben geneigt ist, auch eine weitere Verbreitung besitzt. Da lehrt denn aber die Durchsicht der Literatur, daß ein ähnliches Keimbahnplasma wie bei *Chironomus* bisher nur selten beobachtet worden ist. Die wenigen Angaben der jüngsten Arbeiten über diesen Gegenstand berichten jedoch soviel Bemerkenswertes, daß eine vergleichende Betrachtung vielleicht berechtigt ist.

Vor allem verdient die wertvolle Arbeit von KAHLE (59) über die Pädogenese der Cecidomyiden Erwähnung. Hier ist es das linsenförmige Polplasma, das der chromophilen Substanz von *Chironomus* homolog zu setzen ist; es gruppiert sich gerade um den einzigen Kern, der bei seinen spätern Teilungen den vollen Chromatinbestand beibehält, während alle seine Schwesterkerne Diminutionen erfahren, der also der Urgeschlechtskern ist, wie auch die Verfolgung seines spätern Schicksals beweist. Das Polplasma geht restlos in die Uroogonie über und läßt sich in diesen bzw. deren Abkömmlingen durch die ganze Keimbahn hindurch verfolgen bis zu den Oocyten und zum jungen Ei zurück, bildet also eine vollkommene Kontinuität, einen geschlossenen Ring. Die Lage am hintern Pol des Eies und den Übertritt in die Polzellen, die allgemeine Konstitution und die Affinität zu Farbstoffen hat dieses Polplasma mit dem Keimbahnplasma von *Chironomus* gemein. — Auch schon METSCHNIKOW (76) hat bei seiner Cecidomyide diese „dicke, dunkle Dottermasse“ gesehen und ihre Aufnahme in die primäre Polzelle konstatiert.

Zweifellos homolog damit sind die von NOACK (80) für *Musca*

*vomitaria* beschriebenen „Polscheibengranulationen“. Die hier ganz ähnlich wie bei *Chironomus* sich über das Hinterende des Eies erstreckende „Körnchenplatte“ erscheint auf dem Längsschnitt als dünne körnige Linie, die sich unter vorübergehender Bildung eines in den Dotter ragenden Plasmazapfens zu einem wolkigen Gebilde zusammenzieht, um schließlich der ganzen angrenzenden Blastemregion eine dunklere Tinktion zu verleihen. Auch hier die halbmondförmige Einhüllung der Geschlechtskerne.

Auch bei Käfern findet sich dieser stete Begleiter der Keimbahn. Von den neuern Bearbeitern der Chrysomeliden bringt allerdings nur HEGNER genauere Angaben über diesen Punkt. WHEELER (117), LÉCAILLON (69), FRIEDERICHS (29) und HIRSCHLER (55, 56), deren Arbeiten früher oder wenigstens gleichzeitig und ohne Kenntnis der HEGNER'schen Untersuchung entstanden, haben etwas dergleichen überhaupt nicht gesehen. HEGNER's pole-disc aber zeigt eine frappante Übereinstimmung mit dem Keimbahnplasma von *Chironomus* und den Polscheibengranulationen von *Musca*. HEGNER beschreibt sie für ein unbefruchtetes *Leptinotarsa*-Ei — ganz ähnlich, wenn auch ziemlich variabel ist das entsprechende Gebilde bei *Calligrapha* — mit den Worten: „ . . . it occupies the innermost portion of the „Keimhautblastem“; its granules are grouped together in small masses giving the entire pole-disc the appearance of a broken strand. These granules are easily distinguished from the cytoplasm in which they are suspended, by their large size and susceptibility to various stains; they appear to be arranged around small vacuoles which vary in size in the different preparations examined, irrespective of the age of the egg.“ Die Verfolgung der Granulationen setzte bei Eiern, die aus dem Oviduct herauspräpariert wurden, ein und endete (den Zeichnungen nach) etwa mit dem Wiedereintritt der Polzellen.

Einen wesentlich andern Standpunkt bezüglich der Herkunft und Bedeutung der pole-disc vertritt WIEMAN (119) in einer kurzen Mitteilung, indem er die Polscheibe als letzten Rest des von den Nährzellen stammenden, der wachsenden Ovocyte durch den Ei-strang zugeführten Nährmaterials auffaßt, dessen größter Teil in Dotter verwandelt wurde, also jedenfalls nicht als spezifische Keimbahnsubstanz. Auch soll die Polscheibe keineswegs ganz von den Genitalzellen aufgenommen werden, ein Ergebnis, das in so auffallendem Widerspruch zu allen andern einschlägigen Arbeiten steht, daß es wohl einer Nachprüfung bedarf.

Endlich gehören hierher noch die Befunde, die von SILVESTRI (103—105) an einer Reihe von parasitischen Hymenopteren aus der Familie der Pteromalinen gewonnen wurden. Die größte Übereinstimmung mit den bei Dipteren obwaltenden Verhältnissen weist unter den von dem genannten Verfasser studierten ungemein interessanten Formen wohl *Oophthora semblidis* auf (vgl. 105, fig. 33, 3, wo sich 2 mit dem „Nucleolo“ vergesellschaftete Genitalkerne in noch gemeinschaftlichem Protoplasma nach Art der Polzellen von der noch im Ei zerstreuten Masse der somatischen Furchungskerne gesondert haben). Für *Oophthora* ist auch der Nachweis der sexuellen Natur dieser Gebilde am besten durchgeführt. In jungen Ovarialeiern von *Ageniaspis fuscicollis* und *Encyrtus aphidivorus* liegt dieser die Rolle der Keimzell-determinante spielende (105, p. 53), auf dem Schnitt kreisförmige und bei geeigneter Färbung Körnchen zeigende „Nucleolus“ weit entfernt vom Eikern und diesem gerade gegenüber am hintern Pol des Eies, den Abbildungen nach bald mehr bald weniger tief im Dotter versenkt. Auch bei *Encyrtus* determiniert diese Substanz unter Auflösung im Plasma eine Anzahl von im Pol gelegener Zellen zu Germinalzellen; bei *Ageniaspis* geschieht dies sogar schon auf dem Zweizellenstadium mit der dem Nucleolus gerade benachbarten Blastomere: „Nell' *Encyrtus aphidivorus* il nucleolo dell' ovo resta immutato al polo posteriore dell' ovo stesso fino all' ultimo periodo della segmentazione, poi passa al protoplasma di due, quattro etc. cellule della parte posteriore dell' ovo, che si moltiplicano in seguite più lentamente delle altre e daranno origine alle cellule germinali; mentre nell' *Litomastix* e nell' *Ageniaspis* il nucleolo dell' ovo passa ad una delle prime due cellule de segmentazione. Quindi mentre in quest' ultime specie già dopo la prima divisione di segmentazione si ha distinta una cellula germinale da una somatica, nell' *Encyrtus* soltanto alla fine della segmentazione avviene la distinzione tra cellule somatiche e cellule germinali“ (105, p. 71). Die Verfolgung der durch den Nucleolus gekennzeichneten Blastomeren bis zum Übergang in die Elemente der jungen Geschlechtsdrüse wurde nur bei *Oophthora* lückenlos durchgeführt; auch ist bei *Litomastix* die bei den Teilungsschritten I—II und II—IV den Nucleolus aufnehmende Zelle keine reine Urgeschlechtszelle, sondern spaltet noch somatische Bestandteile ab. Erst auf dem Vierzellenstadium erfolgt die auch äußerlich in der Zerstreuung der Substanz im Plasma in stark färbbaren dicken Körnern sich kundgebende Aktivierung, was dann auch sofort die bezeichnende Verzögerung des Vermehrungs-

prozesses des betreffenden Kernes im Gefolge hat, die durch die figg. 19, 21, 22 usw. für die verschiedenen Teilungsphasen illustriert wird. Die Übereinstimmung des Nucleolus der parasitischen Hymenopteren mit dem Keimbahnplasma der Dipteren und Coleopteren in ihren morphologischen und physiologischen Eigenschaften ist also unverkennbar. Für *Litomastix truncatellus* (103) will SILVESTRI die nucleäre Herkunft des „nucleolo plasmatico“ festgestellt haben; bei *Prospalta berlessei* hat er ein entsprechendes Gebilde nicht gefunden.

Sehr bemerkenswert ist es, daß (vorerst nur in vorläufigen Mitteilungen) die Existenz einer morphologisch nachweisbaren Keimzell-determinante auch noch von einer ganz andern Stelle im Tierreich berichtet wird: ELPATIEWSKY hat (23) bei *Sagitta* vom Zeitpunkt der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Vorkernes an eine „Partie von grobkörnigem Plasma, die sich mit Kernfarbstoffen färben läßt, aber nicht so intensiv wie die eigentliche Chromatinsubstanz“, gefunden. Gleichzeitig hat auch BUCHNER (13) eine Mitteilung veröffentlicht, die im wesentlichen die Angaben ELPATIEWSKY's bestätigt, in der Herleitung des fraglichen Gebildes von einem dem Epithel des Ovars aufliegenden „Netz“ durch Vermittlung einer epithelialen „Strangzelle“ freilich stark abweicht. Danach wäre die Keimzeldeterminante in diesem Fall nichts anderes als der mit den Erscheinungen der Hyperchromasie degenerierende (mit der Substanz jenes Netzes beladene?) Kern einer Epithelzelle. Dieser „besondere Körper“, wie ihn ELPATIEWSKY vorläufig nennt, wird während der 5 folgenden Furchungsteilungen immer in eine Furchungskugel aufgenommen, in der er unter allmählicher Auflösung eine Verspätung der Teilungsphasen bewirkt, die sich in abgeschwächtem Maße auch noch in den Tochterzellen geltend macht, die keinen Anteil des besondern Körpers erhalten haben. „Das Blastomer, das aus der fünften Furchungsteilung hervorgegangen ist und den besondern Körper enthält, ist nichts anderes als die erste Urgeschlechtszelle.“ Seine figg. 11 und 12 zeigen bezüglich der Anordnung der Keimzeldeterminante um die verspätete Spindel herum eine unverkennbare Ähnlichkeit mit denen von Insecten.<sup>1)</sup>

Der Verfasser versäumt nicht, eine ganze Reihe von Angaben

---

1) N. M. STEVENS (Further studies on reproduction in *Sagitta*, in: Journ. Morphol., Vol. 21, 1910, p. 279—302, 102 figg.) hat den „besonderen Körper“ erst von dem Stadium an gesehen, wo die beiden Pronuclei im Zentrum des Eies liegen, ihn aber auch noch in den primären Genitalzellen der Gastrulae beobachtet (vgl. p. 289 ff., 293 f., fig. 28—31, 33, 46—52).

über besondere morphologisch kenntliche Bestandteile der Genitalzellen aus der Literatur zum Vergleich heranzuziehen, wobei er aber ebenso wie HEGNER Parallelen aufstellt, die einer kritischen Prüfung nicht standhalten. So spricht ELPATIEWSKY z. B. p. 237 von einer Determinierung der Urgeschlechtszellen durch aus dem Kern austretendes Chromatin bei *Ascaris* [BOVERI (9, 10)], ohne zu bedenken, daß sich dieses in den Ursomazellen findet, während es gerade in der Urgenitalzelle fehlt. — Die Beziehungen des GIARDINA'schen Ringes (30) zu den übrigen Bestandteilen des Kernes, insbesondere den Chromosomen, sind noch viel zu wenig bekannt, als daß man sie im Sinne der beiden genannten Autoren verwerten könnte. Selbst der neueste Untersucher dieses Gegenstandes, DEBAISIEUX (20), enthält sich einer bestimmten Stellungnahme, und BOVERI hat gezeigt (1904), daß man diesen Modus der Chromatindifferenzierung ebenso gut mit den bei Nematoden obwaltenden Verhältnissen zusammenhalten kann, wenn man annimmt, „daß sich jedes chromatische Individuum des Kernes  $O_1$  in 2 verschiedenwertige Bereiche spaltet, von denen fortan nur der eine an den mitotischen Vorgängen teilnimmt, der andere besondere Wege einschlägt“ (p. 34).

Höchstens hätte man vielleicht einige Berechtigung, die von HAECKER bei *Cyclops* gefundenen „Außenkörnchen“ (40—43) mit den Keimbahngranulationen der Dipteren, Coleopteren und Hymenopteren zu identifizieren. Zwei Erscheinungen sind bei *Cyclops* zu beobachten, „welche schon von den ersten Teilungen an den Weg der Keimbahn kennzeichnen: es ist dies die zunehmende, bei den Keimbahnzellen besonders hervortretende Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit und ausserdem das einseitige Auftreten einer Körnchenansammlung in einer der Attraktionssphären der betreffenden Teilungsfiguren“. Eine Kontinuität dieser „Ectosomen“ (vgl. auch 42, fig. 75; 40, p. 564, fig. 11—19) konnte der Verfasser allerdings nicht feststellen (l. c. p. 24), und ihr jeweiligen erneutes Auftreten beim Teilungsprozeß könnte den Verdacht einer Chromatinausstoßung erwecken. Dann wäre immer die Schwesterzelle der Körnchenzelle Sexualzelle, und die soeben von der Keimbahn abgespaltene Zelle müßte eine regere Teilungstätigkeit aufweisen. Da dies aber nicht der Fall ist, sondern die Körnchenzelle selbst stets die stärkste Phasendifferenz zeigt (Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz, l. c. p. 43), so muß man wohl dem Verfasser beistimmen, wenn er zu dem Ergebnis kommt: „die Körnchenzellen (d. h. die Körnchen produzierenden Zellen) stellen die Etappen der Keimbahn dar“.

Vielleicht ist auch in manchen Fällen die dunkle Tinktion der Genitalzellen, die einigen Forschern deren erstes Auftreten verriet und weiterhin als Erkennungsmerkmal diente, einer Substanz zur Last zu legen, die dem Keimbahnplasma homolog ist, nur noch keinen geformten cytoplasmatischen Bestandteil bildet. Denn auch bei *Miastor* und *Musca* verteilt es sich schließlich so diffus im Zelleib, daß es sich nur noch durch dessen gleichmäßige Pigmentierung verrät.

Im allgemeinen sind solche Parallelen aber mit großer Vorsicht zu ziehen; insbesondere darf man, wie schon oben angedeutet, die Keimzell-determinante nicht mit dem bei dem Diminutionsprozeß ausgestoßenen Chromatin verwechseln, wie das von seiten ELPATIEWSKY'S und HEGNER'S geschehen ist. A priori wäre es ja nicht ausgeschlossen, daß zwischen diesem bzw. dem entsprechenden im Kern verbleibenden Bestandteil der Sexualelemente und der Keimbahnsubstanz eine Homologie besteht. Dann wäre nur der Modus der Differenzierung verschieden, indem das eine Mal das spezifische Chromatin (Keimzell-determinante) bei jeder Teilung von vornherein nur dem einen Descendenten mitgegeben würde, das andere Mal beide Abkömmlinge dieses Erbe erhielten, das aber bei der nächsten Teilung durch Ausstoßung wieder entfernt würde (Somatisierung durch einen Diminutionsprozeß). Bei dem ersten, sparsameren Modus wäre dann gewissermaßen zur Erleichterung der erbungleichen Teilung das spezifische Chromatin im Lauf der Phylogenese für immer (*Miastor*) oder für gewisse ontogenetische Stadien zeitweise (Hymenopteren, *Dytiscus*) aus dem Kern ausgetreten. Daß dem aber nicht so sein kann, das zeigen wiederum die Cecidomyiden, bei denen beide Erscheinungen nebeneinander zu beobachten sind. Wir haben also allen Grund, zwischen dem Auftreten von Keimzell-determinanten und dem Diminutionsprozeß scharf zu unterscheiden.

Bei der Definierung der Keimbahnsubstanz ist neben ihren weniger wesentlichen Eigenschaften (Konstitution, Affinität zu Farbstoffen) vor allem ihre ausschließliche Kontinuität in einer durch Übergang in die Gonade sich als Keimbahn dokumentierenden Zellenfolge festzuhalten. Viel mehr als einen Indikator der sexuellen Eigenschaften ihres Trägers dürfen wir vorläufig nicht in ihr erblicken. Über ihr Wesen können auch HEGNER'S Versuche (44), die zeigen, daß eine operative Entfernung des Inhalts des hinteren Eipols mit einer Kastration gleichbedeutend ist, keinen Aufschluß geben. Eine Bezeichnung wie „Keimplasma“, wie sie KAHLE an einer Stelle gebraucht, dürfte sich daher nicht empfehlen, da gar

kein Anhaltspunkt vorliegt, daß diese Substanz Träger der spezifischen Arteigenschaften oder von Vererbungsqualitäten überhaupt ist. Für eine rein physiologische Beeinflussung des Stoffwechsels durch sie spricht vielmehr der Umstand, daß keinerlei Vorkehrungen für ihre gleiche Verteilung auf die Tochterzellen getroffen sind. Auch scheint in der Tat die Retardierung des Teilungsrhythmus an ihre Gegenwart geknüpft zu sein; sie tritt erst auf, sobald der Kern in Beziehung zum Keimbahnplasma getreten ist, und klingt in den von diesem verlassenem Zellen allmählich wieder ab.

Bloße Dotterelemente, wie NOACK und WIEMAN behaupten, die nur „das Wachstum am hintern Ende beschleunigen“ und dann den Polzellen als Nahrung dienen sollen, sind die Keimbahngranulationen aber gewiß auch nicht.

## II. Verfolgung der Urogenitalzellen durch die embryonale Entwicklung.

### 1. Bildung des Blastoderms — Dotterzellen und Paracyten.

Während sich die aus dem Ei ausgetretenen Elemente vermehren, geht derselbe Prozeß, nur in weit lebhafterer Weise, auch an den zurückgebliebenen Zellen vor sich. Die Furchungskerne teilen sich mitsamt den sie umgebenden Plasmainseln in der üblichen Weise und erfüllen bald den ganzen Dotter in regelloser Zerstreuung. Diese Teilungen stehen unter der Herrschaft eines ausgeprägten Synchronismus. So mögen die 3 somatischen Urblastomeren etwa die 6. Descendenz geliefert haben, wenn eine allgemeine Expansions-tendenz einsetzt, die sich in einer Ausdehnung des Eikörpers bis wieder zu dem vom Chorion vorgeschriebenen Volum, im Emporsteigen der Blastomeren an die Oberfläche und dem bald folgenden Nachfluten des sekundären Blastems offenbart. Da alle Blastomeren zugleich von der zentrifugalen Bewegung ergriffen werden, erfolgt also das Einrücken in das Blastoderm zu verschiedenen Zeiten je nach der zufälligen Lage und Entfernung der einzelnen Furchungskerne. Es kann noch eine Anzahl solcher tief im Dotter liegen, wenn andere bereits die Oberfläche erreicht haben oder die sie umgebende Plasmamasse an der bei der Wanderung voranschreitenden Seite mit dem Blastem verschmolzen ist, so den Weg bezeichnend, den der Kern noch zurückzulegen hat (Fig. E). Es bleiben jedoch auch die erstern nicht zurück; auf nur wenige Minuten älteren

Stadien ist vielmehr im Dotter kein einziger Kern mehr aufzufinden, sie liegen alle in weiten, ihren Durchmesser um das Vielfache übertreffenden Abständen im Blastem und buchten die Oberfläche, soweit dies das Chorion erlaubt, besonders also nach den Polräumen zu, wellig vor. Pseudopodien, wie sie GRABER (31) beschreibt, habe ich nicht gesehen. Indem die anfänglich noch recht voluminösen Kerne

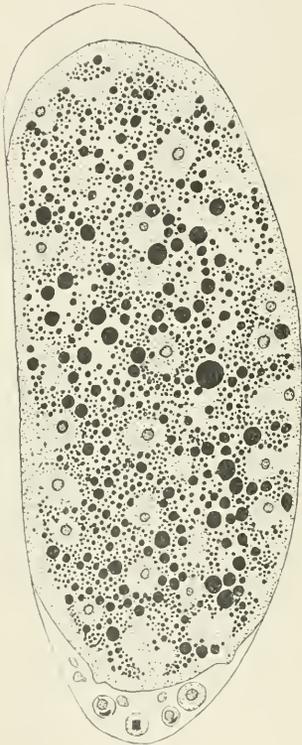


Fig. E.

Die Polzellen liegen im Polraum. Aufrücken der Blastomeren in das Keimhautblastem zur Bildung des Blastoderms.

entsteht auf die von andern Insecten bekannte Weise ein kubisches Epithel, das Blastoderm. Nach innen zu ist dieses zunächst nicht scharf abgegrenzt: hier haben sich vielmehr die letzten Reste des im Dotter zurückgebliebenen Ooplasmas in ziemlich mächtiger homogener Schicht als sekundäres Keimhautblastem (WEISMANN) angesammelt, das alsbald den schon vorhandenen Zellgrenzen gemäß aufgeteilt wird (Taf. 28 Fig. 6). Fig. 7 zeigt eine Anzahl Blastodermzellen nach eben vollendeter Aufnahme des sekundären Blastems. Letzteres ist grobkörniger struiert als der ursprüngliche Zelleib, der durch die Teilungen offenbar stark in Anspruch genommen worden ist und als nur dünne Hülle die Kerne umgibt. Diese zeigen einen großen, schwach tingierten Nucleolus und zahlreiche in den Knotenpunkten eines Liningerüsts suspendierte Chromatinpartikel. Eine „Zwischendotterschicht“, wie sie NOACK (80) für *Musca* beschreibt, tritt bei *Chironomus* nicht auf. Eine direkte Aufnahme von Dotterschollen durch die an ihrer Basis unregelmäßig und zackig konturierten Keimhautzellen findet überhaupt nicht statt. Dagegen sieht man

bald nach Fertigstellung der Keimhaut Vitellophagen bei der Arbeit. Auch deren Tätigkeit besteht nur in der Secretion digerierender Stoffe, nicht in intracellulärer Verdauung. Sie schmiegen sich den Dotterkugeln eng an und umspannen sie, soweit das bei ihrer

Kleinheit möglich ist, mit ihren Pseudopodien. Ihre Wirkung äußert sich an den Dotterkugeln in einem Undeutlichwerden der Begrenzung und Zerfließen zu einem gelben, mit Osmiumsäure sich nicht mehr schwärzenden Brei (auf den Figuren mit  $d^1$  bezeichnet). Ineinanderfließende, halbverdaute Dottermassen werden von ihnen häufig mit einer dünnen plasmatischen Lamelle überzogen (Taf. 29 Fig. 16, 17), und auf diese Weise kommt es dort, wo sich zwischen Kopf und Hinterende an der Dorsalseite der Dotterbrei in einer großen Blase ansammelt, geradezu zur Bildung eines provisorischen Mitteldarmepithels, worauf ich unten noch einmal zurückzukommen habe (Fig. 18 *dz*).

Es sei an dieser Stelle gleich noch anderer Gebilde gedacht, die sich von einem bestimmten Stadium an auch im Dotter vorfinden (Taf. 30 Fig. 26 *par*). Spärliches, dunkles, an der Peripherie mit flachen Einbuchtungen versehenes Plasma umgibt einen hellen Kern, in dessen Mitte das Chromatin zu einem abgerundeten, dunkel tingierten Klumpen ohne erkennbare Struktur zusammengeballt ist, der somit alle Zeichen der Degeneration aufweist. Man begegnet diesen Gebilden schon zu der Zeit, wenn die Aufnahme des sekundären Blastems noch nicht beendet ist. Über ihre Herkunft und Bedeutung kann ich nichts aussagen. Sie sind wohl mit den Paracyten der Autoren zu identifizieren.

Schließlich seien noch zerfallende zellige Elemente erwähnt, charakterisiert durch ihren abgerundeten Kern, kaum noch färbbaren Zelleib und das ebenfalls zu einer homogenen Masse zusammengeflossene Chromatin (Fig. 26 *degz*). Sie treten meist da auf, wo sich eine rege Teilungstätigkeit abspielt. Man sieht sie auf Fig. 13 (Taf. 29) am wachsenden Ende des dorsalen Keimstreifs, auf Fig. 16 im ventralen Nervensystem und im Proctodäum.

## 2. Wiedereintritt der Polzellen — Anlage des Keimstreifs.

Wie oben erwähnt, hat die Bildung der Urgeschlechtszellen mit der vierten Teilung des Genitalmutterkernes einen vorläufigen Abschluß erreicht. Doch gehen mit ihnen während der nun folgenden Passivitätsperiode wichtige Lageveränderungen vor sich, die mit ihrer Wiedereinbeziehung in das sich ausgestaltende Soma anheben. Durch die zu Beginn der Blastodermbildung einsetzende Ausdehnung werden die Polräume so verengt, daß die Polzellen dicht an die Oberfläche gedrückt werden, diese einbuchten und sich schließlich zwischen die noch niedern Keimhautzellen eindringen, die seitwärts

auseinanderweichen (Taf. 28 Fig. 6). Die Rückwanderung beginnt an derselben Stelle, an der auch der Austritt erfolgte, also genau am hintern Ende des Eies und zwar bereits während der Aufnahme des sekundären Blastems, das dem Einbruch einigen Widerstand entgegengesetzt. Es trennt die Keimzellen noch vom Dotter, wenn die Blastodermzellen schon auseinandergewichen sind, wird aber niemals von erstern aufgenommen, sondern spannt sich als immer dünner werdendes Häutchen über den vorgewölbten Zellhaufen, um schließlich zu zerreißen und sich seitwärts zurückzuziehen.

Pseudopodienbildung, wie sie von HEGNER (45) für Chrysomeliden beschrieben wird, habe ich nie beobachtet. Die Wanderung erfolgt entweder unter Vorantritt einer Zelle oder in breiter Front, so daß sich die verschiedensten Ansichten auf Längsschnitten ergeben. Vorübergehend erscheinen die Genitalzellen also dem Verband der Blastodermzellen eingefügt, lassen sich aber von diesen durch ihre überragende Größe stets leicht unterscheiden. — Über dem versinkenden Geschlechtsorgan schließen die die Eingangspforte flankierenden Blastodermzellen zusammen (Fig. 8), indem sie sich mit ihren peripheren Enden in den entstehenden Spaltraum hineinzwängen.

Eine Immigration von Keimhaulementen in den Dotter findet im Anschluß an den Eintritt der Polzellen am Hinterende des *Chironomus*-Eies nicht statt, ebensowenig wie ein Eindringen des Blastoderms, wie man es nach BALBIANI'S Schilderung (4) vermuten möchte. Die Urgeschlechtszellen gelangen also auf diese Weise an die Oberfläche des Dotters, werden aber wie bei den Cecidomyiden [KAHLE (59)] gegen diesen schon eine kleine Strecke dorsal verschoben, während sie noch im Blastoderm stecken. Das wird durch starkes Wachstum der Keimhautzellen in ihrer unmittelbaren Umgebung bewirkt. Die entstehende Blastodermverdickung stellt die erste Anlage des hintern Keimstreifenabschnitts dar, WEISMANN'S Schwanzwulst. Indem auf der Dorsalseite zunächst immer neue Zellen in diesen Wachstumsprozeß einbezogen werden und dann rege Zellteilungen neues Material liefern, nimmt der Schwanzwulst eine immer größere Strecke der konvexen Seite ein; die Genitalzellen liegen währenddessen immer dem caudalen Ende auf (Taf. 29 Fig. 13).

Die soeben geschilderten Vorgänge sind zu verschiedenen Malen als Gastrulationsprozeß gedeutet worden. Schon WILL (121) faßt die entsprechende Lücke im Blastoderm der Aphiden als Blastoporus auf, von dessen syncytialem Rand Entodermzellen sich lösen. Auch die Muscidenentwicklung ist als Stütze für diesen Stand-

punkt herangezogen worden. Durch den Druck der Polzellen soll nach VOELTZKOW (110) ein Plasmazapfen mit verdrängten Blastodermzellen entstehen [nicht so GRABER (33), BLOCHMANN (7), KOWALEWSKY (64)], und in etwas anderer Weise bringt NOACK, dessen Untersuchungen wohl am genauesten sind, die unter den Polzellen einwandernden Dotterzellen (80, p. 13 ff) mit der später an derselben Stelle erfolgenden Invagination der hintern Entodermanlage in Verbindung (l. c., p. 45), ohne freilich zu bedenken, daß er auf diese Weise einen prinzipiellen Unterschied zwischen vorderer und hinterer Mitteldarmanlage konstruiert. Auch HEYMONS (54, p. 21) kommt auf Grund vergleichender Studien zu dem Resultat: „Der hintere Eipol des Muscideneies . . . entspricht dem vegetativen Pol des Scolopendeneies, und diese Stelle, an der bei den Musciden die Immigration des Entoderms sich wahrscheinlich vollzieht, hat man also auch mit dem Blastoporus anderer Tiere zu vergleichen“. — Ähnlich die Auffassung UZEL'S (109). — In seiner Arbeit über die Entwicklung von *Donacia* (29) spricht FRIEDERICHS, obwohl er keine Vitellophagen dort gefunden hat, von einem durch die Genitalzellen verstopften Blastoporus, während HEGNER (45) die „pseudo-blastodermic nuclei“, die er in der plasmatischen Ansammlung am hintern Pol gesehen hat, für Furchungskerne hält, die wegen der besonders an dieser Stelle obwaltenden Umstände nicht zu ihrer Bestimmung gelangt sind (p. 264). Auch KAHLE (59) fühlt sich durch die mit Vitellophagenbildung verbundene Immigration der Uroogonien von *Miastor* an einen Invaginationsprozeß erinnert.

Demgegenüber ist nun hervorzuheben, daß *Chironomus* für diese Anschauung keinerlei Stützpunkte darbietet: eine forcierte Einwanderung von Dotterzellen im Verein mit der Genitalanlage habe ich hier nicht beobachten können. Der Effekt des ganzen Prozesses ist hier also lediglich ein Ortswechsel der Sexualzellen, aber nicht die geringste Differenzierung, die man von einem Gastrulationsprozeß doch vor allem erwarten sollte. Das Blastoderm bleibt der Komplex von Primitivanlagen, der es vorher war. Doch ist eine endgültige Entscheidung über diesen Punkt nicht zu treffen, solange nicht größeres Vergleichsmaterial vorliegt, das uns ermöglicht, die zur Beobachtung gelangenden Vorgänge in ihre konstitutiven palingenetischen und ihre rein mechanischen cänogenetischen Faktoren zu analysieren.<sup>1)</sup>

In etwas anderer Weise hat BALBIANI (4) auf seiner fig. 13 eine invagination blastodermique als Hohlzylinder abgebildet. Schnitte

1) Vgl. auch S. 597.

wie der in Fig. 10 (Taf. 28) wiedergegebene lassen es aber unzweifelhaft erscheinen, daß hier diesem exakten Beobachter eine Verwechslung mit der frühen Anlage des Schwanzwulstes vorgekommen ist.

### 3. Wanderung der Genitalzellen — Differenzierung und Entfaltung der Keimblätter.

Nachdem wir die Urogenitalzellen auf ihrer extrasomatischen Bahn begleitet und sie verfolgt haben, bis sie wieder in das Innere des Eies hineingelangt sind, liegt uns noch die Aufgabe ob zu beweisen, daß die Geschlechtsdrüse aus ihnen hervorgeht. Dazu ist aber wieder ein beträchtlicher Ortswechsel erforderlich; denn die Germinalzellen liegen vorläufig noch am Schwanzende des jungen Keimstreifs ziemlich regellos auf dem Dotter, die Keimdrüse aber, die sie aufbauen sollen, findet sich später an ganz bestimmter Stelle der Cöломwandung eines ganz bestimmten Segments.

Es sind mehrfach bei der Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte von Arthropoden Zellen gesehen worden, die sich schon auf Stadien, in denen sonst noch keinerlei histologische Differenzierung angedeutet oder die räumlichen Verschiebungen des embryonalen Materials zur Herstellung der definitiven Lagebeziehungen der Organanlagen noch gar nicht eingeleitet waren, durch mancherlei strukturelle Eigentümlichkeiten auszeichneten, und man war geneigt, ihnen auf Grund ihres singulären Verhaltens einen sexuellen Charakter zu vindizieren. Da sie aber ihre Wanderung durch das Labyrinth des sich mehr und mehr komplizierenden Somas mit den verschiedensten histologischen Gebilden zusammenbrachte, ist es häufig recht schwierig, ja sogar unmöglich gewesen, sie dabei nicht aus dem Auge zu verlieren [z. B. NOACK bei *Musca*, SALING bei *Tenebrio* (92), HEYMONS bei *Phyllodromia germanica* und *Gryllus domesticus* (51)]. Der verlangte Nachweis ist bis jetzt erst geführt für einige Chrysomeliden von LÉCAILLON (69), HIRSCHLER (56) und HEGNER (45), für *Oophthora* von SILVESTRI (105) und für *Miastor* von KAHLE (59). Für *Chironomus* soll er an der Hand einer allgemeinen Betrachtung der Entwicklungsvorgänge im Folgenden erbracht werden.

## I. Periode: Bis zur maximalen Streckung des Keimstreifs — Anlage der Organsysteme.

### a) Keimstreif — Mesoderm — Embryonalhüllen.

Keimstreif. Der Keimstreif wird bei *Chironomus* nicht als einheitliches Gebilde angelegt, sondern weist von vornherein eine

Dreiteilung auf in eine Kopf-, Bauch- und Schwanzregion. Der ventrale Teil nimmt die konvexe Seite des Eies in Anspruch, während Kopf- und Schwanzabschnitt über beide Pole hinausgreifen und sich noch ein Stück über die gerade Seite erstrecken. Der Rest des Blastoderms auf der Dorsalseite geht überhaupt nicht in den definitiven Aufbau des Organismus über, sondern liefert die Serosa, die, wie schon GRABER (34) gezeigt hat, später amputiert und als Rückenorgan in den Dotter aufgenommen und verdaut wird. — Der ventrale Keimstreif tritt schon früh als Verdickung des Blastoderms auf der konvexen Eiseite in die Erscheinung. Diese eilt in der Aufnahme des sekundären Blastems um ein geringes voraus, wodurch offenbar günstigere Ernährungsbedingungen geschaffen werden. Auf Querschnitten durch Stadien, wo dieser Prozeß eben vollendet ist, zeichnen sich bereits die Zellen der Ventralseite durch ihre beträchtlichere Höhe aus; dadurch ist die Anlage des ventralen Keimstreifs schon gegeben. Auch für *Musca* [NOACK (80)] und *Simulia* [METSCHNIKOW (76), p. 391 f.] wird angegeben, daß die Differenzierung des Blastoderms mit der Aufnahme des sekundären Blastems zusammenhängt. Es existiert sonach also eigentlich zu keiner Zeit eine absolut gleichmäßige Keimhaut, und man hat auf Grund dieser rein morphologischen Befunde den Eindruck, als stehe der scheinbaren Monotonie des Blastoderms in Wirklichkeit eine frühe Lokalisation dynamischer Potenzen gegenüber.

Am Kopfende dokumentieren sich die lateralen Partien als Zentren einer regern Teilungstätigkeit (Fig. F). Am auffälligsten ist aber die hintere Region ausgebildet, der Schwanzwulst (WEISMANN). Wir haben schon bei Betrachtung der Rückwanderung der Polzellen gesehen, daß sie noch während dieses Aktes dorsal verschoben werden unter gleichzeitigem Längenwachstum der Zellen in ihrer Umgebung. Indem sich dieser ganze Komplex rasch wulstartig hervorhebt, trennt er sich scharf von der Serosa ab. Aber auch nach dem ventralen Schenkel des Keimstreifs zu findet kein allmählicher Übergang statt. Hier sind vielmehr eine Reihe niedriger, fast kubischer Elemente eingeschoben, die auch später bei der Bildung des Mesoderms bedeutend nachhinken (Taf. 28 Fig. 9, 11, 12 *übz*). Im Gefolge der weitem Ereignisse wird diese Grenze allerdings bald verwischt, so daß eine genaue Verfolgung des Schicksals des Schwanzwulstes in scharfer Trennung von den übrigen Teilen des Keimstreifens nicht möglich ist. [Nach SCHMIDT (95) wird der Keimstreif der Musciden „durch allmähliche Vereinigung zweier geson-

derter Anlagen gebildet“. — Vgl. auch HEIDER's „Keimhügel“ (46, p. 20, fig. 3 a, 3 b, 53, 54) und ESCHERICH (24, p. 310, 335)]. Soviel aber ist gewiß, daß bei der Streckung der Embryonalanlage über die Dorsalseite hinweg gerade das caudale Ende des Schwanzwulstes der Schauplatz regster Tätigkeit ist, wie die zahlreichen Teilungsfiguren an dieser Stelle und die lebhaft ausgeübte Auswanderung von Paracyten in den Dotter beweisen. Zur Illustration dieser Verhältnisse diene Fig. 13 (Taf. 29). Wir sehen hier auch die Genitalzellen dem Schwanzwulst aufliegen, ohne daß freilich ein innigerer Konnex zwischen beiden Gebilden bestände. Einzelne Geschlechtszellen sind

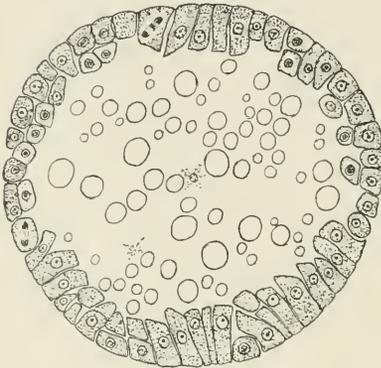


Fig. F.

Fig. F. Querschnitt durch den Kopfabschnitt einer Embryonalanlage bei Beginn der Mesodermbildung in der Bauchregion des Keimstreifs (Fig. H).

Fig. G. Bildung des Schwanzwulstes von *Chironomus* sp.?

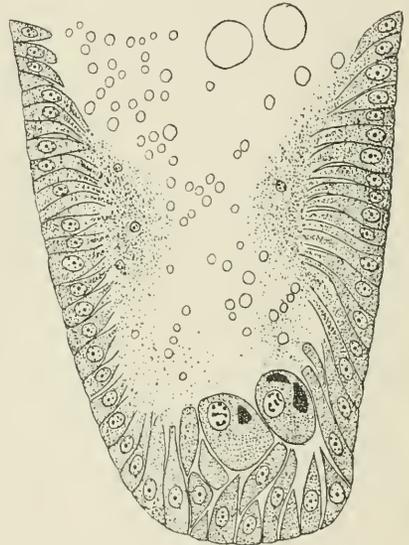


Fig. G.

sogar ziemlich tief zwischen die Dotterkugeln eingedrungen und haben ihren Kontur deren Rundung angepaßt. Das Fehlen von Pseudopodien und die Analogie mit den Fällen, wo die Polzellen während dieser Entwicklungsperiode dem Schwanzwulst noch von außen aufliegen (*Musca*, Coleopteren) weisen darauf hin, daß die Genitalzellen keinen Ortswechsel relativ zum Keimstreif erlitten haben, sondern mit diesem passiv transportiert worden sind. Ihre Lage kann also als Merkmal bei der Orientierung im Keimstreif dienen, und alles Zellenmaterial, das wir auf Fig. 13 in so lebhafter Tätigkeit sehen und das vor allem auch das später hakenförmig in den Dotter ein-

gekrümmte Ende des Germinalbandes liefert, gehört dem Schwanzwulst an. Alle Organanlagen, die aus diesem Bereich hervorgehen — das Amnion, das Proctodäum mitsamt seinen Annexen, MALPIGHI'schen Gefäßen und hinterm Entoderm, und das Ectoderm in seiner Umgebung mit allen seinen Derivaten — müssen also potentia bereits im Schwanzwulst enthalten sein. Dieser stellt daher eine hochkomplexe Primitivanlage dar. Ich kann NOACK nicht beipflichten, der das zweifellose Homologon des Schwanzwulstes bei *Musca vomitoria* von vornherein schlechtweg als „hintere Entodermanlage“ bezeichnet. Daß aus diesem gemeinsamen Mutterboden zum mindesten noch die zwischen dem hintern Entoderm und dem unverdickten Bezirk der dorsalen Keimhaut liegenden Organanlagen, vor allem die dorsale Auskleidung der Amnionhöhle und der Proctodäums hervorgehen, lehrt schon ein Blick auf seine figg. 40—43, 50. Auch gibt ESCHERICH (24) an, daß ein Teil dieser „Schwanzregion“, ganz wie die übrigen Teile des Keimstreifs auch, zur Mesodermbildung schreitet. Allerdings scheinen hier alle übrigen Anlagen hinter der des Entoderms zurückzustehen, weil auch bei der Larve das ganze letzte Abdominalsegment stark rückgebildet ist, während bei *Chironomus* gerade dieses einige wichtige physiologische Funktionen übernommen hat, die der Locomotion und der Atmung, für die in den hintern Afterfüßen und in den Atemschläuchen recht umfangreiche Organe vorgesehen sind. Ich neige also der Ansicht zu, daß die starke Ausbildung des Schwanzwulstes so zustande gekommen ist, daß die physiologischen Funktionen, die insbesondere das 9. Hinterleibssegment übernommen hat, cänogenetisch auf frühe Stufen in der Embryogenese zurückprojiziert wurden, kann also GRABER'S (32) Interpretation der Trimerie des Insectenkeimstreifs als Ausdruck besonderer „Gliederungszustände der Vorfahren“ wenigstens nicht in vollem Umfang anerkennen.

Wie das Wachstum einzelner Blastodermpartien mit der Ernährung zusammenhängt, zeigt Fig. G, die nach einer nicht bestimmten, zufällig mit geschnittenen Species angefertigt ist. Man sieht die Propagationszellen zwischen den Zellen des Schwanzwulstes liegen. Diese zeigen auf eine beträchtliche Erstreckung hin von beiden Seiten (der Schnitt ist frontal geführt) eine auffallende Konvergenz nach einer sich allmählich im Dotter verlierenden protoplasmatischen Ansammlung mit einigen chromatinarmen Kernen. Die Struktur der stark gestreckten proximalen Teile der Zellen des Schwanzwulstes weist unzweideutig auf eine Nahrungsaufnahme hin. — Die bei der Blastokinese wirksamen Kräfte äußern sich also in erster Linie als

Wachstumserscheinungen, nicht in einer Zusammenziehung der Zellen um bestimmte Zentren; denn ihre Zahl beträgt während der Zeit der Keimstreifbildung ziemlich konstant 55—65 auf dem Umfang eines Sagittalschnittes.

Mesoderm. Wie der Keimstreif nicht als einheitliches Ganzes angelegt wird, so verfolgen seine Teile anfänglich auch in der weiteren Ausgestaltung ihre eignen Wege. Das gilt auch für die Mesodermbildung, die bereits anhebt, wenn der Schwanzwulst erst eine kleine Partie der Dorsalseite bedeckt. Sie verläuft nach dem üblichen Modus der Einfaltung; doch wird der Faltungsprozeß sehr bald ver-

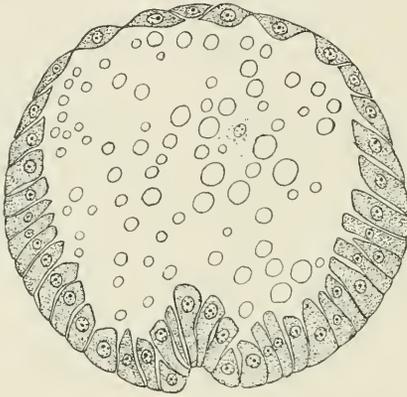


Fig. H.

Mesodermbildung in der Bauchregion.

wischt und zum Teil durch Wucherung und Einwanderung ersetzt. So kommt es, daß man es hier nicht mit wohldefinierten Zellenlamellen zu tun hat, deren scharf gegliederte Bereiche schon den Stempel ihrer spätern Bestimmung tragen, sondern mit mehr oder weniger homogen erscheinenden und schwierig zu analysierenden Komplexen von scheinbar unregelmäßigem Gefüge, eine Tatsache, die vielleicht mit der relativen Zellenarmut und damit Hand in Hand gehenden starken Individuation der einzelnen Zellelemente zusammenhängt (vgl. Hymenopteren).

Eine typische Rinnenbildung auf der Ventralseite zeigt Fig. H. Nur etwa 5—7 Zellen sind es, die sich fächerartig nach innen vorwölben. Rechts und links von ihnen hat sich der Keimstreif zu den das Ectoderm repräsentierenden Seitenplatten verdickt, dorsal allmählich in die spindelförmig verflachten Zellen der Serosa über-

gehend. Im Innern sieht man eine Dotterzelle. Der Schnitt ist etwa äquatorial geführt. Verfolgt man die Furche nach dem Kopf zu, so bemerkt man, daß sie sich bald verflacht. Ein Schnitt, der aus der Gegend entnommen ist, wo auf der Rückenseite der Kopfabschnitt endet, der also auch hier ein erhöhtes Epithel aufweist, während lateral die schon erwähnten regen Zellteilungen zum Aufbau der Seitenplatten des Kopfes stattfinden, zeigt auf der verdickten Ventralseite noch keine Spur der Mesodermfurche (Fig. F). Ganz ebenso klingt diese nach hinten zu allmählich aus. Auf Fig. 11 (Taf. 28), die derselben Schnittserie entnommen ist, ist der ventrale Keimstreif sogar völlig verschwunden; wir sind im Bereich der zwischen diesen und dem Schwanzwulst eingeschalteten kubischen Elemente (Fig. 11 *übz*) (cf. ESCHERICH 24, fig. 48 und 49; NOACK 80, fig. 52c und d). Dagegen läßt die Schwanzregion hier eine Gliederung in Mittelplatte und Seitenplatten erkennen. Über den Grad der Anteilnahme dieser Mittelplatte an der Mesodermbildung wage ich angesichts der Unmöglichkeit einer scharfen Abgrenzung der verschiedenen Zellterritorien keine bestimmte Aussage zu machen. Daß aber eine solche Anteilnahme stattfindet, lassen mir spätere Stadien unzweifelhaft erscheinen, wo sich Mesoderm in einem Bereich des Keimstreifs findet, der nach dem oben geschilderten Wachstumsmodus nur aus dem Schwanzwulst hervorgegangen sein kann. Bei dem Mangel eines lange persistierenden Polzellenkanals und der Größe der Polzellen ist eine Orientierung am *Chironomus*-Embryo noch schwieriger als bei Musciden, bei denen gerade diese Zusammenhänge die verschiedensten Deutungen erfahren haben. — ESCHERICH (24) behauptet eine Beteiligung der Schwanzregion an der Mesodermbildung, NOACK (80) leugnet sie überhaupt.

Im weitem Verlauf des Differenzierungsprozesses des untern Blattes schließen sich die Seitenplatten zur Bildung eines kontinuierlichen Ectoderms über den nach innen gedrängten Zellen zusammen, die nun eine kompakte Lage in der Mediane des Keimstreifs darstellen, wie Fig. J zeigt. Im Kopfabschnitt hat zu dieser Zeit die Mesodermbildung durch Immigration begonnen. Nur  $2\frac{1}{2}$  Stunden älter ist das der Fig. 14 (Taf. 29) zugrundeliegende Objekt, wo die Mesodermbildung im Kopfkeim schon bedeutend fortgeschritten ist und die mesodermalen Zellen des auf der Dorsalseite getroffenen hintern Endes des Keimstreifs schon zu den Genitalzellen in Beziehung getreten sind. Fig. 16 und Fig. Kc endlich zeigen, wie das Mesoderm durch die Anlage des Nervensystems in 2 seitlichen Streifen ausein-

andergedrängt worden ist. Diese bieten aber noch denselben ungegliederten Anblick wie der mediane Mesodermstreif dar. Was auch an den Schnitten durch die Abdominalregion vor allem auffällt, ist der gänzliche Mangel einer Cölobbildung. Auch die letzten Spuren eines Spaltraumes sind verschwunden, eine Tatsache, die um so mehr auffallen muß, als das Cölom sonst innerhalb der Klasse der Insecten mit bemerkenswerter Konstanz sich behauptet hat. Wir haben es hier also offenbar mit stark abgeleiteten Verhältnissen zu tun. Einen schönen Übergang von dem gewohnten Schema zu dem Verhalten des Mesoderms bei *Chironomus* bildet *Miastor* (59), wo auch schon der eigentliche Hohlraum zu einem Spalt oder einer Linie zusammengeschrumpft ist, aber sich noch die radiäre Anordnung der Zellen in den Wandungen erhalten hat. — Auch für *Musca* werden von den Autoren keine Cölobhöhlen angegeben.

**Embryonalhüllen.** Entstehung und Schicksal der Embryonalhüllen sind schon mehrfach behandelt worden. Zuerst hat wohl KÖLLIKER (62) darüber berichtet; eingehende Beobachtungen hat dann wieder WEISMANN (112) auch über diesen Punkt angestellt. Die sich in seiner Darstellung findende Angabe von einem Reißen des stark verdünnten Teiles der Keimhaut zwischen Kopf- und Schwanzende des Keimstreifs ist von KUPFFER (65) berichtigt, das endgültige Schicksal von GRABER (34) klargestellt worden. Ich kann mich daher mit einem kurzen Hinweis auf die Figuren begnügen.

Die erste Anlage der Embryonalhüllen tritt am hintern Ende schon sehr frühzeitig auf. Der Schwanzwulst hat das hintere Drittel der geraden Seite des Eies noch nicht überschritten, wenn sich die hintere Schwanzfalte zu erheben beginnt. Die Meinung RITTER'S, die hakenförmige Einkrümmung des Hinterendes des Keimstreifs sei „die direkte Veranlassung zur Bildung der Schwanzfalte“, dürfte also nicht zu Recht bestehen. Wie bei andern Insecten, so wird auch hier das äußere Blatt, die Serosa, von dem schon oben so benannten unverdickten Teil des Blastoderms auf der Dorsalseite gebildet, während das Amnion aus dem Keimstreif selbst hervorgeht. Rege Zellteilungen am hintern Ende des Schwanzwulstes liefern das Material. Auch in der der Anheftungsstelle benachbarten Gegend des Amnions finden sich noch Spindeln. Distalwärts platten sich die zunächst noch kubischen Zellen mehr und mehr ab, um schließlich ebenso wie die Zellen der Serosa zu einem äußerst dünnen, sehr

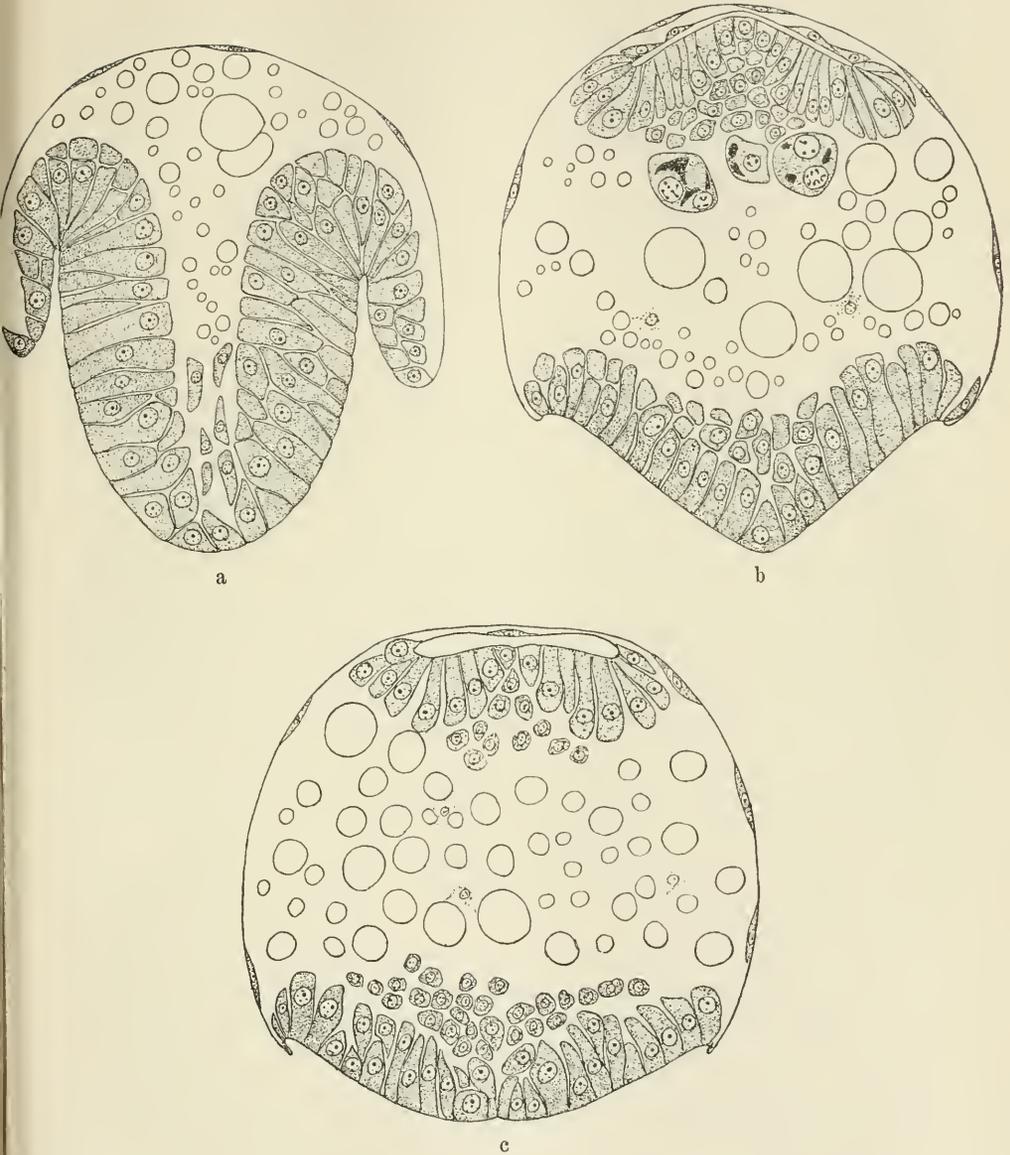


Fig. J.

Querschnittserie durch ein Ei im Stadium des dorsalen Wachstums des Keimstreifs. a durch die Kopfregion. Die Seitenlappen sind von der Amnionfalte noch nicht umwachsen; die Mesodermbildung beginnt. b durch den ventralen Schenkel des Keimstreifs etwas weiter hinten, zugleich durch das Ende des dorsalen Schenkels mit aufliegenden Genitalzellen. Amnion nur dorsal geschlossen. c durch den hintern Teil des Eies.

verletzlichen Häutchen ausgezogen zu werden, das nur hier und da durch einen flachen Kern mit wenigen Chromatinkörnchen und einer geringen Plasmaansammlung linsenförmig aufgetrieben ist. — Die hintere Amnionfalte hat schon den hintern Pol des Eies erreicht, wenn die vordere angelegt wird. Ihre Bildung ist von WEISMANN (l. c., p. 118 f.) beschrieben. Die Schnitte der Serie Fig. J zeigen, wie sich eben die Kopffalte zu beiden Seiten des Kopfes erhebt, während der dorsale Schenkel des Keimstreifs bereits völlig umgewachsen ist, und auf Fig. 14 (Taf. 29) ist auch ventral die Verschmelzung vollzogen.

#### b) Stomodäum und Proctodäum — Entoderm.

Stomodäum und Proctodäum. Durch das ventrale Wachstum der vordern Amnionfalte ist, wie dies WEISMANN beschrieben hat, der mediane Teil des Kopfkeimes von der Dorsalseite abgerollt worden, so daß der Keimstreif nun nur noch bis zum vordern Eipol reicht. In den so entstandenen Spalt zwischen den beiden stark verdickten Seitenplatten hat sich das Hinterende des Keimstreifs eingeschoben, so daß die eigentümlichen Querschnittsbilder entstehen, wie sie Fig. 14 (Taf. 29) zeigt. In der Mittellinie der Bauchseite sehen wir noch die Mesodermbildung (*mes*) in vollem Gang. Von da aus greift das mächtig entwickelte Ectoderm (*kspl*) spangenartig auf die beiden Lateralseiten über, durch die Umknickung an den Rändern die Beteiligung an der Bildung des zunächst noch aus hohen Zellen gebildeten Amnion (*am*) zeigend, das bereits im ganzen Umkreis zum Verschuß gekommen ist. Gegen diese kräftig entwickelten Epithelien erscheint der Querschnitt des dorsalen Schenkels (*dkstr*) nur klein. Dieser hat sich so zwischen den Seitenplatten vorgeschoben, daß nur in zwei eng begrenzten Streifen der Dotter noch bis an die Oberfläche reicht und nur ein schmaler Spalt die Verbindung mit dem zentralen Dotter aufrecht erhält. Nur wenige Zellen deuten noch das Mesoderm (*mes*) an. Dagegen springen 3 Gruppen von Genitalzellen (*gz*) stark in die Augen, die also noch in ihrer alten Position am Ende des Schwanzwulstes verharren, durch dessen Orientierung zum Kopfabschnitt aber den Seitenplatten dieses letztern auf unserer Figur räumlich fast mehr genähert erscheinen als ihrem eigentlichen Substrat.

Gehen wir in einer Querschnittserie dieses Alters noch weiter nach vorn (Fig. Kb), so bemerken wir, wie sich die Amnionhöhle auf der Dorsalseite allmählich erweitert, und da sich außerdem der Querschnitt des Keimstreifs selbst besonders in der Mitte

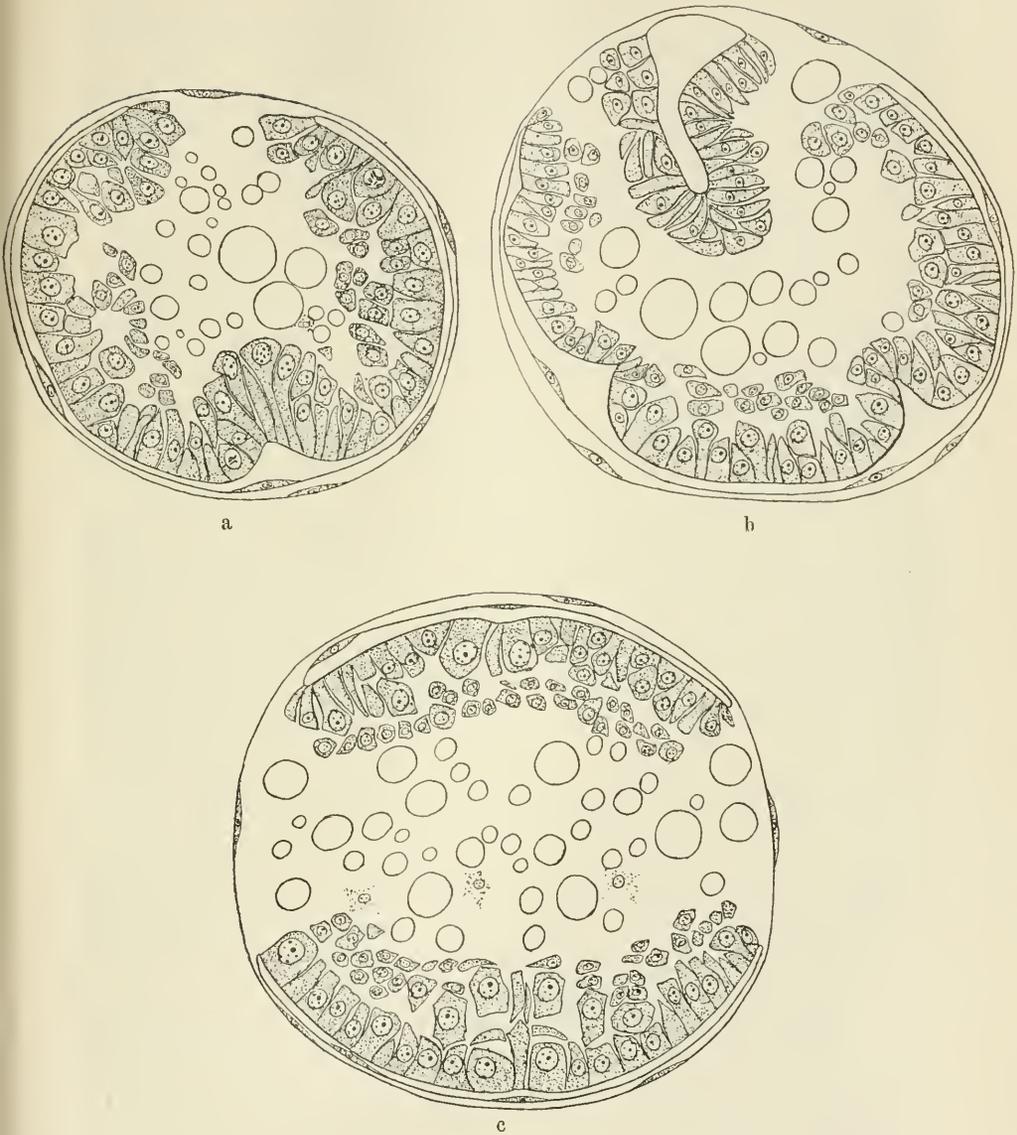


Fig. K.

Querschnittserie durch einen Embryo von *Chironomus riparius*?, der etwa so alt war als der der Fig. 16 (Taf. 29) zugrunde liegende. a Anlage des Stomodäums. b Ventral ist die Gnathalregion, dorsal der in den Dotter versenkte Teil der Amnionhöhle getroffen. c Abdominalregion.

noch verbreitert, so verdrängt er immer mehr den zentralen Dotter und füllt schließlich einen beträchtlichen Teil des Zwischenraums zwischen den beiden Seitenplatten des Kopfes aus. Indem das Längenwachstum des dorsalen Schenkels noch andauerte, wurde er nämlich gezwungen, sich schließlich senkrecht zu seiner bisherigen Richtung hakenförmig in den Dotter einzukrümmen, sein äußerstes Ende ist submers geworden.

Besonders klar erscheinen diese Verhältnisse auf Längsschnitten. Fig. 15 (Taf. 29) läßt die starke Annäherung an die Kopfregion erkennen (der Schnitt ist nicht genau sagittal geführt; die flügelartigen Seitenplatten (*kspl*) sind tangential getroffen). Diese Figur zeigt auch, wie durch die Umbiegung des caudalen Endes die Genitalzellen aus ihrer bisherigen Lage allmählich verdrängt werden: sie werden umwachsen und geraten in den Winkel zwischen dem oberflächlichen und dem submersen Teil des Keimstreifs. Aber auch hier macht ihnen eine neue Organanlage den Platz streitig, das Proctodäum. Dieses entsteht als Aussackung des Ectoderms etwa in der Mitte der submersen Strecke. Hier sieht man, wie Fig. 19 (Taf. 30) zeigt, zuerst eine seichte, später mehr konische Höhlung (*proct*) sich bilden und dementsprechend einen Zapfen von Ectodermzellen in den Dotter hineinwachsen, bei der augenblicklichen Orientierung in der Richtung auf das hintere Ende des Eies zu. Das Lumen des Proctodäums steht also senkrecht auf dem der Amnionhöhle und kann mit letzterer nicht verwechselt werden. Durch das beständige Wachstum dieses Zellenkegels werden die Genitalzellen vorwärts geschoben, zugleich aber auch nach beiden Seiten auseinandergedrängt. Sie bekommen dadurch eine Orientierung zum Darmkanal, wie sie auch noch die spätere Geschlechtsdrüse bewahrt, nämlich zu beiden Seiten des vordern Endes des Proctodäums, da wo dieses in den Mitteldarm übergeht. Wie damit die Geschlechtsanlage paarig geworden ist, veranschaulicht Fig. 16 (Taf. 29).

Etwa gleichzeitig mit dem Enddarm tritt auch das Stomodäum auf. Demselben Präparat wie Fig. 19 ist auch Fig. 21 (Taf. 30) entnommen, die vor allem deutlich zeigt, wie die Vorwölbung fächerförmig angeordneter Zellen, deren Kerne bereits Anzeichen einer lebhaften Tätigkeit tragen, das Mesoderm völlig durchbricht, so daß der Gipfel dieser Vorwölbung durchaus frei von mesodermalen Elementen ist und direkt mit dem Dotter in Berührung steht. Davor und dahinter sind die Zellen des untern Blattes deutlich zu sehen. Es ist

klar, daß solche Bilder von Bedeutung für die Frage nach der Entstehung des Mitteldarmepithels sind (vgl. auch Fig. Ka).

Die hier gegebene Darstellung von der Entstehung des Proctodäums weicht von der WEISMANN'S (112) und RITTER'S (88) erheblich ab. WEISMANN bringt die Bildung der Afteröffnung mit einer Spaltung des Faltenblattes längs der Mittellinie des dorsalen Keimstreifschenkels in Zusammenhang. Nur der verdickte Anfangsteil des Faltenblattes, der also mit dem Hinterende des Keimstreifs in den Dotter hinabgezogen worden ist, soll davon verschont bleiben, um an der Enddarmbildung zu partizipieren, und zwischen ihm und „dem umgeschlagenen Teil der Keimwülste (Rücken des 12. Segments)“ (p. 127) soll sich der After befinden. Ganz abgesehen davon, daß die Angabe von einer Spaltung des Faltenblattes auf einer Täuschung beruht, müßte nach dieser Darstellung der „umgeschlagene Teil der Keimwülste“ die ventrale Wandung des Proctodäums bilden, könnte also nicht zum „Rücken des 12. Segments“ werden. Was aber WEISMANN auf seiner fig. 22, tab. 8 mit *schw'* bezeichnet, ist wahrscheinlich gar nicht mehr Keimstreif, sondern Proctodäum. Wie Fig. 19 und Fig. 20 (Taf. 30) wenigstens für die hier bearbeitete Species beweisen, ist der Keimstreif als solcher nur um  $90^{\circ}$  gegen die Oberfläche des Eies eingestellt; die scheinbare Knickung um  $180^{\circ}$  entsteht erst dadurch, daß sich noch einmal senkrecht auf dieser Basis der Enddarmzapfen erhebt.

RITTER (l. c., p. 418 f.) faßt den Enddarm als eine dorsal vom Amnion begrenzte Rinne auf der Außenseite des eingestülpten Ectoderms auf, die sich von den Seiten her schließen soll, während der mit in die Tiefe gezogene Teil des Amnions „verschwindet“. Es erhellt besonders aus Fig. 20, daß eine solche Auffassung nicht zu Recht besteht, insbesondere das Amnion nie an der Begrenzung des Enddarmlumens beteiligt ist. Der diesem Autor untergelaufene Irrtum wird wohl durch denselben Mangel an glücklich geführten Sagittalschnitten verschuldet sein, der auch in der Embryologie der Musciden in diesem schwierigen Punkt reichliche Verwirrung angerichtet hat. BÜTSCHLI (15) hatte das Enddarmlumen für eine direkte Fortsetzung des Mesodermrohres angesehen. Einen nicht sehr abweichenden Standpunkt nahm VOELTZKOW ein, indem er den Enddarm „durch Auseinanderweichen der Ränder der [Keimstreif-] Rinne und Vertiefung oder Einstülpung in den Dotter“ entstehen ließ (110, p. 161) und ganz ähnlich den Vorderdarm „als Einstülpung vom vordern Teil des Keimstreifs aus und zwar als Vertiefung der Keim-

streifrinne“. Erst GRÄBER (33) hat wenigstens für das Stomodäum richtig erkannt, „daß die Einstülpung und die Abschnürung des Ptychoblasts längst vollzogen ist, bevor das Stomodäum zur Anlage kommt“ (p. 279), und daß dieses nicht „aus einer primären Blastoderminvagination, sondern aus einer sekundären oder ectodermalen Einstülpung“ (ibid.) entsteht, daß es also jedenfalls mit der Mesodermbildung gar nichts zu tun hat; dagegen bleibt er, offenbar wegen der zeitlichen Konkordanz der beiden ganz verschiedenartigen Vorgänge, bezüglich des Proctodäums in dem alten Irrtum befangen, daß es „nur der allmählich sich verbreiternde und sich vertiefende Endteil der Keimstreifrinne ist“ (p. 275).

Auch NOACK (80) spricht von einer rinnenförmigen Bildung, die sich zuletzt auf der Ventralseite schließe (seine fig. 57 f und g). Erst ESCHERICH (24, p. 343) hat erkannt, daß bei allen diesen Forschern eine Verwechslung des Enddarmlumens mit der Amnionhöhle vorliegt, und besonders auf seiner fig. 76, die in diesem Punkt vollkommen meiner Fig. 20 entspricht, und seinem Schema fig. 8 B gezeigt, daß das Proctodäum „eine ziemlich tiefe Einstülpung des Ectoderms“ darstellt „etwas dorsal von dem Punkte, an dem Ectoderm und Amnion ineinander übergehen (fig. 76b)“ (p. 350). Damit ist natürlich auch die Lage des Afters fixiert.

Mit diesen positiven Grundlagen stehen und fallen auch die theoretischen Erörterungen, die besonders KOWALEWSKY (64) und BÜTSCHLI (15) (auch ESCHERICH 24) darauf aufbauten.

Von andern Dipteren ist nur noch *Miastor* (59) daraufhin untersucht: KAHLE bezeichnet das Proctodäum als „Aussackung der Amnionhöhle“. Bezüglich des Stomodäums verweise ich besonders auf seine fig. XVII a, die den Durchbruch durch das Mesoderm illustriert, ganz wie Fig. 21 (Taf. 30) für *Chironomus*.

Entoderm. Es ist hier nicht am Platze, auf die umfangreiche Literatur über die Streitfrage nach dem Ursprung des Entoderms einzugehen, da sich auch in einigen neuern Arbeiten speziell über diesen Gegenstand historische Zusammenstellungen finden (man vgl. besonders NUSBAUM u. FULINSKI 82). Darin stimmen alle neuern Untersucher überein, daß das Mitteldarmepithel in unmittelbarer Nachbarschaft der Proctodäal- und Stomodäaleinstülpung mehr oder weniger gleichzeitig mit diesen in die Erscheinung tritt und daß die beiden so entstandenen „Entodermkeime“ zunächst in zwei ventralen Streifen aufeinanderzuwachsen, um alsbald nach der Verschmelzung

den ganzen Dotter zu umschließen. Gerade für *Chironomus* liegt freilich von RITTER, dem einzigen Autor, der bisher dieses Objekt an Schnitten untersucht hat, eine ganz anders lautende Angabe vor, wonach das Mitteldarmepithel samt Muscularis aus segmentweise angelegten Hypoblastwülsten entsteht, die alsbald zu zwei lateralen Strängen miteinander verschmelzen, aus denen sich die beiden genannten Zellenlagen differenzieren, während die Verbindung mit dem Enddarm durch „vereinzelte Zellen vom Entomesoderm“ hergestellt wird. Da sei nun zunächst hervorgehoben, das *Chironomus* in diesem Punkte keinerlei Ausnahmestellung einnimmt, sondern daß auch hier die Anlage des Mitteldarmepithels bipolar erfolgt.

Über die Frage nach der Herkunft dieser beiden Entodermkeime geben die Figg. 19 u. 22 (Taf. 30) Auskunft. Fig. 19 zeigt das hakenförmig eingekrümmte Ende des Keimstreifs im Längsschnitt. Die Abzweigung des Proctodäumlumens (*proct*) von der Amnionhöhle (*ah*) wurde schon oben kurz besprochen. Die Wandungen beider Hohlräume werden von typischen Ectodermzellen, deren Kern mit großem Nucleolus und zahlreichen Chromatinkörnchen versehen ist, gebildet. Auf der den Genitalzellen (*gz*) zugekehrten Seite keilen sich die Ectodermelemente distal aus, und zwischen ihnen schieben sich langgestreckte, mannigfaltig gestaltete Elemente (*ent*) vor, deren Kerne sich durch zahlreiche, stark gefärbte Chromatinbrocken vor denen der Ectodermzellen auszeichnen. Wenn darin vielleicht auch noch nicht das Anzeichen einer histologischen Differenzierung zu erblicken ist, so weist diese Erscheinung doch zum mindesten auf eine lebhaftige Teilungstätigkeit des Kerns hin. Wir haben also einen Entstehungsherd neuen Zellmaterials vor uns, und dieses gleicht in der spindelförmigen Gestalt und dem dunkel gefärbten Plasma seiner Komponenten dem spätern Mitteldarmepithel. Es dürfen die hier aus dem Verband der Wandungen des Proctodäums austretenden Elemente wohl als Mutterzellen des „Entoderms“ angesehen werden, wenn wir unter diesem Terminus weiter nichts als das Mitteldarmepithel verstehen.

Die entsprechenden Verhältnisse zeigt Fig. 20 für ein Stadium, auf dem das Proctodäum bereits an Ausdehnung bedeutend gewonnen hat, und Fig. 22 für das Stomodäum. Die Mitteldarmanlage hat sich hier schon lamellenartig zwischen Mesoderm und Dotter auf der Ventralseite caudalwärts vorgeschoben. Zwischen Entoderm und ectodermaler Wandung des Stomodäums ist auch hier eine scharfe Grenze durchaus nicht zu ziehen, das fragliche Zellmaterial kann, da auch nicht etwa eine schon vorhandene Anlage oder ein Mesodermkom-

plex mit emporgehoben worden ist, wie schon oben gezeigt wurde, nur von den den Gipfel des vordringenden Stomodäums bildenden Zellen geliefert worden sein. Die strukturellen Merkmale — zahlreiche Chromatinpartikel in den Kernen der aktivierten Sphäre, Auswanderung spindelförmiger Zellen, deren starke Tinktion — bilden eine vollkommene Analogie zu den soeben für das Hinterende aufgezeigten Vorgängen.

Von Bedeutung ist vor allem die Unabhängigkeit der Entodermanlagen vom Mesoderm. In diesem Punkt lassen sich, wenigstens was die positiven Unterlagen anbetrifft, außer KOWALEWSKY (64) und BÜTSCHLI (15) die Angaben über die Muscidenentwicklung von VOELTZKOW (110), GRABER (33) (bei diesem wenigstens zum Teil für das Hinterende), NOACK (80) und selbst ESCHERICH (24) mit der hier vertretenen Auffassung in Übereinstimmung bringen, wenn auch die Deutungen dieser Forscher zu den verschiedensten Resultaten führen, je nachdem sie das Proctodäum mit dem Mesodermrohr in Verbindung bringen oder nicht.

Auch für Cecidomyiden versichert neuerdings KAHLE (59) die „ectodermale“ Entstehung des Mitteldarmepithels. Hält man diese Angaben mit den Befunden bei andern Insecten, wie sie von NUSBAUM u. FULINSKI (82) kritisch zusammengestellt und in verschiedene Typen geordnet worden sind, vergleichend zusammen, so scheint sich daraus zu ergeben, daß der hintere Entodermkeim — ganz analoge Betrachtungen gelten natürlich auch für das Vorderende, wo nur die begleitenden Komplikationen etwas anderer Art sind — aus einer echten Primitivanlage hervorgeht, daß also die zunächst den Boden der Proctodäaleinstülpung bildenden Mutterzellen des hintern Entodermballens nicht erst durch die neuen Lagebeziehungen, in die sie geraten sind, zur Mitteldarmbildung angeregt werden, sondern daß ihnen die prospektive Potenz für ihre physiologische Funktion schon viel früher aufgeprägt worden ist. Sie kam schon in der morphologischen Ausbildung des Schwanzwulstes mit zum Ausdruck, wurde dann allerdings vorübergehend verwischt — nicht so bei den Musciden —, woraus wir aber nicht auf ihre Abwesenheit schließen dürfen.

Im allgemeinen steckt diese Primitivanlage dort, wo die Proctodäaleinstülpung erfolgt. Doch ist ihre Lage innerhalb der Klasse der Insecten offenbar nicht streng definiert, sondern sie kann gegen diesen Punkt mehr oder weniger verschoben sein, besonders kopfwärts. Auch zeitlich ist eine gewisse Variationsamplitude

geblieben: es kann sich zuerst das Entoderm differenzieren und dann erst das Proctodäum sich einsenken, oder es kann zuerst der Enddarm auftreten und dann erst die prospektive Potenz der bisher ruhenden und passiv mitbewegten Entodermanlage ausgelöst werden.

## II. Periode: Zusammenziehung des Keimstreifens — Ausbau der Organsysteme.

Mit den zuletzt geschilderten Vorgängen kommt ein erster Abschnitt der Embryonalentwicklung von *Chironomus* zum Abschluß, der darin gipfelte, daß bei maximaler Streckung des Keimstreifens alle wichtigern Organsysteme als noch unentwickelte, aber scharf definierte Anlage hervortraten. Eine zweite Periode, die sich von dem Moment, wo der Keimstreif sich wieder zusammenzuziehen beginnt, bis zum Ausschlüpfen der jungen Larve erstreckt, ist hauptsächlich dem Ausbau und der weitem Differenzierung der vorhandenen Anlagen gewidmet. Äußerlich ist dieser Zeitabschnitt durch die Verkürzung des Keimstreifens und seinen Rückzug auf die Ventralseite des Eies gekennzeichnet, und damit geht Hand in Hand die Ausgestaltung der äußern Bedeckung. Diese wird durch einen Vorgang eingeleitet, der wohl auch als Ursache der Zusammenziehung der Embryonalanlage in Anspruch genommen werden darf, die Segmentierung.

Für das Studium der an diesen Stadien vor sich gehenden Umwandlungen nach Oberflächenbildern ist *Chironomus* durch WEISMANN'S mehrfach zitierte Untersuchungen über die Entwicklung der Dipteren im Ei (112) als klassisches Objekt bekannt. Auch die mir vorliegenden Species zeigten die fraglichen Verhältnisse bei ihrer ungewöhnlichen Durchsichtigkeit unter dem Mikroskop mit derselben wunderbaren Klarheit. Es war daher leicht, wie für die bisherigen so auch für die folgenden Stadien eine weitgehende Übereinstimmung mit der von WEISMANN bearbeiteten Art festzustellen, so daß auf die dort gegebene Darstellung und die beigelegten Figuren, besonders fig. 18—51, verwiesen werden kann. Auch Totalpräparate, die bei Konservierung mit der den Dotter durch Schwärzung scharf hervorhebenden HERMANN'Schen Lösung noch nicht einmal gefärbt zu sein brauchen, eignen sich ausgezeichnet zur Nachprüfung.

## a) Ectodermale Bildungen.

Hypodermis. Das Ectoderm geht aus den bei Schilderung der Mesodermbildung erwähnten Seitenplatten hervor, die sich über den einwandernden Hypoblastelementen in der Mediane zusammenschließen. Nachdem die seitlichen Teile auch noch zur Bildung der innern Hülle beigetragen haben und nachdem das sogleich zu beschreibende Nervensystem abgegliedert ist, hat das übrigbleibende Epithel keine andere Aufgabe mehr zu erfüllen, als die äußere Körperbedeckung zu liefern und eine schützende Chitinhülle auszuschleiden. Zunächst noch ein hohes Epithel (Taf. 29 Fig. 16), dessen Zellkerne durch den voluminösen Nucleolus ausgezeichnet sind, plattet es sich in dem Maße mehr und mehr ab, als es die Eiperipherie umspannt, und liefert so die typische flachzellige Hypodermis, die als dünnes Häutchen den Körper umfaßt, auf dem Querschnitt in einen dorsalen, einen ventralen und zwei laterale Abschnitte geteilt durch die starken transversalen Muskeln, die an ihrer Anheftungsstelle die Hypodermis flach trichterförmig eingezogen haben. Auf analoge Weise kommt die äußere, allerdings durch innere Vorgänge längst vorbereitete Segmentierung zustande, indem sich die für die S-förmigen Krümmungen der Larve beim Schwimmen die Hauptrolle spielenden ventralen Längsmuskeln an einer Zelle des Ectoderms anheften, die dadurch spindelförmig gestreckt und deren Spitze in den schmalen Spalt zwischen zwei benachbarten Ganglienknotten hineingezogen wird (Taf. 30 Fig. 24 *vlm*).

Als besondere Differenzierung des Ectoderms seien noch die hypodermalen Bestandteile der vordern und hintern Afterfüße kurz erwähnt, die sich, wie schon WEISMANN berichtet, als Querfalten auf der Ventralseite des 1. Thoracal- bzw. 9. Abdominalsegments anlegen. Die krallenförmig gebogenen Chitinborsten, die in einer apicalen, napfförmigen Vertiefung einer jeden Extremität sitzen und dem Tier beim Umherklettern zwischen verfaulenden Pflanzenteilen und zum Festhalten in seinem aus Speicheldrüsensecret gesponnenen Gehäuse vorzügliche Dienste leisten, entstehen durch Umwandlung eines lang ausgezogenen Plasmafadens. Fig. 27 (Taf. 30) zeigt einen der beiden Näpfe des auf gemeinsamer Querfalte angelegten Extremitätenpaares. Die kranzartig angeordneten, die terminale Höhlung begrenzenden Hypodermiszellen sind auf der dem Leib anliegenden Seite abgeplattet, auf der gegenüberliegenden Seite jedoch aus kolbig verdicktem Grunde weit in das Lumen hinein ausgezogen;

diese fädig ausgezogenen Teile zeigen noch das Aussehen des lebenden Protoplasmas und besitzen auf diesem Stadium — der Schnitt ist einem Embryo entnommen, bei dem der Rückenschluß noch nicht vollzogen war — noch keinen chitinösen Charakter.

Die spärlichen Tracheen, die der ausgewachsenen Larve zukommen, werden erst während des larvalen Daseins angelegt.

**Nervensystem.** Das Auftreten des Nervensystems ist eng mit dem der Segmentierung verknüpft, schreitet auch wie diese von vorn nach hinten fort. Ein Längsschnitt durch einen Keimstreif, an dem sich soeben die 3 Gnathalsegmente oberflächlich herauszumodellieren beginnen, lehrt, daß schon einige wenige Nervenzellen in den 3 äußerlich noch nicht hervortretenden Thoracalsegmenten sich zusammenballen, während im Abdomen die Neuroblasten sich erst differenzieren. Als solche deute ich die großkernigen Zellen, die aus dem Winkel zwischen Ectoderm und Mittelstrang herkommen. Zur Erläuterung der strengen Symmetrie, die in der Anordnung dieser Zellen und ihrer Derivate herrscht, diene Fig. 16 (Taf. 29) (vgl. auch Fig. Kc). Auf der Ventralseite hat der Schnitt das 1. Maxillarsegment getroffen, dessen Extremität sich, wie besonders die rechte Seite zeigt, eben abzufalten begann ( $mx_1$ ). In der Mitte zeigt sich als flache Rinne die Primitivfurche (*neur*). Ihr Boden wird von einer einzigen Zelle gebildet, die sich, eingengt durch ihre Nachbarschaft, nach dem Dotter zu verjüngt, um sich dann wieder fächerartig auszubreiten (*mstr*). Die Hypodermis ist von ziemlich gleichmäßiger Beschaffenheit, nur die Wände der Neuralrinne werden durch 2 größere, sich an den Mittelstrang anlehrende Zellen gebildet. Rechts und links von letzterem fallen 2 nach der Oberfläche zu keilförmig zulaufende, ansehnliche Zellen mit großem Kern und zahlreichen Chromatinkörnchen auf, die Neuroblasten (*nbl*), die bereits eine Gruppe von Ganglienzellen abgegeben haben. Unter diesen sind rechts einige, deren Plasma nur sehr schwach färbbar und deren Chromatin in 2 unregelmäßig konturierten Klumpen zusammengeballt ist. Es sind dies ähnliche Zeichen der Degeneration, wie wir ihnen schon öfters bei Massenproduktion von neuem Baumaterial begegneten. — Man darf wohl annehmen, daß auch diese Trümmer als „Paracyten“ in den Dotter ausgestoßen werden. — Auch vereinzelte normale Mitosen habe ich in schon weitherangewachsenen Ganglien gefunden (Fig. 17, Taf. 29), so daß also bei *Chironomus* die primitiven Ganglienzellen die Teilungsfähig-

keit nicht völlig eingebüßt haben, wie HEYMONS (51, p. 35) für Orthopteren angibt.

Das Resultat des lebhaften Vermehrungsprozesses sind die umfangreichen Nervenknotten der Bauchganglienkeite, die sich in den Abdominalsegmenten fast bis zur Berührung nähern. Das 12. Segment zeigt Reduktion und frühe Verschmelzung nach dem 11. Segment (Taf. 30 Fig. 24). Querschnitte (Taf. 29 Fig. 17) zeigen, wie die große Zahl kleiner unregelmäßig gestalteter und nur an der Peripherie zu einem undentlichen Epithel geordneter Ganglienzellen etwas dorsal von der Mitte jederseits eine fast kuglige Masse von Punktsubstanz produziert hat; auf dem vorliegenden Schnitt ist auch eine Quercommissur getroffen und die Anlage eines Seitennerven, die sich schon in der schnabelförmigen Verlängerung des Ganglions nach seitwärts kundgibt. Aber auch von der Nervensubstanz zieht ein feiner Strang nach dieser Richtung, der da, wo er das Ganglion verläßt, in eine zarte, spindelförmige Zelle übergeht. An dem neurogenen Charakter dieser Zelle kann wohl kein Zweifel sein. Auch auf der rechten Seite sieht man eine Reihe solcher Elemente nach einer Muskelansatzstelle hinziehen. Die Verfolgung dieser Gebilde ist durch die Kleinheit des Objekts sehr erschwert.

Von weitem ectodermalen Bildungen seien nur noch **Vorder- und Enddarm** kurz erwähnt. Ihre Entstehung wurde oben beschrieben. Das Stomodäum streckt sich, während sich die Gnathalsegmente zur Konstitnierung des Kopfes stark zusammenschieben, rasch in die Länge und ist mit seinem blinden Ende schon im 1. Thoracalsegment angelangt, wenn die beiden letzten Hinterleibsringe die Dorsalseite noch nicht verlassen haben, und an der Grenze des 3. Thoracalsegments, wenn der Rückenschluß eben am Hinterende beginnt. So entsteht der lange, schon am lebenden Objekt wahrnehmbare Ösophagus.

Langsamer wächst das Proctodäum. Während sich der Keimstreif verkürzt, überschreitet es kaum die Grenze des 9. Abdominalsegments. Erst wenn der After am hintern Eipol angelangt ist, findet er Platz für weiteres Wachstum, das ihn bald bis in das 6. Segment fördert. Hier erfolgt auch die Anlage der MALPIGHI'schen Gefäße, die, 4 an der Zahl, nicht einer Ausstülpung des Lumens ihre Entstehung verdanken, sondern vom Epithel auswachsen, wie Fig. 17 (Taf. 29) zeigt. Der Schnitt hat nur 2 MALPIGHI'sche Gefäße an der Basis getroffen, zu dem 3. gehören noch die tangential ange-

geschnittenen Zellen, die sich links über die Gonade hinziehen, und das 4. ist nur quer getroffen. Diese Querschnitte zeigen regelmäßig einen Aufbau aus 3 Zellen. Die relative Chromatinarmut der Kerne — relativ zu spätern Stadien, wo ein dichter Chromatinknäuel stark hervortritt — und das Fehlen eines zentralen Kanals lassen vermuten, daß sie während der Embryonalperiode noch keine Funktion ausüben.

Von großer Wichtigkeit ist die durch das Auswachsen des Proctodäums bewirkte **Verschiebung der Gonaden** in das 6. Leibessegment, wo sie während des ganzen Larvenlebens an der Grenze des Enddarmes gegen den Mitteldarm liegen bleiben, soweit sie nicht infolge ihrer Größenzunahme in andere Segmente übergreifen. Diesen bei Objekten mit weniger scharf charakterisierten Geschlechtscellen so große Schwierigkeiten bietenden Vorgang der „Wanderung“ veranschaulicht Fig. 23 (Taf. 30), ein etwas seitlich geführter Längsschnitt durch den hintern Teil einer Embryonalanlage, die eben in Zusammenziehung begriffen ist. Die beiden 4kernigen Geschlechtssyncytien, deren Entstehung im 3. Abschnitt beschrieben werden soll, haben sich schon zur Bildung der Gonade aneinandergelegt und sich mit mesodermalen Hüllzellen (*epz*) umgeben. Sie liegen unmittelbar vor dem Ende des Proctodäums in enger Berührung mit dem Entodermstreifen, der seitlich von dem transversal getroffenen Enddarm bereits bis zur Verschmelzung mit der vordern Mitteldarmanlage den Keimstreifen entlang gewachsen ist (siehe unter c). Während die Genitalzellen hier etwa das 8. Abdominalsegment passieren, sehen wir sie auf Fig. 24 etwa im 7. liegen. Der Keimstreifen hat sich hier wieder vollkommen auf die Ventralseite zurückgezogen, am Hinterende ist die Anlage der hintern Afterfüße sichtbar. Dorsal davon hat bereits die Rückenbildung des 9. Segments begonnen.

Der Ortswechsel der Genitalanlage ist bei *Chironomus* ebenso wie bei Cecidomyiden (59), wo sie, in 2 Längsreihen angeordnet, immer im Mesoderm „vom 14. ins 11. Segment“<sup>1)</sup> rücken, infolge ihrer relativen Größe viel weniger auffallend als bei andern Objekten. Bei *Forficula* werden nach HEYMONS (51) die zuerst ventral vom Proctodäum im 10. und 11. Abdominalsegment liegenden Genitalzellen durch das Wachstum des Enddarmes in den 9. Hinterleibsring ge-

1) Aus KAHLE's fig. 29 geht hervor, daß sein 11. Segment nach Abzug des von ihm offenbar als 1. Segment gezählten präoralen Kopfabschnitts, des Subösophagealsegments und dreier Thoracalsegmente dem von mir als 6. Abdominalsegment bezeichneten Leibesring entspricht.

drängt, von wo sie in engem Anschluß an das Mesoderm oder frei durch den Dotter aktiv in das 7. und 6. Segment wandern sollen. LÉCAILLON sagt (69) von den Genitalzellen der Chrysomeliden: „On les trouve, avant leur pénétration dans les cavités coelomiques, dans la région postérieure de la bande germinative, plus ou moins mélangées aux cellules mésodermiques, placées entre la couche mésodermique et le vitellus, quelquefois même entrées entre les segments avoisinant la région postérieure de la bande germinative.“ — Große Aufmerksamkeit haben auch HIRSCHLER (56) und HEGNER (45) diesem Vorgang gewidmet. Nach ersterem findet bei *Donacia* die Wanderung nur bis zum 10. Segment zwischen Mesoderm und Dotter statt, von da ab im Mesoderm selbst und zwar in allen Gegenden der Cölo dividertikel. Noch vor Beginn der Mesodermbildung verlagern sich die Genitalzellen von *Endromis* (SCHWANGART 100) aktiv und anfänglich an der Oberfläche des Dotters, wobei sie in mehrere Gruppen zerfallen. Ein Eindringen in die Cölo m wandungen findet hier nicht mehr statt, da das Cölo m stark reduziert ist. — NOACK (80) verlor die Polzellen von *Musca* im Entoderm. Die Abbildungen, die HEGNER (45) für *Calligrapha* gibt, zeigen die Keimzellen bald zwischen Dotter und Mesoderm entlang gleiten, bald in letztem zerstreut; ihre amöboiden Fortsätze haben sie verloren, die Locomotion geschieht wahrscheinlich auch hier passiv durch den Druck der Gewebe. — Auch PETRUNKEWITSCH (87) betont die Wanderung der Genitalzellen beim Eintritt in die Cölo m röhren bei *Apis*.

Wie die Zugbahnen der Genitalzellen, so variabel scheint auch der Ort der paarigen Gruppierung zu sein, die nach GRIMM (37) schon auf dem Schwanzwulst, bei *Calligrapha* nach HEGNER (45) in den beiden letzten Segmenten, bei *Donacia* nach HIRSCHLER (56) im 10. Abdominalsegment, bei Orthopteren (HEYMONS 51), *Tenebrio* (SALING 92) und Lepidopteren (SCHWANGART 100) weiter vorn erfolgt.

#### b) Mesodermale Bildungen.

Als besonders auffällig am Mesoderm von *Chironomus* wurde oben das völlige Fehlen des Cölo ms bezeichnet. Daß trotzdem der Mesodermkomplex eines Segments den Cölo m wandungen der übrigen Insecten durchaus gleichwertig ist, beweist die Entfaltung dieses Komplexes, deren Resultat mit dem bei dem Gros der Insecten konstatierten Verhalten völlig übereinstimmt. Das geht aus den Figg.

17 u. 18 (Taf. 29) hervor. Letztere stellt einen Querschnitt durch das Abdomen auf der Höhe des Mitteldarmes, erstere durch das 6. Abdominalsegment dar. Der Keimstreif ist im Begriff, den Dotter seitlich zu umwachsen, Nervensystem (*glz*, *psbst*) und Mitteldarmepithel (*ent*) gehen der Vollendung entgegen. Zu diesem ist der splanchnische Teil des Mesoderms (*splm*) als Muscularis in Beziehung getreten. Muskulatur hat vorwiegend auch das parietale Blatt geliefert. Besonders früh differenzieren sich die physiologisch so wichtigen ventralen Längsmuskeln (*vlm*). Auf Längsschnitten (Fig. 24) sehen wir sie bogenförmig die seitlichen Zipfel der Ganglien überspannen. Sie setzen sich zunächst aus nur 9—12 langgestreckten Zellen zusammen, die sich eng aneinanderschmiegen und an den Enden jedesmal an den intersegmentalen Apophysen inserieren. Der Raum zwischen diesen ventralen Längsmuskeln und der Muscularis des Mitteldarmes ist als Epineuralsinus aufzufassen. Im Querschnitt sehen wir die längs verlaufende Bauchmuskulatur auch auf Fig. 17 u. 18 (*vlm*).

Lateral kommt vor allem die mächtige Transversalmuskulatur (*trm*) zur Ausbildung, indem sich eine Anzahl von Zellen zur Bildung eines band- oder spindelförmigen Ganzen schräg aneinanderreihen, und der mächtige Fettkörper (*fk*), der die Aufgabe hat, die noch unverdauten und auch nicht in den Intestinaltractus aufgenommenen Dotterreste einzuschließen und wahrscheinlich auch zu digerieren. Während die in dieses Organ aufgenommenen Dotterkugeln ihre scharfe Begrenzung allmählich verlieren, bläht sich das Plasma von Reservestoffen gewaltig auf, so daß es nur noch schwach färbbar ist und der blasse Kern fast verschwindet. — An der bei der Umwachsung des Dotters vorangehenden Kante des Mesoderms differenzieren sich die Cardioblasten (Fig. 17 *cbl*). Die Bildung des Herzens aus 2 im Querschnitt halbmondförmigen Zellen beginnt am hintern Ende und schreitet nach vorn fort. Am hintern Ende ist auch das Lumen bedeutend weiter als in der Mitte. — Blutzellen fehlen [CÉNONOT (19), p. 372, 386].

Ein besonderes Gepräge erhält das Mesoderm auf dem Schnitt Fig. 17 durch die Anwesenheit der Geschlechtsdrüse (*kdr*), die sich zwischen Muscularis des Proctodäums (*proct*) und Fettkörper (*fk*) eingedrängt hat. Von der mesodermalen Hülle (*epz*), mit der sie bereits versehen ist, soll weiter unten noch einmal die Rede sein. — Auch ist bereits ein dorsales Filament angelegt, das die Befestigung der Gonade an der Hypodermis zu besorgen hat. Eine Geschlechtsleiste ist in den übrigen Abdominalsegmenten nicht vorhanden.

### c) Entodermale Bildungen.

Nachdem die beiden Entodermkeime wie oben beschrieben angelegt sind, wachsen sie in zwei lateralen Strängen, die zunächst noch sehr schmal sind — sie zählen nur 3—5 Zellen in der Breite — aufeinander zu, wobei sie sich dicht an die splanchnische Muskulatur anlegen. Durch die dunklere Färbung ihres Plasmas sind sie gut charakterisiert. Der voluminöse Kern enthält einen blassen Nucleolus und hantelförmige Gebilde ähnlich denen in den Genitalzellen während ihrer Ruheperiode.

Durch seitliche Ausbreitung des Epithels samt seiner Muskulatur um den Dotter entstehen die aus der Insectenliteratur zur Genüge bekannten Bilder. Doch wird bei dieser Umwachsung nicht der gesamte noch zur Verfügung stehende Dotter in den Darmkanal aufgenommen. Nach Abtrennung der splanchnischen Muskulatur von dem übrigen Mesoderm ist vielmehr ein Teil des embryonalen Nahrungsstoffes allenthalben in den Epineuralsinus eingedrungen. Es tritt uns dieser Dotter am lebenden Objekt als ein medianer und zwei laterale Dotterstreifen entgegen. Letztere werden vom Fettkörper absorbiert, des erstern aber bemächtigen sich die Vitellophagen, die jede Dotteransammlung als dünnes Häutchen umspannen. Wir sehen auf Fig. 17 (*d'*) ventral vom Proctodäum einen solchen Streifen halbverdauten Dotters quer getroffen.

Es ist bemerkenswert, daß eine solche Zusammenfassung auch der Teil des Dotters erfährt, der in den Mitteldarm aufgenommen werden soll. Es kommt hier also zu einer provisorischen Mitteldarmepithelbildung durch Dotterzellen in ganz ähnlicher Weise, wie es durch KAHLE für Cecidomyiden festgestellt ist. Übergänge zwischen Dotterzellen und Entodermzellen, die auf eine Teilnahme von Dotterzellen am Aufbau des Mitteldarmepithels schließen ließen, wie SCHWANGART (101) es für Lepidopteren angibt, habe ich jedoch nie beobachtet.

### III. Bildung der Keimdrüse.

Die letzte Teilung, die sich in den Urogenitalzellen abspielte, erstreckte sich nur auf die Kerne, so daß 8 zweikernige Zellen entstanden, die als solche auch ihre Wanderung in das Innere des Embryo antraten, ohne dabei zunächst in nähern Konnex zueinander zu treten und offenbar nur durch die gleichsinnige Beeinflussung seitens ihrer Umgebung in dieselben Bahnen gelenkt wurden. Kurz

bevor sie jedoch durch das vordrängende Proctodäum und das Wachstum des hintern Entodermkeimes in zwei Gruppen zur Seite geschoben werden und in engere Beziehung zu ihrem neuen Substrat, dem Mesoderm, treten, schließen sich je 2 zweikernige Zellen so innig aneinander an, daß jede Grenze zwischen ihnen verschwindet. Es sind durch Fusion Syncytien mit je 4 Kernen in gemeinsamer plasmatischer Grundmasse entstanden, wie sie schon BALBIANI (4) auf seiner fig. 24 abbildet (auch die Figg. 15—20, Taf. 29 u. 30, zeigen solche Syncytien, von deren 4 Kernen nur 3 bzw. 2 in der Schnittebene liegen). Das Keimbahnplasma verhält sich bei diesem Verschmelzungsprozeß vollkommen passiv und liegt zu einer größern Masse vereint oder in kleinern Portionen verteilt an verschiedenen Stellen des Plasmaleibes. — Die beiden Syncytien jeder Seite legen sich auch wieder aneinander, wobei sie sich abplatten und wodurch sie einen Komplex von bauchiger Gestalt bilden. Die Grenze zwischen ihnen bleibt erhalten und markiert sich an der Peripherie durch eine äquatorial herum laufende Ringfurche (Fig. 17, Taf. 29; 23, 25, Taf. 30). Es kommt auch vor, daß alle 8 Kerne in einer gemeinsamen Plasmamasse eingebettet sind. Das ist z. B. bei Fig. 24 der Fall. Der dieser Abbildung zugrunde liegende Embryo wies noch insofern eine Anomalie auf, als auf der andern Seite die Zahl der Kerne 12 betrug.

Während dieser Formation der Keimdrüse beginnt sich diese auch mit einer mesodermalen Epithelhülle zu umgeben. Indem die Propagationzellen in den Winkel zwischen dorsalem und submersem Teil des Keimstreifs eingeschlossen wurden, kamen sie etwa an das Ende des Mesodermstreifens zu liegen. Von hier treten einige Mesodermzellen an die Gonade heran, um sich mit der Längsseite an deren Peripherie zu legen, während ihre Enden sich aneinanderheften (Taf. 29 Fig. 14 und 15). Auf Fig. 16 (Taf. 29) sehen wir auf beiden Seiten einige Zellen (*epz*) vom Mesoderm sich loslösen, und auf den Figg. 17 (Taf. 29), 23, 24 (Taf. 30) haben sie die Geschlechtszellen schon hüllenartig umschlossen.

Es ist bemerkenswert, daß sich diese formative Kraft der Genitalzellen schon geltend macht, wenn sie noch am Ende des hakenförmig umgebogenen Keimstreifs liegen; denn mit der Gonade wird bei der nun erfolgenden Verschiebung auch das Epithel fortbewegt. Dieses ist also im 6. Abdominalsegment nicht autochthon, sondern stammt vom caudalen Ende des Mesodermstreifens aus der zufälligen Nachbarschaft der Propagationselemente im vorproctodäalen Stadium.

Die junge Gonade samt ihrem Epithel zeigen die Figg. 17 (Taf. 29),

23 und 25 (Taf. 30). In der jungen Larve ist die Geschlechtsdrüse beiderseits an einem Suspensorium aufgehängt, glashellen Fäden, von denen der vordere am Vorderrande des 6., der hintere am Darm im 7. Abdominalsegment inseriert, wobei aber der Gonade noch eine beträchtliche Bewegungsfreiheit bleibt. Ähnlich lautet die Angabe von JAWOROWSKI (57), während BALBIANI (4) eine Anheftung im Thorax oder am Rückengefäß vermutet; nach SCHNEIDER (96, 98, 99) sollte die Genitaldrüse überhaupt aus einer „Faser der Herzmuskulatur“ hervorgehen. Für *Musca* gibt WEISMANN (114) an, die Geschlechtsdrüsen seien „mit feinen Fädchen an die benachbarten Fettzellen angeheftet“, bei *Corethra* konstatiert derselbe Forscher (115) eine Befestigung am Vorderrand des 9. (einschließlich der 3 Thoracalsegmente) bzw. Ende des 10. Segments.

Einige Zeit nach dem Ausschlüpfen machen sich die ersten Geschlechtsunterschiede an der Gonade bemerkbar, indem, wie dies schon BALBIANI (4) angibt, die Hoden sich durch spindelförmige Gestalt und eine größere Zahl von kleinern sehr plasmaarmen Zellen vor den gedrungeneren Ovarien auszeichnen. Eine Geschlechtsdifferenzierung ist also wohl schon im Ei vorhanden, obwohl sie hier noch nicht mit Sicherheit erkennbar ist. Auch bei *Corethra* hat WEISMANN (115) an den jungen Larven noch keinen Geschlechtsunterschied feststellen können, während er für *Musca* (114) das Vorhandensein der Geschlechtsdifferenz im Ei behauptet.

Über die weitere Entwicklung der Geschlechtsorgane habe ich keine Untersuchung angestellt. Die kurzen Angaben über die Ovarien von GRIMM (37, 38), JAWOROWSKI (57, 58) und SCHNEIDER (96) stimmen jedoch insbesondere betreffs des Verhältnisses zwischen Eizellen, Nährzellen und Epithelzellen weder untereinander noch mit den Angaben von WEISMANN über *Musca* (114), LÉCAILLON über *Culex* (68) oder KAHLE über *Miastor* (59) überein.

#### **Anhang: Bemerkungen zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Tanypus*.**

Zum Schluß sei noch eine kurze Bemerkung über das Auftreten von Polzellen bei der *Chironomus* sehr nahe stehenden Gattung *Tanypus* gestattet. Die Eier dieses Insects finden sich noch weit häufiger als die von *Chironomus* und übertreffen letztere um ein geringes an Größe. Auch sie werden von den Weibchen, die häufig im Herbst von Pilzen befallen über ihrem Gelege enden, auf im Wasser flottierende Gegenstände in Gestalt eines fast halbkugligen

Gallertklumpens von ca. 3 mm Länge und 2 mm Breite abgelegt. In dieser Gallerte sind die Eier, etwa 400 an der Zahl, in ähnlicher, aber nicht so zierlicher Weise wie bei *Chironomus* in ungefähr 20 an der Unterseite des Geleges umkehrenden Reihen hintereinander angeordnet, mit dem Kopfpol nach innen geneigt, den Schwanzpol nach außen gekehrt. Ein Zentralfaden fehlt. Auch ist durch die dunklere, graubraune Farbe des feinkörnigern Dotters eine Verwechslung mit *Chironomus* ausgeschlossen.

Die trübe Beschaffenheit des Protoplasmas im Verein mit der des Dotters läßt das Ei von *Tanytus* viel weniger zu Untersuchungen *in vivo* geeignet erscheinen als das von *Chironomus*. Immerhin lehrt schon die Beobachtung des lebenden Objekts weitgehende Übereinstimmungen zwischen beiden Gattungen, denen freilich auch einige Besonderheiten gegenüberstehen. Wie bei *Chironomus* dokumentieren sich die ersten Entwicklungsvorgänge in einer Zusammenziehung des Eiinhaltes. Als bald rücken in das Keimhautblastem helle kuglige Kerne ein, deren Teilungen zur Bildung des Blastoderms führen. Noch vor deren Vollendung aber sieht man am spitzen Ende des Eies in dem schmalen spaltförmigen Polraum 8 Polzellen liegen, die freilich wegen ihrer im Vergleich zur Größe des ganzen Eikörpers geringern Dimensionen nicht so in die Augen fallen wie bei *Chironomus*. Nach Fertigstellung des Blastoderms und der damit verbundenen Ausdehnung des Eies und nach Verschwinden der Polzellen hebt auch hier die Bildung des Keimstreifs mit dem Auftreten eines ebenfalls relativ kleinern Schwanzwulstes auf der Dorsalseite am hintern Pol des Eies an. Zugleich aber tritt noch ein anderes Gebilde auffallend hervor, eine tiefe Querfurche, die etwa um ein Drittel der Eilänge vom vordern Pol entfernt, über die ganze, durch ihre schwächere Konvexität ausgezeichnete Ventralseite hinzieht, auf beiden Seiten allmählich verstreicht und die Rückenseite völlig unberührt läßt. Diese Querfurche bleibt noch erhalten, wenn der Keimstreif der Dorsalseite entlang wächst bis fast zur Berührung mit dem Kopfteil. Man wird hier sofort an die mehrfach beschriebene und der Deutung so große Schwierigkeiten bereitende „Kopffalte“ des *Musca*-Eies erinnert [WEISMANN (112), GRABER (33), VOELTZKOW (110), NOACK (80)], wie denn auch *Tanytus* hinsichtlich der feinkörnigen Beschaffenheit des Dotters, der Größenverhältnisse des Keimstreifs und der Polzellen etc. nach der Seite der Musciden hinüberneigt. Doch vermag ich über etwaige Homologien nichts Bestimmtes auszusagen.

Die Keimhüllenbildung und die hakenförmige Einkrümmung des hintern Keimstreifenendes in den Dotter stimmt mit den für *Chironomus* geschilderten Vorgängen überein. Über die Ausbildung des Kopfes sei nur bemerkt, daß die Mundextremitäten nicht so weit äquatorialwärts entstehen wie bei *Chironomus*, sondern von vorn herein an einer ihrer definitiven Lage genäherten Stelle angelegt werden.

Segmentierung und Zusammenziehung des Keimstreifs entsprechen den oben festgestellten Verhältnissen. Eine korkzieherförmige Aufwindung der Larve kurz vor dem Ausschlüpfen erfolgt nicht, sondern das Chorion gibt infolge seiner größern Elastizität der Streckung der Larve nach. Diese unterscheidet sich von der *Chironomus*-Larve durch ihren spitzern Kopf, die retractilen Antennen [THIENEMANN (107)], das ungefärbte Blut und den Bau der abdominalen Atemanhänge. Ventrale Atemschläuche fehlen; die präanaln Borstentinsel sitzen auf spitzen, fast dreieckigen Anhängen des letzten Segments. Am Habitus der Larve fällt die schon früh markierte Sonderstellung der drei Thoracalsegmente auf.

Das Schicksal der Elemente der Keimbahn zeigt nun die größte Übereinstimmung mit den für *Chironomus* geschilderten Verhältnissen. Es wurde schon oben erwähnt, daß sich auch hier 8 Polzellen vorfinden. Von den beiden untersuchten, nicht näher bestimmten Arten zeigte nun die eine nur einen, die andere aber je 4 Kerne in einem im letztern Fall entsprechend umfangreichern, kugligen Plasmaleib; als dessen Charakteristikum ist besonders ein auch hier während der ganzen Embryonalperiode nachweisbarer, durch stärkere Färbbarkeit ausgezeichneter, meist als kuglige Masse der Kernmembran dicht angeschmiegtter Bestandteil zu erwähnen, der seinem ganzen Verhalten nach wohl ohne weiteres dem oben eingehender behandelten Keimbahnplasma gleichgesetzt werden darf.

Die Kerne der Geschlechtszellen unterscheiden sich von den somatischen wiederum durch ihre beträchtlichere Größe und den reichern Gehalt an Chromatin, das in Gestalt dicker Körner auf einem wenig färbbaren Gerüst suspendiert ist.

Bei der erstgenannten Species sind die Polzellen zur Zeit der beginnenden Rückwanderung in das Blastoderm ein wenig mehr dorsalwärts verschoben, als das bei *Chironomus* der Fall ist; auch steckt zuweilen noch eine einzelne Geschlechtszelle zwischen den Zellen des Schwanzwulstes, wenn die übrigen schon den der Fig. 12 (Taf. 28) entsprechenden Zustand herbeigeführt haben — wiederum ein An-

klang an das bei Musciden beobachtete Verhalten, wo die Genitalzellen dem Schwanzwulst noch zur Zeit seiner vollen Ausbildung von außen aufliegen.

Das Hinaufrücken der Genitalzellen mit dem wachsenden Keimstreif auf die Dorsalseite des Eies nach dem Kopfende zu und ihre Lage in dem Winkel des hakenförmig eingekrümmten Keimstreifenendes, ihre Sonderung in zwei Gruppen und ihr Zusammentritt zur Gonade zu beiden Seiten des blindgeschlossenen Proctodäums im 6. Abdominalsegment bieten keine Besonderheiten. Von der mit vierkernigen Polzellen ausgestatteten Species sei nur noch erwähnt, daß sich hier unter den durch das Blastoderm wieder eindringenden Genitalelementen eine umfangreiche Plasmaansammlung mit zahlreichen Kernen findet, eine Tatsache, die durchaus an KAHLE'S für *Miastor* gegebene Darstellung erinnert. Die Berechtigung einer Deutung dieser Erscheinung im Sinne einer Gastrulation wurde schon oben (S. 568 f.) erörtert. Der Umstand, daß sich diese zellige Ansammlung gerade bei der die außerordentlich umfangreichen, in breiter Front vordringenden Polzellen aufweisenden Species von *Tanyptus* findet, erweckt auch hier den Eindruck, daß dieser Vorgang mechanisch bedingt sei und wohl nur mit größter Vorsicht als Grundlage für phylogenetische Spekulationen verwendet werden darf.

### Schluß. Über frühe Differenzierung der Geschlechtsorgane.

Es war die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, das Schicksal der Polzellen aufzuklären, und es hat sich ergeben, daß die schon von BALBIANI, v. GRIMM und RITTER aufgestellte Behauptung zu Recht besteht, daß nämlich die Polzellen in der Tat die Urgeschlechtszellen sind. Derselbe Nachweis ist von METSCHNIKOW und KAHLE für die Cecidomyiden, von LÉCAILLON, HIRSCHLER und HEGNER für einige Coleopteren, von SILVESTRI für Hymenopteren geführt worden. Die Zahl der in diesem Sinn mit Erfolg bearbeiteten Insecten ist aber gering im Vergleich zu den Arten, bei denen überhaupt Zellen beobachtet worden sind, die auf sehr früher Entwicklungsstufe am hintern Ende aus dem Ei austreten, um nach Vermehrung auf eine bestimmte Zahl in das währenddessen in der Entwicklung mehr oder weniger vorgeschrittene Ei wieder aufgenommen zu werden. Die Übereinstimmung dieser Gebilde mit den Polzellen einer der oben genannten Formen, die überdies untereinander in gutem Einklang stehen, ist zuweilen so groß — ich erinnere nur an NOACK'S

Angaben über *Musca*, wo der Nachweis des sexuellen Charakters der Polzellen nicht geliefert werden konnte —, daß wir nicht anstehen dürfen, auch sie für Polzellen zu erklären. Es steht einem Analogieschluß nichts im Wege, daß den durch gleiche Eigenschaften der Gestalt und Größe, der Struktur und Lage, der Entstehung und des Verhaltens definierten Polzellen der noch nicht daraufhin untersuchten, aber mit den oben angeführten nahe verwandten Insecten auch die gleiche prospektive Bedeutung zukomme, nämlich die der Bildung der Gonade. Und da das Schicksal der Polzellen in so verschiedenen Abteilungen verfolgt worden ist wie Dipteren, Coleopteren und Hymenopteren, so darf dieser Analogieschluß wohl auch über die ganze Klasse der Hexapoden erstreckt werden. — Ich lasse an dieser Stelle eine Übersicht der Species folgen, bei denen Polzellen überhaupt beobachtet worden sind, und versehe die Formen, für deren Polzellen der Nachweis der sexuellen Natur geführt worden ist, mit einem \*.

Phryganiden. WEISMANN (113). [PATTEN (85) hat weder Polzellen gesehen noch überhaupt Genitalzellen auf seinen Schnitten abgebildet.]

Coleopteren.

- |   |   |                |
|---|---|----------------|
| * <i>Chytra laeviuscula</i>               | } | LÉCAILLON (69) |
| * <i>Gastrophysa raphani</i>              |   |                |
| * <i>Chrysomela menthastri</i>            |   |                |
| * <i>Lina populi</i> , <i>L. tremulae</i> |   |                |
| <i>Agelastica abni</i>                    | } | HEGNER (45)    |
| * <i>Calligrapha multipunctata</i> ,      |   |                |
| <i>C. bigsbyana</i> , <i>C. lunata</i>    |   |                |
| <i>Leptinotarsa decemlineata</i>          |   |                |

Hymenopteren.

- |                              |   |                 |
|------------------------------|---|-----------------|
| <i>Encyrtus aphidivorus</i>  | } | SILVESTRI (105) |
| * <i>Oophthora semblidis</i> |   |                 |

Dipteren.

- \**Chironomus* sp. ROBIN (89—91), WEISMANN (112, 116), KUPFFER (65, 66), GRIMM (37, 38), GRABER (31), BALBIANI (3, 4), RITTER (88)
- \**Tanyptus* (vgl. S. 594)
- Simulia* METSCHNIKOW (76)
- Cecidomyia* sp. LEUCKART (70), METSCHNIKOW (77)
- \**Miastor metraloas* KAHLE (59)
- Musca vomitoria* WEISMANN (112), KOWALEWSKY (64), VOELTZKOW (110), ESCHERICH (24), BLOCHMANN (7), KORSCHULT (Diskussion zu 25)
- Lucilia caesar* ESCHERICH (24)

*Lucilia illustris*, *L. regina* } NOACK (80) GRABER (33).  
*Calliphora erythrocephala* }

## Aphanipteren.

*Pulex canis* PACKARD (84).

[Möglicherweise gehören auch die Pediculiden und Mallophagen hierher; vgl. MELNIKOW (75), p. 160, figg. 22—24.]

In obige Zusammenstellung sind nur die Species aufgenommen worden, für die eine vorblastodermale, mehr oder minder stark ausgeprägte Lostrennung der Urogenitalzellen vom Eikörper festgestellt wurde. Es fehlen daher die Arbeiten von FRIEDERICHS (29) über *Donacia* und *Timarcha*, von HIRSCHLER (56) über *Donacia crassipes* und von SILVESTRI (103, 105) über *Litomastix truncatellus* und *Agenisypis fuscicollis (praysincola)*, obwohl auch bei diesen Formen eine sehr frühe Sonderung der Keimbahn konstatiert wurde, nur aus diesem äußerlichen Grunde. Schon aus der unnatürlichen Trennung nahe verwandter Formen bei einer Klassifizierung nach dem Gesichtspunkt der Bildung von Polzellen erhellt, daß letztere nur einen eigentümlichen Modus der frühen Differenzierung der Geschlechtselemente darstellt, mit deren Wesen aber nichts zu tun hat, so daß die frühe Differenzierung viel weiter verbreitet ist als die Erscheinung der Polzellen. Die Annahme, daß die weitgehende Emanzipation der Urgeschlechtszellen vom jungen Soma in Form von Polzellen eine phylogenetisch junge Erwerbung ist, darf wohl bei dem sporadischen Auftreten kaum von der Hand gewiesen werden. Ihr Vorkommen in stark divergierenden Gruppen spricht aber für eine bei den Insecten überhaupt weit verbreitete Tendenz zur Bildung von Polzellen. Bei *Donacia crassipes* ist dieser Prozeß schon weit gediehen, indem hier die Genitalzellen bereits als „kleines, rundes, etwas vorgewölbtes Scheibchen“ erscheinen, „das auf seiner Oberfläche kleinere höckerartige Auftreibungen zeigt, die durch das größere Vorragen mancher Geschlechtszellen verursacht werden“ [HIRSCHLER (56)]. So wird man sich wohl auch die phylogenetische Vorstufe der Polzellenbildung vorzustellen haben.

Einige Forscher haben die Frage aufgeworfen, ob nicht die Polzellenbildung wie die frühe Sonderung der Keimzellen überhaupt, z. B. bei Aphiden, mit dem eigenartigen Fortpflanzungsmodus in Verbindung zu bringen sei, dem wir gerade bei Dipteren und Rhynchoten begegnen, nämlich mit Pädogenese und Parthenogenese. Ein unmittelbarer, einfacher Zusammenhang zwischen diesen beiden Erscheinungen kann offenbar nicht bestehen, da bei einer ganzen Reihe

von Tieren frühe Differenzierung der Geschlechtszellen beobachtet ist, ohne daß ihnen ein abnormer Fortpflanzungsmodus zukäme (Coleopteren, Nematoden usw.). Innerhalb der Gattung *Chironomus* selbst finden sich alle Übergänge [GRIMM (38), SCHNEIDER (97)].

Auch eine Korrelation zwischen der Größe der Polzellen und dem Fortpflanzungsgeschäft, wie sie METSCHNIKOW (76, p. 421) vermutet, scheint nicht zu bestehen, sondern es dürfte der Größenunterschied lediglich mit der Verkleinerung des Eies und der Verarmung des Dotters zunehmen.

Schon oben wurde das Vorkommen von Polzellen in ganz verschiedenen Abteilungen der Insecten betont; es liegt nahe zu vermuten, daß es nur mit den bisher angewandten Untersuchungsmethoden nicht gelang, bei allen Insecten eine frühe Sonderung der Keimbahn festzustellen. In der Tat weisen manche Angaben der Autoren darauf hin, daß die Genitalzellen da, wo sie bisher zum ersten Mal gesehen wurden, nicht autochthon sind. So waren die Sexualzellen von *Oecanthus* auf dem frühesten Stadium, auf dem sie AYERS (1) sah (nach Revolution des Embryos und Rückenbildung) amöboid; wegen der eigenartigen Deformation der Cölomsäcke des 7. Abdominalsegments von *Tenebrio molitor* hält es SALING (92) für unmöglich, daß die Genitalzellen erst nach diesen entstanden seien, obgleich er sie vorher nicht mit Sicherheit nachweisen konnte usw.

Da schon HEYMONS (48) und in neuerer Zeit HEGNER (45) eine eingehende Besprechung der Literatur hinsichtlich des ersten Auftretens der Genitalzellen gegeben haben, kann ich mich hier auf eine kurze Zusammenstellung der wichtigsten Angaben darüber beschränken.

Eine Sonderung der Keimzellen „aus noch ganz undifferenziertem Blastoderm“ berichtet HEYMONS für *Forficula* (49, 50, 51), WOODWORTH, leider ohne Abbildungen beizufügen, für *Euvanessa antiopa* (123); ähnlich differenzieren sich die Propagationszellen bei Aphiden aus dem Blastoderm am hintern Ende des Eies zu einer Zeit, wo noch kein anderes Organsystem angedeutet ist [BALBIANI (2), METSCHNIKOW (76), TANNREUTHER (106), WILL (120, 121), WITLACZIL (122)]. Auch SCHWANGART'S Angaben über Lepidopteren (100) gehören hierher. Aus dem „Ectoderm“, weil erst nach Abtrennung des Mesoderms, aber sonst in ganz entsprechender Weise wie bei Dermapteren entstehen die Genitalzellen bei *Grylotalpa*, *Gryllus campestris* und *Periplaneta orientalis* [HEYMONS (49, 50, 51); NUSBAUM u. FULINSKI (82)]. Nur vermutungsweise hat SALING (92) zu der Zeit, in der die

Mesodermbildung vor sich geht und die Amnionfalte sich erhebt, bei *Tenebrio* Genitalzellen gesehen. Hierher auch BALBIANI (*Pulex felis* und *Tinea crinella*) (2). Bemerkenswert ist, daß auch bei einer so primitiven Form wie *Lepisma* die ersten Spuren der Fortpflanzungsdrüse schon bald nach Bildung des Mesoderms am Hinterende des Keimstreifs zu konstatieren sind, von wo die Genitalzellen erst eine Wanderung antreten müssen, um in die dorsalen Ursegmentwandungen zu gelangen [HEYMONS (52)]. In allen diesen Fällen ist die Genitalanlage anfänglich unpaar. — Für die meisten Insecten aber, wenn man von wenigen, wohl einer Nachprüfung bedürftigen Angaben absieht, nach denen die Propagationszellen aus Dotterzellen [CHOLODKOWSKY (17, 18)], den Richtungskörpern [PETRUNKEWITSCH (87)], dem Entoderm [TICHOMIROW (108)] oder dem Nervensystem [AYERS (1), für *Teleas*] hervorgehen sollen, sollen sich die Genitalzellen erst aus den Wandungen der Cölohmöhlen differenzieren, so nach AYERS (1) bei *Oecanthus*, GRASSI (36) bei *Apis*, HEIDER (46) bei *Hydrophilus*, VOELTZKOW (111) bei *Melolontha*, HEYMONS (51) bei *Gryllus domesticus*, *Phyllodromia germanica*, WHEELER (117) bei *Doryphora*, GRABER (35) bei *Stenobothrus*, HEYMONS (48) bei *Phyllodromia*, CARRIÈRE u. BÜRGER (16) bei *Chalicodoma*.

Eine sichere Anschauung über das Verhalten der Keimzellen im Lauf der Phylogenie läßt sich aus diesem spärlichen Vergleichsmaterial nur schwer gewinnen. Die schon von HEYMONS (50, 51) mehrfach geäußerte Ansicht, daß die Genitalzellen aller Insecten Bildungen sui generis seien, die, am hintern Ende der Embryonalanlage entstehend, von vornherein von jeder Gewebsbildung ausgeschlossen seien und nur „je nachdem sie etwas früher oder später zur Differenzierung gelangen . . . scheinbar dieser oder jener Schicht des Embryo“ angehörten, wird durch die neuern Untersuchungen mehr und mehr bestätigt. Einen Übergang zu dem bei Anneliden obwaltenden Modus glaubt er in *Scolopendra* gefunden zu haben, wo die Genitalzellen zuerst „in den visceralen Wänden der laterodorsalen Ursegmentabschnitte nachweisbar“ sind (53). Dies entspricht etwa den Angaben von KENNEL über *Peripatus edwardsii* (61) und von SEDGWICK über *Peripatus capensis* (102). Doch will letzterer Forscher eine Einwanderung vom Entoderm her konstatieren (1887, p. 511, fig. 26, 27), und HEYMONS (53, 54) hält es nicht für ausgeschlossen, „dass die Genitalzellen in letzter Instanz auf diejenigen Zellen zurückzuführen sind, welche bei der Bildung

des Mesoderms am hintersten Ende des Keimstreifens sich vom Ectoderm abgelöst haben und nach vorn gewandert sind“.

Erinnert man sich, daß auch in ganz andern Entwicklungsreihen des Tierstammes eine frühe Selbständigkeit des Germinalteiles festgestellt ist, so für Crustaceen von HAECKER (40—43), (*Cyclops*), GROBBEN [(39), *Moina*; anders lauten die neuern Angaben von SAMASSA (93) für *Moina*, SAMTER (94) für *Leptodora hyalina*], für Arachnoideen [FAUSSEK (27, 28) für Phalangiden, BRAUER (12) für den Scorpion; Kritik bei KAUTZSCH (60), p. 33], für Nematoden [BOVERI (9, 10), HERLA (47), MEYER (78), ZOJA (124), BONNEVIE (8)], für *Sagitta* [BÜTSCHLI (14), ELPATIEWSKY (23), BUCHNER (13)], für Vertebraten [EIGENMANN (21, 22) für *Cymatogaster* (Teleost.), BEARD (5, 6) für *Raja batis*] — auf die Herkunft von dotterreichen, primitiv gebliebenen Furchungszellen haben besonders NUSSBAUM (83), MAAS (71) und WHEELER (118) hingewiesen —, so möchte man der Ansicht zuneigen, daß es eine weit verbreitete, wenn nicht allgemeine Erscheinung im Tierreich ist, daß die Kontinuität des Keimplasmas vom befruchteten Ei über die 1. Blastomeren und die Urgeschlechtszellen hinweg bis wieder zu den Geschlechtsprodukten gewährleistet ist, wobei nur der Punkt der Somatisierung bestimmter Blastomeren einer gewissen Variabilität unterworfen ist.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. AYERS, H., On the development of *Oecanthus niveus* and its parasite, *Teleas.*, in: Mem. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 3, 1884, p. 225—281, 8 Taf.
2. BALBIANI, Mémoire sur la génération des Aphides, in: Ann. Sc. nat. (5), Zool., Vol. 14, 1870, Vol. 15, 1872, 39 + 36, 56 S., 2 Taf.
3. —, Sur la signification des cellules polaires des Insectes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 95, 1882, p. 927—929.
4. —, Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les insectes, in: Recueil zool. Suisse, Vol. 2, 1885, p. 527—588, 2 Taf.
5. BEARD, J., The germ-cells, Part I, *Raja batis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat., 1902, p. 615—695, 2 Taf.
6. —, The morphological continuity of the germ-cells in *Raja batis*, in: Anat. Anz., Vol. 18, 1900, p. 465—485.
7. BLOCHMANN, Über die Richtungskörper bei den Insecteneiern, in: Morphol. Jahrb., Vol. 12, 1887, p. 544—570, 2 Taf.
8. BONNEVIE, K., Über Chromatindiminution bei Nematoden, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 36, 1902, p. 275—285.
9. BOVERI, TH., Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalcephala*, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 8, 1892, p. 114—125.
10. —, Die Entwicklung von *Ascaris megalcephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, in: Festschr. KUPFFER, Jena 1899.
11. BRANDT, A., Über das Ei und seine Bildungsstätte, Leipzig 1878, 185 S., 4 Taf.
12. BRAUER, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Scorpions, in: Z. wiss. Zool., Vol. 57, 1894, p. 402—430, 2 Taf., Vol. 59, 1895, p. 351—429, 5 Taf.

13. BUCHNER, P., Keimbahn und Orogenese von *Sagitta*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 35, 1910, p. 433—443, 17 Textfigg.
14. BÜTSCHLI, O., Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Sagitta*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 23, 1873, p. 409—413, 1 Taf.
15. —, Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von *Musca*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 14, 1888, p. 170—174, 3 Textfigg.
16. CARRIÈRE, J. und O. BÜRGER, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria*) im Ei, in: *Nova Acta Acad. Leop. Carol.*, Vol. 69, 1897.
17. CHOLODKOWSKY, N., Zur Embryologie von *Blatta germanica*, in: *Zool. Anz.*, Jg. 13, 1890, p. 137—138.
18. —, Die Embryonalentwicklung von *Phyllodromia (Blatta) germanica*, in: *Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg* (7), Vol. 38, 1891, 120 S., 6 Taf.
19. CUÉNOT, Études sur le sang et les glandes lymphatiques, in: *Arch. Zool. expér.* (2), Vol. 9, 1891.
20. DEBAISIEUX, P., Les débuts de l'ovogenèse dans le *Dytiscus marginalis*, in: *La Cellule*, Vol. 25, 1909, p. 207—229, 2 Taf.
21. EIGENMANN, C. H., On the precocious segregation of the sex-cells in *Micrometrus aggregatus* GIBBONS, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 5, 1891, p. 481—491, 1 Taf.
22. —, Sex differentiation in the viviparous Teleost *Cymatogaster*, in: *Arch. Entw.-Mech.*, Vol. 4, 1897, p. 125—169.
23. ELPATIEWKSY, W., Die Urgeschlechtszellenbildung bei *Sagitta*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 35, 1909, p. 226—239, 19 Textfigg.
24. ESCHERICH, K., Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden, in: *Nova Acta Acad. Leop. Carol.*, Vol. 77, 1900.
25. —, Über die Keimblätterbildung bei den Musciden (Diskussion: SCHULZE, KORSCHULT, HEIDER), in: *Verh. Deutsch. zool. Ges.*, 10. Jahresvers., 1900, p. 130—134.
26. —, Das Insecten-Entoderm, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 21, 1901.
27. FAUSSEK, V., Zur Embryologie von *Phalangium*, in: *Zool. Anz.*, Jg. 14, 1891, p. 3—5.
28. —, Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 12, 1892, p. 1—8.
29. FRIEDERICH, K., Untersuchung über die Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei den Käfern, in: *Nova Acta Acad. Leop. Carol.*, Vol. 85, 1906, p. 265—379, 7 Taf., 26 Textfigg.
30. GIARDINA, A., Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*. Primo contributo allo studio dell' oogenesi, in: *Internat. Monatsschr. Anat. Physiol.*, Vol. 18, 1901, p. 418—477, 6 Taf.
31. GRABER, V., Über Amöboid-Epithelien, in: *Zool. Anz.*, Jg. 2, 1879, p. 277—280.

32. GRABER, V., Über die primäre Segmentierung des Keimstreifs der Insecten, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 14, 1888, p. 345—367, 2 Taf.
33. —, Vergleichende Studien über die Embryologie der Insecten und insbesondere der Musciden, in: *Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, Vol. 56, 1889, p. 257—308, 10 Taf.
34. —, Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insecten, *ibid.*, Vol. 55, 1889.
35. —, Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insecten, *ibid.*, Vol. 58, 1891.
36. GRASSI, B., Intorno allo sviluppo delle Api nell'uovo, in: *Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania* (3), Vol. 18, 1884 (Catania 1885), p. 145—202, 10 Taf.
37. v. GRIMM, O., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomusart und deren Entwicklung aus dem befruchteten Ei, in: *Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg* (7), Vol. 15, 1870.
38. —, Beiträge zu der Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung der Arthropoden, *ibid.*, Vol. 17, 1872.
39. GROBBEN, C., Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*, in: *Arb. zool. Inst. Wien*, Vol. 2, 1879, 61 S., 7 Taf.
40. HAECKER, V., Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von *Cyclops*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 39, 1892, p. 556—578, 2 Taf.
41. —, Über generative und embryonale Mitosen sowie über pathologische Kernteilungsbilder, *ibid.*, Vol. 43, 1894, p. 759—786, 1 Taf.
42. —, Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*, *ibid.*, Vol. 46, 1895, p. 579—616, 3 Taf.
43. —, Die Keimbahn von *Cyclops*. Neue Beiträge zur Geschlechtszellsonderung, *ibid.*, Vol. 49, 1897, p. 35—89, 2 Taf.
44. HEGNER, R. W., Effects of removing the germ-cell determinants from the eggs of some Chrysomelid Beetles (Preliminary Report), in: *Biol. Bull.*, Vol. 16, 1908, p. 19—26.
45. —, The origin and early history of the germ-cells of some Chrysomelid Beetles, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 20, 1909, p. 231—291, 4 Taf.
46. HEIDER, K., Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L., Jena 1889, 98 S., 13 Taf.
47. HERLA, V., Études des variations de la mitose chez l'Ascaride *Mégalocephale*, in: *Arch. Biol.*, Vol. 13, 1893, p. 423—510, 5 Taf.
48. HEYMONS, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L., in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 53, 1891, p. 434—530, 3 Taf.

49. HEYMONS, R., Über die Entwicklung des Ohrwurms (*Forficula auricularia* L.), in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, Jg. 1893, p. 127—131.
50. —, Über die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei den Insecten, *ibid.*, Jg. 1893, p. 263—269, 2 Figg.
51. —, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren, Jena 1895.
52. —, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, 1897, p. 583—628, 2 Taf.
53. —, Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, Vol. 18, 1898, p. 244—251.
54. —, Entwicklungsgeschichte des Scolopender, in: Zoologica, Vol. 33, 1901—1902.
55. HIRSCHLER, J., Beiträge zur embryonalen Entwicklung der Coleopteren, in: Anz. Akad. Wiss. Krakau, math.-naturw. Kl., Jg. 1908 (Krakau 1909), p. 508—522.
56. —, Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes* L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 92, 1909, p. 627—744, 5 Taf.
57. JAWOROWSKI, A., Vorläufige Resultate entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Untersuchungen über den Eierstock bei *Chironomus* und einigen anderen Insecten, in: Zool. Anz., Jg. 5, 1882, p. 653—657.
58. —, Weitere Resultate entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Untersuchungen über die Eierstöcke bei *Chironomus spec.* und einigen anderen Insecten, *ibid.*, Jg. 6, 1883, p. 211—215.
59. KAHLER, W., Die Paedogenese der Cecidomyiden, in: Zoologica, Vol. 21, Heft 55, 1908, p. 1—80, 6 Taf., 38 Textfigg.
60. KAUTZSCH, G., Über die Entwicklung der *Agelena labyrinthica*, CLERCK, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Anat., 1909, p. 1—56, 3 Taf., 24 Textfigg.
61. KENNEL, J., Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* BLANCH. und *Peripatus torquatus* n. sp., in: Arb. zool. Inst. Würzburg, Vol. 7, 8, 1885 und 1888.
62. KÖLLIKER, De prima insectorum genesi, Turici 1842, 27 S., 3 Taf.
63. KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena 1892.
64. KOWALEWSKY, A., Zur embryonalen Entwicklung der Musciden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 6, 1887, p. 49—54.
65. KUPFFER, C., Über das Faltenblatt an den Embryonen der Gattung *Chironomus*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 2, 1866.
66. —, De embryogenesi apud *Chironomus* observationes, Kiliae 1867.
67. LAUTERBORN, R., Zur Kenntnis der Chironomidenlarven, in: Biol. Ctrbl., Vol. 29, 1906, p. 207—217, 15 Textfigg.
68. LÉCAILLON, A., Recherches sur la structure et le développement

- postembryonnaire des Insectes. 1° *Culex pipiens* L., in: Bull. Soc. entomol. France, 1900, p. 96.—100.
69. LÉCAILLON, A., Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris, Thèses de la faculté des sciences 1898, No. 26, 230 S., 4 Taf.
  70. LEUCKART, R., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyidenlarven, in: Arch. Naturg., Jg. 31, Bd. 1, 1865, p. 286—303.
  71. MAAS, O., Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspöngien, in: Zool. Jahrb., Vol. 7, Anat., 1894, p. 331—432, 5 Taf.
  72. MEIGEN, J. W., Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insecten, 7 Bde., Aachen und Hamm 1818—1838.
  73. MEINERT, FR., De eucephale Myggelarver, in: Dansk. vidensk. Selsk. Skr. (6) naturvid. og math. Afd., Vol. 3, 1886, p. 373—493, 4 Taf.
  74. MEISSNER, Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter, in: Z. wiss. Zool., Vol. 6, 1855, p. 272—294, 1 Taf.
  75. MELNIKOW, N., Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insecten, in: Arch. Naturg., Jg. 35, Bd. 1, 1869, p. 136—186, 4 Taf.
  76. METSCHNIKOW, E., Embryologische Studien an Insecten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 16, 1866, p. 389—493, 10 Taf.
  77. —, Über die Entwicklung der Cecidomyidenlarven aus dem Pseudovum, in: Arch. Naturg., Jg. 31, Bd. 1, 1865, p. 304—310.
  78. MEYER, O., Zelluläre Untersuchungen an Nematodeneiern, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 29, 1895, p. 391—408, 2 Taf.
  79. MIALL, L. C. and A. R. HAMMOND, The structure and life-history of the Harlequin-Fly (*Chironomus*), Oxford 1900, 196 S., 1 Taf., 129 Textfigg.
  80. NOACK, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, 1901, p. 1—57, 5 Taf.
  81. NUSBAUM, J. und B. FULINSKI, Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L., in: Zool. Anz. Vol. 30, 1906.
  82. —, Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei *Gryllo-talpa vulgaris*, LATR., in: Z. wiss. Zool., Vol. 93, 1909, p. 306 bis 348, 2 Taf.
  83. NUSBAUM, Die Differenzierung des Geschlechts im Tierreich, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 18, 1880.
  84. PACKARD, A., Embryological studies in Hexapodous Insects, in: Mem. Peabody Acad. Sc., Vol. 1, 3, 1872 [zitiert nach HEGNER].
  85. PATTEN, W., The development of Phryganids with a preliminary note on the development of *Blatta germanica*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 24, 1884, p. 549—598, 3 Taf.

86. PETRUNKEWITSCH, A., Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1901, p. 573—603, 4 Taf.
87. —, Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei, *ibid.*, Vol. 16, Anat., 1903, p. 481—509, 3 Taf.
88. RITTER, R., Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 50, 1890, p. 408—424, 1 Taf.
89. ROBIN, CH., Mémoire sur la production du blastoderme chez les articulés, in: Journ. Physiol., Vol. 5, 1862, p. 348—381, 1 Taf.
90. —, Mémoire sur la production des cellules du blastoderme sans segmentation du vitellus chez quelques articulés, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 54, 1862, p. 150—153.
91. —, Mémoire sur les globules polaires de l'ovule et sur le mode de leur production, *ibid.*, Vol. 54, 1862, p. 112—116.
2. SALING, TH., Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor* L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 86, 1906, p. 238 bis 303, 2 Taf., 14 Textfigg.
93. SAMASSA, P., Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren, I. *Moina rectirostris*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 41, 1893, p. 339 bis 365, 3 Taf.
94. SAMTER, M., Studien zur Entwicklungsgeschichte der *Leptodora hyalina*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 68, 1900, p. 169—256, 6 Taf.
95. SCHMIDT, F., Die Bildung des Keimstreifens und des Blastoderms der Musciden, in: SB. Naturforscher-Ges. Dorpat, Vol. 8, 1889, p. 366—371.
96. SCHNEIDER, A., Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insecten, in: Zool. Beitr., Vol. 1, Breslau 1885, p. 257—297, 4 Taf.
97. —, *Chironomus Grimmii* und seine Parthenogenesis, *ibid.*, p. 301—302.
98. —, Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insecten, *ibid.*, p. 62—63.
99. —, Über die Anlage der Geschlechtsorgane und die Metamorphose des Herzens bei den Insecten, *ibid.*, p. 140—143, 1 Taf.
100. SCHWANGART, F., Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren, in: Biol. Ctrbl., Vol. 25, 1905, p. 721—729 und 777—789, 7 Figg.
101. —, Über die Beziehungen zwischen Darm- und Blutzellenbildung bei *Endromis versicolor* L. (Ein Beitrag zur Endothelfrage), in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 12, 1906, p. 95—112, 7 Figg.
102. SEDGWICK, A., The development of *Peripatus (Capensis)*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 25—28, 1885—1888.
103. SILVESTRI, F., Contribuzioni alla conoscenza biologica degli imenotteri parassiti, I. *Litomastix truncatellus*, in: Boll. Lab. Zool.

- Scuola sup. Agricoltura Portici, Vol. 1, 1907, p. 17—50, 5 Taf., 13 Textfigg.
104. SILVESTRI, F., Appunti sulla Prospalta Berlesei How. e specialmente sui primi stadi del suo sviluppo, *ibid.*, Vol. 3, 1908, p. 22—28, 6 Textfigg.
105. —, Contribuzioni alla conoscenza biologica degli immetotteri parassiti, II. Sviluppo dell' *Ageniaspis fuscicollis* (DALM.) e note biografiche, III. Sviluppo dell' *Encyrtus aphidivorus* MAYR, IV. Sviluppo dell' *Oophthora semblidis* AUR., *ibid.*, Vol. 3, 1908, p. 29—54—72—83, 2 Taf., 42 Textfigg.
106. TANNREUTHER, G. W., History of the germ-cells and early embryology of certain Aphids, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 24, *Anat.*, 1907, p. 609—641.
107. THIENEMANN, A., Über die Bestimmung der Chironomiden-Larven und -Puppen, in: *Zool. Anz.*, Vol 33, 1908.
108. TICHOMIROW, A., Aus der Entwicklungsgeschichte der Insecten, in: *Festschr. LEUCKART*, Leipzig 1892.
109. UZEL, H., Studien über die Entwicklung der apterygoten Insecten. Königgrätz 1898, 56 S., 7 Taf.
110. VOELTZKOW, A., Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*, in: *Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg*, Vol. 9, 1889, p. 1—48, 4 Taf.
111. —, *Melolontha vulgaris*. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei den Insecten, *ibid.*, p. 49—64, 3 tab., 15 Textfigg.
112. WEISMANN, A., Die Entwicklung der Dipteren im Ei nach Beobachtungen an *Chironomus spec.*, *Musca vomitoria* und *Pulex canis*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 13, 1863.
113. —, Zur Embryologie der Insecten, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1864, p. 265—276, 1 Taf.
114. —, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 14, 1864, p. 187—328, 7 Taf.
115. —, Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*, *ibid.*, Vol. 16, 1866, p. 45—121, 5 Taf.
116. —, Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei, in: *Beiträge zur Anat. und Embryol.*, Festgabe für HENLE, Bonn 1882.
117. WHEELER, W. M., The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 3, 1889.
118. —, The development of the urogenital organs of the Lamprey, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 13, *Anat.*, 1900, p. 1—77, 7 Taf.
119. WIEMAN, H. L., The pole disc of Chrysomelid eggs, in: *Biol. Bull.*, Vol. 18, 1910, p. 180—187, 6 Figg.
120. WILL, L., Zur Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 8, 1888, p. 148—155.

121. WILL, L., Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat. 1889, p. 201—280, 5 Taf.
122. WITLACZIL, E., Entwicklungsgeschichte der Aphiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 40, 1884, p. 559—685, 9 Taf.
123. WOODWORTH, CH. W., Studies on the embryological development of *Euvanessa Antiopa*, in: H. SCUDDER, The Butterflies of the Eastern United States and Canada with special reference to New England, Vol. 1, Cambridge 1889, p. 95—104, 1 Taf.
124. ZOJA, R., Untersuchung über die Entwicklung der *Ascaris megalocephala*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 47, 1896, p. 218—255, 2 Taf.

### Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind mit LEITZ homogene Immersion  $\frac{1}{12}$ , Kompensations-Okular 8 bei Tubuslänge 170 mm auf Objektischhöhe gezeichnet, ausgenommen nur Fig. 13, die mit Kompensations-Okular 6 gezeichnet ist.

Fig. 1, 2, 10, 11, 12, 14, 15, 25, 27 beziehen sich auf *Chironomus confinis*?, Fig. 3—9, 13, 16—24, 26 auf *Chironomus riparius*?

*ah* Amnionhöhle  
*am* Amnion  
*bld* Blastoderm  
*cbl* Cardioblasten  
*ch* Chorion  
*d'* digerierter Dotter  
*degz* degenerierende Zellen  
*d. kstr* dorsaler Keimstreif  
*dx* Dotterzelle  
*ect* Ectoderm  
*ent* Mitteldarmepithel  
*epz* Hüllzellen der Keimdrüse  
*fk* Fettkörper  
*glz* Ganglienzelle  
*gz* Genitalzelle  
*hafif* hintere Afterfüße  
*h. amf* hintere Amnionfalte  
*hyp* Hypodermis  
*kdr* Keimdrüse

*khbl* Keimhautblastem  
*kpl* Keimbahnplasma  
*kspl* Seitenplatten des Kopfes  
*mes* Mesoderm  
*mgh* MALPIGHISCHE's Gefäß  
*mpr* Muskulatur des Proctodäums  
*mstr* Mittelstrang  
*mx<sub>1</sub>* 1. Maxillarsegment  
*nbl* Neuroblast  
*neur* Neuralrinne  
*obl* Oberlippe  
*opl* Ooplasma  
*par* Paracyte  
*parm* Parietale Muskulatur  
*plr* Polraum  
*pltr* Plasmotropfen  
*proct* Proctodäum  
*psbst* Punktsubstanz  
*pz* Polzelle

<i>schw</i> Schwanzwulst	<i>übz</i> Zellen des Übergangs zwischen
<i>ser</i> Serosa	ventralem Keimstreif und Schwanz-
<i>s. khbl</i> sekundäres Keimhautblastem	wulst
<i>splm</i> Muscularis des Mitteldarms	<i>v. kstr</i> ventraler Keimstreif
<i>stom</i> Stomodäum	<i>vlm</i> ventrale Längsmuskulatur
<i>trm</i> Transversalmuskulatur	

## Tafel 28.

Fig. 1. Längsschnitt durch das Hinterende eines Eies auf dem Zweizellenstadium.

Fig. 2. Längsschnitt durch die austretende primäre Polzelle im Teilungsstadium.

Fig. 3 u. 4. Polzellen in Teilung.

Fig. 5. Ruhende Polzellen im Polraum. — Alter wie Textfig. E.

Fig. 6. Zweikernige Polzellen im Moment des Wiedereintritts in das Ei. Aufnahme des sekundären Keimhautblastems durch die Blastodermzellen.

Fig. 7. Blastodermzellen unmittelbar nach Aufnahme des sekundären Blastems.

Fig. 8. Frontalschnitt durch ein Ei mit fast vollendetem Durchbruch der Urgeschlechtszellen durch das Blastoderm.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch die Anlage des Schwanzwulstes.

Fig. 10—12. Frontal-, Transversal- und Sagittalschnitt durch Stadien gleichen Alters mit Schwanzwulst. Alter wie Textfig. F und H.

## Tafel 29.

Fig. 13. Etwas schräg geführter Längsschnitt durch ein Ei mit junger Keimstreifanlage. Die seitlichen Zellen des Schwanzwulstes sind tangential getroffen. Die Schwanzfalte des Amnion hat das Hinterende erreicht.

Fig. 14. Querschnitt durch den vordern Teil eines Eies mit fast maximaler Streckung des Keimstreifs. Alter zwischen Textfig. J und K.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch das hakenförmig in den Dotter einbiegende hinterste Ende des Keimstreifs.

Fig. 16. Querschnitt durch erstes Maxillarsegment und hintersten Abschnitt des Abdomens.

Fig. 17. Querschnitt durch das hintere Drittel eines Eies mit zusammengezogenem Keimstreif und beginnender Rückenbildung.

Fig. 18. Dasselbe Stadium. Querschnitt durch das mittlere Abdomen.

## Tafel 30.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch das hakenförmig umgebogene Ende des Keimstreifs bei beginnender Bildung des Proctodäums und des Mitteldarmepithels.

Fig. 20. Desgl. Fortgeschrittenes Stadium.

Fig. 21. Bildung des Stomodäums. Sagittalschnitt.

Fig. 22. Desgl. Fortgeschrittenes Stadium. Gnathalsegmente angelegt. Die vordere Mitteldarmanlage ist etwa bis zum ersten Drittel des Eies vorgerückt.

Fig. 23. Seitlich geführter Sagittalschnitt durch einen in Zusammenziehung begriffenen Keimstreif. Das sechste Abdominalsegment ist am hintern Eipol angelangt. Die beiden Entodermkeime verwachsen, Wanderung der Genitalzellen nach vorn.

Fig. 24. Desgl. Der Keimstreif nimmt wieder die Ventralseite des Eies ein. Genitalzellen etwa im 7. Abdominalsegment.

Fig. 25. Längsschnitt durch Geschlechtsdrüse mit Suspensorien (ergänzt aus dem benachbarten Schnitt), Darm und Nervensystem einer kürzlich ausgeschlüpften Larve.

Fig. 26. Zellige Elemente im Dotter.

Fig. 27. Vordere Afterfußanlage.

---

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Das Verhalten des Chromatins bei der Eibildung einiger Hydrozoen.

Von

Julius Schaxel.

Mit Tafel 31—33.

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	614
I. Die Eibildung von <i>Aequorea discus</i> HAECKEL . . . . .	614
1. Oogonien . . . . .	615
2. Der Kern der Oocyte . . . . .	616
a) Das Chromatin . . . . .	617
b) Der Nucleolus . . . . .	619
3. Der Zelleib der Oocyte . . . . .	620
4. Zusammenfassung . . . . .	620
II. Die Eibildung von <i>Forskalia contorta</i> LEUCKART und <i>Agalma rubra</i> VOGT . . . . .	621
1. Oogonien . . . . .	622
2. Der Kern der Oocyte . . . . .	622
a) Die Präemissionsstadien . . . . .	622
b) Das Emissionsstadium . . . . .	623
c) Die Postemissionsstadien . . . . .	625
3. Der Zelleib der Oocyte . . . . .	627
4. Zusammenfassung . . . . .	629
III. Theoretische Ergebnisse . . . . .	629
IV. Die Angaben anderer Autoren . . . . .	635
1. Über die Eibildung der Siphonophoren . . . . .	635
2. Über methodologische Fragen . . . . .	637

	Seite
3. Über das Verhalten des Chromatins . . . . .	639
4. Über Plastosomen . . . . .	644
5. Über die Vererbungssubstanz . . . . .	645
Verzeichnis der zitierten Literatur . . . . .	648
Erklärung der Abbildungen . . . . .	652

### Einleitung.

Im Anschluß an meine Untersuchung über das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und Organbildung der Echinodermen (1911) hoffte ich in Weiterführung des dort geäußerten Programms zunächst über die Konstitution sogenannter Mosaikierer, namentlich der Ctenophoren, zu berichten. Allein das mir augenblicklich zur Verfügung stehende Material erwies sich als unzureichend. Ich berichte daher im Folgenden über Befunde, die ich schon in der Mitteilung über die Eibildung der Scyphomeduse *Pelagia noctiluca* (1910) vergleichsweise herangezogen hatte und deren eingehendere Darstellung geeignet ist, über die intranucleären Erscheinungen während der Eibildung, besonders über das Verhalten des Chromatins, nähere Aufklärung zu geben.

Das Material entstammt der Bucht von Villefranche-sur-Mer, wo ich vom Oktober 1909 bis März 1910 zahlreiche Medusen unmittelbar nach den täglichen pelagischen Fängen fixierte. Neben andern vereinzelt erhaltenen Formen standen mir die Hydromeduse *Aequorea discus* HAECKEL und die Siphonophoren *Agalma rubra* VOGT und *Forskalia contorta* LEUCKART reichlicher zur Verfügung. Von der *Aequorea* schnitt ich zur Fixation mit fertilen Ovariallamellen besetzte Stücke der Subumbrella aus. Bei den Siphonophoren ist die Fixation ganzer Cormidien mit ihren vielfachen Anhängen unzweckmäßig. Nach einiger Übung gelingt es rasch die Ursprungsstelle der Geschlechtsträubchen aufzufinden, samt ihrer nächsten Umgebung aus dem Stamm herauszuscheiden und zu fixieren. Sonst gilt für die Technik, was ich bei der *Pelagia* ausführlich angegeben habe (1910, S. 171).

#### I. Die Eibildung von *Aequorea discus* HAECKEL.

Die craspedote Medusenfamilie der Aequoriden gehört der Ordnung der Leptomedusen an. Die Aequoriden, von deren Eibildung im Folgenden die Rede ist, stimmen nach Form und Größe ganz mit der von HAECKEL in seinem System der Medusen (1880) auf tab. 15

in fig. 1 abgebildeten und *Aequorea discus* benannten Meduse überein. Es ist möglich, daß es sich nur um kleine Exemplare der großen *Aequorea forskalia* ESCHSCHOLZ handelt, deren Geschlechtsorgane O. und R. HERTWIG (1878) beschreiben. Meine Befunde bestätigen ihre Angaben durchaus. Die Gonaden folgen als schmale Bänder der abumbrellaren Wand der Radiärkanäle, an deren beiden Enden sie ein kurzes Stück freilassen. Dasselbe gilt von der Mittellinie der Radiärkanäle, die ein Radiärmuskel einnimmt. In zwei seitlichen reichlich pigmentierten Streifen, die von verdicktem Ectoderm gebildet werden, reifen die Eizellen heran. Das Ectoderm wird durch die Stützlamelle vom Entoderm getrennt. Der Stützlamelle anliegend finden sich im Ectoderm der Subumbrella rundliche großkernige Zellen (HERTWIG's subepitheliale Zellen), die sich bei Annäherung an den Pigmentstreifen mehren und hier eben zu Eiern werden. Im fertilen Genitalband beobachtete ich die jüngsten Eibildungsstadien zwischen den hier cylinderförmigen Ectodermzellen steckend (Fig. 1). In dieser Situation vermehren sie sich auch noch durch eine mitotische Teilung. Erst die jungen Oocyten erster Ordnung begeben sich bei Einleitung des Wachstums wieder zur Entodermseite, der sie sich anschmiegen, wohl weil ihnen von dem resorbierenden Epithel der Gastralkanäle Nahrung zugeführt wird. Ein Überwandern ins Entoderm findet nicht statt. Die reifenae Oocyte hat nach beendeter Dotterbildung so an Umfang gewonnen, daß sie das umgebende Ectoderm beiseite schiebend nach außen treten kann. Auf diese einfache Weise geschieht die Eiablage. Die Kernreifung wird erst beim Eindringen des Spermatozoons im abgelegten Ei vollzogen.

### 1. Oogonien.

Die frühesten Stadien in den Zellgenerationen, die zum Ei führen und die in der geschlechtsreifen *Aequorea* noch zu finden sind, werden durch die obengenannten subepithelialen Zellen des Ectoderms repräsentiert. Woher sie stammen, wäre durch eine der Keimbahn nachgehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zu ermitteln. Sie unterscheiden sich zwar von den Ectodermzellen, deren Kern klein und blaß und deren Zelleib aus grobmaschigem Plasma aufgebaut ist, aber nicht voneinander. So gibt es auch bei dem allerdings recht kleinzelligen Material keine Kriterien, die eine Seriation in einander folgende Generationen gestatten. Teilungsfiguren habe ich überhaupt nur im Ovarialstreifen gefunden, und die Stadien nach dieser Teilung sind als Oocyten charakterisiert. Fig. 1 zeigt

eine Oogonie aus dem Ovarialstreifen zwischen Ectodermzellen. Auf dem achromatischen Gerüst des Kerns ist lebhaft färbbares Chromatin verteilt. Ein kleiner schwach gefärbter Nucleolus ist vorhanden. Der Zelleib besteht aus feinwabigem Protoplasma, in dem keinerlei geformte oder besonders färbbare Einlagerungen auffindbar sind. Von Zellen dieser Art fehlen Übergänge zum heranwachsenden Ei, wohl aber begegneten mir, wenn auch spärlich, Zellen in mitotischer Teilung. Bei der Teilung verschwindet der Oogoniennucleolus (Fig. 2). An diese Teilung schließt sich keine Rekreation des Chromatins in einem Ruhekern, um eine weitere Teilung einzuleiten, sondern bei der der Telophase folgenden, noch chromosomalen Anordnung des Chromatins heben die für die Oocyte kennzeichnenden Prozesse an. Ich halte daher die subepithelialen Zellen und die Oogonien des Ovarialstreifens für Ruhestadien von Keimmaterial, die unmittelbar nach Vollzug einer letzten Teilung die Reifung zu Eiern beginnen. Da nun bei *Aequorea* während des Wachstums der Meduse eine fort-dauernde Neubildung von Radiärkanälen und damit von Stätten der Eibildung statthat, so wird es wahrscheinlich, daß die Einbeziehung der ruhenden subepithelialen Zellen des Subumbrellarectoderms, die auf dem Wege einer Keimbahn dahin gelangt sind, in die Ovarialstreifen eben die Bedingungen zu dem letzten Teilungsschritt mit anschließender Reifung liefert.

## 2. Der Kern der Oocyte. (Das Keimbläschen.)

Nach Vollzug der letzten Oogonienteilung strecken die in der Spindel kurzen Chromosomen von ellipsoider Gestalt sich zu längeren Fäden aus. Indem um die beisammenliegenden Fäden eine an Enchylema reiche Region abgegrenzt wird, tritt der Oocytenkern in Erscheinung (Fig. 3). Als bald tritt auch der Kernmembran anliegend ein blaß und durchscheinend färbbarer Nucleolus auf, ohne bei seiner Entstehung wie auch fernerhin substantielle Beziehungen zum Chromatin erkennen zu lassen (Fig. 4). Bei noch fädiger Anordnung des Chromatins erfolgt eine diffuse Chromatinemission allseitig durch die Kernmembran. Erst während dieser nimmt das Chromatin allmählich eine andere Lagerung ein, um nach ihrer Beendigung seine Rekonstruktion zu den Richtungsspindelchromosomen zu beginnen. Während der Emission liegt der Kern im Mittelpunkt der größten Plasmamasse der infolge der Annäherung und Anlagerung an die Entodermseite des Ovarialstreifens von der Kugelgestalt abweichenden Zelle.

Er selbst ist kuglig und seine Begrenzung glatt. Während der postemissionalen Rekonstruktion rückt das inzwischen umfangreicher gewordene Keimbläschen an die Oberfläche der nach außen liegenden Oocytenseite, der es sich anschmiegt und wo zur Reifungsteilung seine Auflösung beginnt, die durch eine eigentümliche Wellung eingeleitet wird (Fig. 11).

#### a) Das Chromatin.

Im jüngsten, als abgegrenzte Zellregion erscheinenden Kern haben die Chromatinfäden eine glatte Kontur (Fig. 3). Bald wird diese verwischt, indem zackige Fortsätze an den Fäden und achromatische Lücken in ihnen aufzutreten scheinen. Es handelt sich aber nicht um ein Nachlassen der Färbbarkeit, sondern vielmehr um eine andersartige Lagerung der sich vermehrenden chromatischen Substanz. Allerdings werden die Fäden in ihrer Ausdehnung von ungleicher Intensität färbbar. Dafür erhält aber das gesamte Kernlumen eine chromatoide Tönung. Die Chromatinpartikel verteilen sich im Kernraum. In Fig. 4 sind die Anränge dieses Prozesses wiedergegeben, der in Fig. 5 weitere Fortschritte gemacht hat.

Im letztern Stadium erscheinen extranucleär an der Kernmembran bereits kleine chromatische Ansammlungen, die die Kernmembran passiert haben und nun vor ihrer Verteilung im Zelleib in dem dichter gefügten (enchylemaärmern) Cytoplasma eine gewisse Stauung erfahren. Es beginnt also die bekannte Chromatinemission des Oocytenkerns, mit der die spezifischen Prozesse der Eibildungszelle eingeleitet werden. Meist scheint der erste Austritt chromatischer Substanz auf der dem noch exzentrisch liegenden Nucleolus abgewandten Kernseite stattzufinden, weil diesen Kernteil an und für sich die größere Chromatinmenge einnimmt. Mit fortschreitender Chromatinassimilation verschwindet die fädige Anordnung mehr und mehr, und die Emission findet auf der ganzen Kernoberfläche statt. Ist in Fig. 6 die Fadenlagerung im Vergleich mit frühern Stadien noch eben zu erkennen, so nähert sich Fig. 7 bereits der für die Folge charakteristischen Lagerung des Chromatins. Der achromatische Nucleolus ist inzwischen in die Mitte des Kerns gerückt. In seiner Nähe ist wenig oder keine chromatische Substanz, die vielmehr in ihrer Hauptmasse in einem gewissen Abstand von der Kernoberfläche eine dieser konzentrische Schicht einnimmt, von der aus die Emission weitergeht. Fig. 8 stellt die ihrem Ende nahe Emission dar. Die flockig-fädige Anordnung des Chromatins ist die weit-

gehendste Verteilung im Kernraum, die das Chromatin der *Aequorea*-Oocyte überhaupt erreicht.

Mit dem Abschluß der Emission beginnt die innere Rekonstruktion des Kernapparats, der Hauptsache nach die Herausarbeitung der Chromosomen für die nächste Teilung. In dem durch weitere Kernaufnahme anschwellenden Keimbläschen zieht sich das Chromatin ganz an die Oberfläche zurück. Dadurch gewinnt der immer schon bestehende chromatinarme Hof um den Nucleolus eine bedeutendere Ausdehnung. Fig. 9 zeigt diese Verhältnisse: Die Emission ist beendet. Von den extranucleären chromatischen Ansammlungen findet lediglich noch eine Ausbreitung der Substanz im Zelleib statt. Das Caryochromatin befindet sich unter der Kernoberfläche und zwar nicht in gleichmäßiger Verteilung, sondern dichtere chromatische Formungen heben sich aus der mehr gleichartigen Hauptmasse heraus. Wenn im Zelleib die Dotterbildung vor sich geht, sind im Keimbläschen immer noch unter der Oberfläche namentlich bei schwächerer Vergrößerung die chromatischen Formungen schon in fädiger Anordnung erkennbar (Fig. 10). Starke Vergrößerung vermag hier noch den Faden in eine Schar sich um eine Achse zusammendrängender und je weiter von der Achse entfernt um so isolierter erscheinender Chromatinpartikel aufzulösen. Im reifenahen Keimbläschen, das der Eioberfläche sich anlegend der Auflösung entgegengeht, versammelt das wieder in Chromosomen lokalisierte Chromatin sich an der Außenseite. Fig. 11 ist das Bild eines  $4\ \mu$  dicken Schnittes durch ein solches Keimbläschen, in dem nur einige der Chromosomen und diese vielfach angeschnitten zu sehen sind. Außer dem in den Chromosomen konzentrierten Chromatin, das übrigens um in Teilung einzugehen noch eine stärkere Verdichtung erfahren muß, findet sich noch im Kernraum zerstreutes Chromatin, das bei der Auflösung des Keimbläschens in den Zelleib ausgestoßen wird.

Die Reifeteilungen selbst, die erst bei der Eiablage beginnen und zur Zeit der Besamung vollendet zu werden scheinen, wurden nicht beobachtet. Von *Aequorea forskalia* Esch. sei vergleichsweise angeführt, daß HAECKER (1892) die Eiablage zwischen 7 bis  $7\frac{1}{2}$  Uhr morgens, um 9 Uhr die Abschnürung des ersten Richtungskörpers, um  $9\frac{1}{2}$  Uhr das Eindringen des Spermakerns und die zweite Reifungsteilung beobachtete.

## b) Der Nucleolus.

Mit dem ersten Auftreten rauher Konturen an den chromatischen Fäden des Oocytenkerns erscheint ein Nucleolus der Kernmembran angeschmiegt (Fig. 4). Er bleibt während des ganzen Eiwachstums der einzige und weist niemals substantielle Beziehungen zum Chromatin auf. Sein tinktoriellcs Verhalten ist ein für ihn eigentümliches, indem er stets matt gefärbt und durchscheinend bleibt. Je mehr die Auflockerung der chromatischen Fäden fortschreitet, desto mehr rückt er ins Kerninnere, wo er, von einem chromatinarmen Hof umgeben, meist nicht genau die Mitte einnimmt, ohne eine bestimmte Situation zu bevorzugen. Während der Assimilation und Emission des Chromatins gewinnt er nicht nur an Umfang, sondern auch an homogener Masse (Fig. 5—9). In den Stadien der Chromosomenrekonstruktion wird der Nucleolus zwar auch noch größer, doch sind es jetzt Vacuolenbildungen, die ihn auftreiben, nicht Vermehrung seiner Substanz. Die Vacuolen sind hier besonders klein und zahlreich und fließen erst später zu großen auch bei schwächerer Vergrößerung auffallenden zusammen. Im Rekonstruktionskern ist auch die räumliche Sonderung des Nucleolus von den Stätten der Chromatinprozesse besonders deutlich (Fig. 9 u. 10). Mit großen zur Entleerung bereiten Vacuolen, die ihn auch seine frühere Kugelgestalt verlieren lassen, befindet sich der Nucleolus im auflösungsbereiten Keimbläschen (Fig. 11). Sein ferneres Schicksal habe ich hier nicht untersucht, aber eingedenk der Verhältnisse bei andern Medusen (*Pelagia*, 1910, p. 177 ff.) und auch der Echinodermen (1911, p. 557 ff.) schließen sich hier ungezwungen HÆCKER'S (1892, p. 251 ff.) Befunde über den sog. Metanucleolus des Eies von *Aequorea forskalia* an. Er beobachtete von der Auflösung des Keimbläschens an bis in die ersten Furchungsvorgänge einen vacuolisierten kugligen Körper, der in seinem Habitus dem Keimbläschen nucleolus glich und wohl mit diesem identisch sich nun auf dem Wege allmählicher Resorption befindet.

## 3. Der Zelleib der Oocyte.

Ich habe über das Zusammenwirken der Zellsubstanzen beim Aufbau des Eileibes in mit vorliegendem Objekt prinzipiell übereinstimmenden Fällen bereits mehrmals eingehend berichtet, so über die Meduse *Pelagia* 1910, p. 178 ff. Daher sei hier nur das Vorkommen der Hauptmomente erwähnt.

Die Ruhestadien der eibildenden Zellen (subepitheliale Zellen), Oogonien und jüngsten Oocyten besitzen ein Cytoplasma, das im fixierten Zustande einen schönen Wabenbau ohne besonders färbare oder geformte Einlagerungen zeigt (Fig. 1—4, primäre Achromasie).

Erst das auf dem Wege der Emission in den Zelleib gelangende Chromatin ruft hierin eine Änderung hervor. Bevor die Verteilung des Chromatins beginnt, staut es sich zu dem Kern aufsitzenden Kuppen an (Fig. 5—6). Dann verteilt es sich gleichmäßig, manchmal noch zu kleinern Anhäufungen in Kernnähe zusammentretend, die bei fortschreitender Ausbreitung im wachsenden Eileib wieder verschwinden. Dem fixierten Cytoplasma ist das Chromatin stets in die Wabenwände als feinste Partikel eingelagert, so daß bei oberflächlichem Zusehen der Zelleib stark chromatisch tingiert erscheint, mit starken Linsen aber die Auflösung in mehr oder weniger agglutinierende Körnelungen (je nach der Stärke der Chromatinbeschickung) leicht möglich ist (Fig. 7—8). An Fig. 9 (Ende der Emission) schließt sich mit dem Erreichen einer gleichmäßigen Chromatinverteilung die Chromasie des Zelleibs.

Im chromatinbeschickten Zelleib werden vom Plasma nur kleine deutoplasmatische Ablagerungen abgeschieden wie immer bei verhältnismäßig kleinen Eiern. Die relative Achromasie des reifen Eileibs zeigt, wie in anbetracht der spätern totalen äqualen Furchung zu erwarten ist, dem die Grundlage bildenden Cytoplasma in gleichmäßiger Verteilung kleine Dotterelemente und chromatische Kondensa eingelagert. Fig. 12 ist ein Ausschnitt aus dem reifen Eileib. Die chromatischen Kondensa folgen auch hier dem Wabenbau und sehen daher verzweigten Stäbchen ähnlich. Der Dotter erfüllt in Form kugeligter Tropfen Höhlungen der plasmatischen Grundstruktur.

#### 4. Zusammenfassung.

Nach der letzten Oogonienteilung grenzt sich unter Ansammlung von Enchylema um die zu Fäden gestreckten Chromosomen der Oocytenkern ab. Unter Lockerung der fädigen Lagerung des Chromatins, aber noch während dieser setzt eine diffuse Chromatinemission ein bei Bildung extranucleärer Stauungskuppen. Nach der Emission integrieren sich die Chromosomen wieder aus dem unter der Kernoberfläche gelagerten Chromatin. Ein zu Anfang gebildeter Nucleolus weist keine substantiellen Beziehungen zum

Chromatin auf. Er gelangt bei der Keimbläschenauflösung samt restlichem Chromatin zur Resorption in den Zelleib. Das chromatinbeschickte Cytoplasma sondert spärlichen Dotter ab, der wie die intervitellinen Chromatinkondensationen im Reifeileib eine gleichmäßige Verteilung aufweist.

## II. Die Eibildung von *Forskalia contorta* LEUCKART und *Agalma rubra* VOGT.

Diese Siphonophoren sind nach dem HAECKEL'schen System (1888) Repräsentanten zweier Familien, die er der Ordnung der Physonecten einreihet. Ihre Eibildungsstätten beschreibt WEISMANN (1883) in seinen grundlegenden Untersuchungen über die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. WEISMANN's Befunde werden durch CHUN (1891, 1895) auch für andere Formen bestätigt. Die Rhyzophysalien betreffenden Uneinigigkeiten (STECHE 1907, 1908 und RICHTER 1907) kommen für uns nicht in Betracht, und in die neuen Untersuchungen von KÜHN (1910) über die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen sind die Siphonophoren nicht einbegriffen. Meine Befunde stimmen mit denen WEISMANN's überein. Zur Orientierung über Bau und Entstehung der Keimstätte sei erwähnt:

*Forskalia contorta* und *Agalma rubra* (= *Halistemma rubra* HUXLEY) sind monöcische Stöcke. Bei *Forskalia* sitzen an der Spitze desselben Stieles, der weiter abwärts zahlreiche weibliche Gonophoren trägt, die männlichen in geringer Anzahl. Bei *Agalma* hingegen sitzen die Geschlechter auf getrennten Stielen. Die (bei *Forskalia* zwitterige) Sexualanlage befindet sich im Entoderm des Stammes, aus dem sie, das einschichtige Ectoderm vor sich herschiebend, hervorknospt (bei *Forskalia* sich in weibliche und männliche Anlage sondernd). In der weiblichen Anlage treten mehrere Zellen zusammen (bei *Forskalia* etwa 4), um gemeinsam in Form eines Lappens aus der Knospe hervorzuwachsen. Sie hängen mit ihr schließlich nur mehr durch einen dünnen Stiel zusammen. Erst jetzt wird um jedes einzelne Vorei, das durch diesen Vorgang von seinen Geschwistern isoliert wird, die medusoide Gonophorenhülle gebildet. Zur Vollendung der Eibildung wird die Zelle dem Ectoderm des Manubriums des Medusoids eingelagert.

Hinsichtlich der cytologischen Vorgänge in den Eibildungszellen herrscht zwischen *Forskalia* und *Agalma* große Übereinstimmung. Ich

lege der Darstellung hauptsächlich *Forskalia* zugrunde und ziehe *Agalma* vergleichsweise heran.

### 1. Oogonien.

Oben am Stamm der Siphonophore, wo die polymorphen Stücke der Cormidien durch Knospung entstehen, finden sich bei *Forskalia* in der sexuellen Knospe Übergänge vom indifferenten einschichtigen Entoderm sowohl zu der mehrschichtigen Lage der männlichen Keimzellen wie zu dem Lager der Zellen, von denen die Eibildung ihren Ausgang nimmt. Mein gegenwärtiges Material gerade dieses Entwicklungszustandes ist leider für eine eingehende Analyse dieser Differenzierungen zu spärlich. Hier müssen die Prozesse der Vermehrungsphase vor sich gehen. Fig. 13 zeigt eine nahezu abgelaufene mitotische Teilung aus dem schon ziemlich vorgewachsenen Ovariallappen umgeben von ruhenden Zellen (in die Zeichnung sind nur einige eingetragen). Die sich teilende Zelle ist größer als die Ruhestadien. An solche Teilungsbilder schließen sich auch bereits die Oocytenvorgänge an. Zwischen den Ruhestadien, deren Chromatin und Nucleolus auf dem Kernreticulum nicht sehr lebhaft sich färbt, liegen wohl noch einige Oogonienteilungen. In der prominenten und sich lappenden Ovarialknospe, erst recht nicht später, habe ich keine Teilungen mehr beobachtet. Nicht zu verwechseln mit den Teilungen der Eibildungszellen der genannten frühesten Stadien sind die spätern Teilungsprozesse der den medusoiden Gonophor aufbauenden Zellen.

### 2. Der Kern der Oocyte.

(Das Keimbläschen.)

#### a) Die Präemissionsstadien.

Die von *Forskalia* zunächst geschilderten Vorgänge im Kern, der um die Chromosomen der letzten Teilung sich abgrenzt, verlaufen, während die Zellen noch zu vielen im vorgesproußten Ovariallappen beisammen liegen.

Die Chromatinfäden, aus den Chromosomen des Teilungszustands hervorgegangen, liegen einigermaßen gleich gerichtet im Kern (Fig. 14), und oft finden sich 2 Zellen so zueinander liegend, daß sie als unmittelbare Geschwister, als Abkömmlinge einer Oogonie, erkennbar sind (Fig. 15). Die Situation der chromatischen Fäden und

im Zusammenhang damit die anschließenden Prozesse prägen dem Kern eine gewisse Polarität auf. In dem Teil des Kernraums, der der die Zellen teilenden Ebene abgewendet liegt, erscheint zuerst als relativ blasses Gebilde der Nucleolus (Fig. 14). In derselben Region setzt auch das Nachlassen der Chromatizität der Fäden und die Aufrauung ihrer Kontur zuerst ein, indem das Chromatin aus seiner bisherigen Lagerung sich lösend zerstreut wird, wobei vorübergehend eine lockere Anhäufung unter der Kernmembran erscheint (Fig. 15). Am andern Kernpol liegt das Chromatin noch dichter, und seine Färbbarkeit ist daher auffälliger. Einen Substanzaustritt aus dem Kern in diesem Stadium, das wenn überhaupt eines der Medusenoogenese dem Bukettstadium der Autoren gleichgesetzt werden muß, habe ich nicht beobachtet. Bald macht die Umlagerung und Verteilung des Chromatins weitere Fortschritte. Fig. 16 gibt ein Bild in derselben optischen Ebene wie die Figg. 13—15 (senkrecht zu der die Oogonie teilenden Ebene). Die Lockerung der Chromatinfäden beginnt für den ganzen Kern eine gleichmäßige zu werden. Auch das Chromatin der Anhäufung des einen Kernpols wird wieder dem übrigen beigesellt. Die wichtigste Erscheinung dieses Stadiums besteht darin, daß von nun an die Beziehungen des Chromatins zum Nucleolus deutlicher hervortreten. Trat der Nucleolus überhaupt schon in dem Kernteil zuerst auf, wo auch die Auflockerung der Chromatinfäden einsetzt, so gewinnt er mit dem Fortschreiten dieses Prozesses dermaßen an Umfang und Färbbarkeit, daß es überaus wahrscheinlich wird, in ihm die neue Lagerung des Chromatins zu erblicken, worin die Betrachtung der folgenden Erscheinungen durchaus bestärkt. Fig. 17 ist ein wenig älteres Stadium als Fig. 16, aber so dargestellt, daß die Bildebene parallel zur teilenden Ebene liegt. Es treten daher die von den fädigen (hier im Querschnitt gesehenen) Lagerungen auf der achromatischen Grundstruktur abführenden und anastomosierenden Chromatinbahnen namentlich auch in ihren Beziehungen zum Nucleolus hervor, der zur Sammelstätte und, wie sich zeigen wird, zum Assimilationszentrum des Chromatins wird.

#### b) Das Emissionsstadium.

Der Chromatinaustritt findet statt, wenn die Oocyten sich zu etwa vierein in ein mit der ursprünglichen Ovarialknospe durch einen Stiel verbundenes Nest zusammenschließen.

Noch ehe das gesamte Chromatin im Nucleolus Platz gefunden

hat, vermehrt es sich, und es kommt zur Emission, die in ihrem ersten Anfang als eine diffuse, allseitig durch die Kernmembran unter Bildung von Stauungskuppen vor sich gehende nichts besonderes bietet und, abgesehen von den Nucleolenverhältnissen, z. B. der von mir für die Oocyte der Meduse *Pelagia* (1910, p. 175) beschriebenen gleicht. Die Heteropolie des Kerns, die in den 1. Präemissionsstadien zu bemerken war, ist jetzt verschwunden. In Fig. 18 ist der Emissionsbeginn dargestellt. In ihrem weiteren Verlauf werden zwei Momente auffällig: die radiäre Anordnung des vom Nucleolus abströmenden Chromatins und namentlich die eigentümliche Lappung des Oocytenkerns während der Emission, die bei *Forskalia* (Fig. 19—22) viel stärker als bei *Agalma* (Fig. 26—28) hervortritt.

Als ich vor längerer Zeit nicht bei den hier beschriebenen Siphonophoren, sondern in den Oocyten von *Physophora hydrostatica* FORSKÅL solche Lappenkerne sah, zog ich dieses Material wegen des Verdachtes der Schrumpfung nicht zu weiteren Untersuchungen heran. Bei *Forskalia* begegnete mir nun nach den verschiedensten Fixierungen, die ich für dasselbe Exemplar anwandte, und bei allen überhaupt untersuchten Exemplaren die Erscheinung mit solcher Regelmäßigkeit, daß ich sie für normal halten muß. Gegen ein Kunstprodukt spricht vor allem, daß alles übrige in denselben Präparaten wohl erhalten ist, daß ferner die Lappung sich auf das Emissionsstadium beschränkt und die jüngern wie die ältern Kerne in denselben Präparaten die gewöhnliche glatte Oberfläche zeigen. Gegen den Schrumpfungsverdacht kommt schließlich noch besonders in Betracht, daß irgendwelche leere Schrumpf Räume, die ja bei Kernschrumpfungen niemals fehlen, auch nicht im geringsten vorhanden sind.

Bevor ich mich der Beschreibung im einzelnen zuwende, sei hier gleich bemerkt, daß für *Forskalia* die Figg. 19—25 in geringerer Vergrößerung als die Figg. 13—18 und ebenso für *Agalma* Fig. 26—29 stärker vergrößert als Fig. 30—33 gezeichnet sind, was bei Vergleichung der Volumzunahme des Kerns zu beachten ist.

Werden bei *Forskalia* in der an Fig. 18 (Emissionsbeginn) sich anschließenden Stadien die Stauungskuppen durch aus dem Kern nachdrängendes Chromatin größer, wobei offenbar die Verteilung im Zelleib nicht in dem Maße fortschreitet als neues Chromatin anrückt, so bilden sie für die Volumzunahme des Kerns ein schwer zu überwindendes Hindernis. Infolgedessen treten die Teile der Kern-

oberfläche, die noch nicht von Chromatinkuppen besetzt sind, zwischen den besetzten gegen den Zelleib vor. Auf diese Weise erklärt sich das rasche Zustandekommen von Bildern, wie Fig. 19 eines wiedergibt. Zwischen den chromatinfreien Ausbuchtungen liegen die durch Emissionsstauung zurückgehaltenen Teile der Kernoberfläche. Daher kommt es auch, daß bei anfänglich reichlicher Emission die Lappung relativ am stärksten ist und bei ihrem Weitergang und der allmählichen Verteilung des gestauten Chromatins die Lappung nach und nach verstreicht. Die Figg. 20 und 21 illustrieren mittlere und spätere Stadien der Emission bei *Forskalia*. Man sieht, wie die Kernlappen an Zahl und die Ausbuchtungen an Tiefe abnehmen im Zusammenhang mit der raschern Verteilung des Emissums in dem wachsenden Zelleib. In Fig. 20 links ist eine besonders chromatinreiche (auch dem Nucleolus besonders naheliegende) Stelle der Kernoberfläche vom Schnitt getroffen, die daher auch von großen Ausbuchtungen des Kerns umwallt wird. Nach dem Ende der Emission erlangt der Kern, sobald die letzten Stauungen aufgeteilt sind, wieder eine glatte Oberfläche bei kugliger Gestalt. In Fig. 22 ist für *Forskalia* dieser Zustand nahezu erreicht. Bei *Agalma* ist, wie gesagt, die Kernlappung nicht so auffallend. Immerhin ist sie zu Beginn der Emission deutlich erkennbar (Fig. 26). Da die Ausbuchtungen des Kerns nicht sehr groß sind, so verstreichen sie auch rascher. In dem mittlern Stadium der Fig. 27 sind sie aber noch erkennbar, während sie bei dem spätern Stadium der Fig. 28 so ziemlich und beim Emissionsende (Fig. 29) völlig verschwunden sind.

Die während der Emission im Kerninnern über das Verhalten des Chromatins unserer Betrachtung zugänglichen Verhältnisse erscheinen einfach. Der chromatische Nucleolus nimmt an Umfang zu. Von ihm strömt ständig Chromatin ab, das sich im ganzen Kern, ohne besondere Straßen zu bevorzugen, zur Membran begibt. Der Kernraum ist daher mit feinsten chromatischen Partikeln erfüllt, die namentlich in nächster Nähe des Nucleolus wie von diesem ausstrahlend aussehen (Fig. 19—21 von *Forskalia*, Fig. 26—28 von *Agalma*).

### c) Die Postemissionsstadien.

Nach Ablauf der Emission rekonstruieren sich aus dem im Kern verbliebenen Chromatin die Chromosomen für die Reifeteilungen, während der Zelleib mit deutoplasmatischen Substanzen versehen

wird. Jede Oocyte wird jetzt von dem medusoiden Gonophor umgeben, dessen Gastralsystem ihr allseitig reichlich Nahrung zuführt.

Bei Betrachtung des Kerns im ganzen ist neben einer nicht allzu beträchtlichen Volumzunahme das schon erwähnte Verstreichen der Ausbuchtungen auffällig. Der von äußerem Druck unbeeinflusste Kern hat weiterhin eine ungefähr kuglige Gestalt und eine glatte Oberfläche, bis er sich der Eioberfläche nähert und ihr anschmiegt, wo er etwas abgeplattet wird und die der Auflösung vorausgehenden feinen Fältelungen der Membran sichtbar werden.

Das Chromatin gibt seine Konzentration im Nucleolus und die radiäre Anordnung der abströmenden Partikel auf. Die lockere kernsaftreiche Grundstruktur, an sich dem reinen Cytoplasma gleichend, bleibt von regellos liegenden Chromatinpartikeln in feiner Verteilung erfüllt. Wichtig ist die fortschreitende Entchromatisierung des Nucleolus und das gleichzeitige Erscheinen chromatischer Ansammlung in fädiger Gestalt im Keimbläschen.

Bei *Forskalia* erfolgt die Entfärbung des Nucleolus mehr in seiner ganzen Ausdehnung gleichmäßig, wenn auch manchmal einzelne hellere Partien schon früh auftreten. Fig. 22 und 23 geben Bilder von verschiedenen fortgeschrittenen Entchromatisierungen. Bei *Agalma* sind es die zentralen Teile des Nucleolus, die zuerst chromatinfrei werden und sich mit zahllosen kleinen Vacuolen anfüllen, die sich nach und nach zu größeren vereinigen. Schließlich wird ein farbloser Inhalt von einer nunmehr dünnen Rindenschicht umschlossen. Die Figg. 28—32 illustrieren das Gesagte. Der chromatinfreie Nucleolus erleidet die gewöhnlichen Auftreibungen durch Vacuolen, die ihn an Umfang zunehmen lassen, ohne hier aber wie z. B. bei *Aequorea* (S. 619) seine Kugelgestalt erheblich zu verändern. Mit den andern nicht in den reifen Eikern eingehenden Residuen des Keimbläschens wird der Nucleolus bei dessen Auflösung in den Zelleib ausgestoßen und wohl resorbiert.

Vergleichen wir, um das weitere Schicksal des Chromatins kennen zu lernen, die in Fig. 28—32 abgebildeten Keimbläschen von *Agalma*, so sehen wir parallel zu den geschilderten Veränderungen des Nucleolus (und zu den der Konstitution des Eileibs dienenden Prozessen, von denen noch zu handeln sein wird) Folgendes: Waren während der Emission außer dem im Nucleolus lokalisierten Chromatin nur die feinen abströmenden Partikel zu bemerken, so sind in Fig. 28 (Ende der Emission) bereits allenthalben größere chromatische Körnelungen wahrzunehmen, die hier noch regellos verteilt

erscheinen. Im nächsten Stadium (Fig. 29) treten in schwacher Andeutung solche Chromatinverdichtungen in linearer Anordnung auf, die in Fig. 30 schon als deutliche Fädchen erkennbar sind. Die spätern Stadien geben nun immer deutlichere Ansichten des zu fädigen Bildungen sich verdichtenden Chromatins (Fig. 31 und 32), das die Chromosomen der Reifeteilungen darstellt, sobald der zunehmende Konzentrationsprozeß beendet ist. Der freie Kernraum des großen Keimbläschens ist der Schauplatz dieser Vorgänge. In den Präparaten finden sich natürlich weit mehr Übergänge der Stadien, als ich hier zeichnerisch wiedergebe, und die Variierung der Schnittdicke wie die Bewegung der Mikrometerschraube gestattet den chromatischen Fäden viel mehr zu folgen, also einen klareren Eindruck zu vermitteln, als das die Ausschnitte liefernden Flächenbilder vermögen. Je mehr man die angewandte Vergrößerung steigert, desto mehr treten die Beziehungen der Fadenbildungen zu den im Kern verteilten Chromatinpartikeln hervor. Die Fäden werden aber dann in dichtere Lagerungen der Partikel aufgelöst. So zeigt Fig. 22 von *Forskalia* den Anfang dieses Prozesses. Später tritt ein axialer Faden dichter Substanz deutlicher zutage, um den noch weniger dichte Substanz sich lagert, wie die Fig. 23 (*Forskalia*) darstellt. Diese Vorstadien der Chromosomen weichen von den sogenannten Lampenbürstenformen in der Weise ab, als die Gebilde keine substanziellen Kontinuitäten, sondern zusammen-tretende Partikel darstellen. Es besteht aber keine Veranlassung für unsern Fall ein granuliertes Ausfallen vitaler Kontinua bei der Fixation anzunehmen, da gerade die auch anderweitig beobachtete Erscheinungsweise des Chromatins in diskreten Partikeln sich der Gesamtheit der hier untersuchten Zellvorgänge in engem Anschluß an die der Chromosomenrekonstruktion vorausgehenden Prozesse einfügt. Nach der Integration der Chromosomen restiert noch in diese nicht mehr aufgenommenes Chromatin.

Die Richtungskörperbildung geht erst nach der Eiablage vor sich. Zu ihrer Betrachtung an Schnittpräparaten steht mir kein Material zur Verfügung, da ich abgelegten Laich nicht fixiert habe.

### 3. Der Zelleib der Oocyte.

Wir können uns hier wieder aus den S. 619 angeführten Gründen kurz fassen.

Wichtig ist die Konstatierung der Achromasie des Zelleibs aller Stadien vor der diffusen Emission. Ich fand weder in der dünnen

Plasmaschicht, die den Oogonienkern umgibt, noch im Cytoplasma der ihren Kernvorgängen nach heteropolisch erscheinenden jüngern Oocyte irgendwelche Einlagerungen (Fig. 13—17). Fäden im „Bouquetstadium“ eine Abstößung von Chromosomenenden statt, die bei lokal aufgelöster Kernmembran in den Zelleib treten, so müßte in Stadien wie Fig. 15 etwas davon zu bemerken sein, auch wenn eine rasche Auflösung der hier etwa im Sinne einer Reduktion eliminierten Substanz vorkäme.

Das bei und nach der diffusen Emission im Zelleib sich verteilende Chromatin ist den Wabenwänden eingelagert. Bei *Forsskalia* erfolgt die Ausbreitung von den Stauungskuppen in kompakter abrückenden Chromatinherden, die nach und nach sich weiter verteilen. Daher weist der Zelleib der Figg. 19—22 außer bereits fein verteiltem Chromatin zahlreiche stark färbbare, größere Einlagerungen auf, die bei *Agalma* (Fig. 27—28) weniger auffallen. Dagegen kommt es hier vorübergehend zur Bildung einer Art von Chromidialnetzen, d. h. es treten einige Partien des Zelleibs, die stärker als die übrigen mit Chromatin besetzt sind, vor den andern hervor und gewinnen infolge der Einlagerung des Chromatins in die Wabenwände ein netzartiges Aussehen (Fig. 29). Solche Ungleichheiten der Verteilung auch noch bei erreichter Chromasie werden bei der nun einsetzenden Dotterbildung ausgeglichen.

Zwar ist seit der Emission die Zelle auch schon gewachsen (man vergleiche die Figg. 19—22 von *Forsskalia* und 26—29 von *Agalma* untereinander), ihre auffallendste Vergrößerung erfährt sie aber erst durch die Ansammlung des Dotters. Ohne auf die Bildung der deutoplasmatischen Substanzen einzugehen, sei nur gesagt, daß sie von der Peripherie nach dem Kern zu stattfindet (Fig. 30). Anfangs werden kleine Dottervorstufen ausgeschieden (Fig. 24 von *Forsskalia*), die sich vergrößern und untereinander vereinigen. Fig. 25 zeigt außer den zahllosen kleinen Deutoplasmakugeln auch schon größere in allen Abstufungen, die eine gewisse konzentrische Schichtung erkennen lassen. Je mehr die Oocyte sich der Reife nähert, desto mehr wird die Dottersubstanz verflüssigt. Daher kommt es zur Ausbildung riesiger Schollen, die sich gegeneinander abplattend im Schnittbild als unregelmäßige Polyeder erscheinen (Fig. 33 von *Agalma*). Die endgültigen Dotterschollen bleiben durch Plasmawände voneinander getrennt, in die auch die für die sekundäre, relative Achromasie des Reifeies charakteristischen Chromatinkondensationen eingelagert sind. So ist der Reifeileib mit einem

Gerüst chromatinführenden Cytoplasmas durchsetzt und außerdem von einer dünnen Mantelschicht derselben Art umgeben. Eigentliche Eihüllen werden nicht gebildet.

#### 4. Zusammenfassung.

Nach der letzten Oogonienteilung strecken sich die Chromosomen in dem um sie abgegrenzten Kern zu Fäden, deren Chromatin in der von der teilenden Ebene abgewandten Kernseite zuerst eine Auflockerung erfährt, während ebenda ein Nucleolus erscheint. Bald findet die Auflockerung der Chromatinfäden im ganzen Kern statt, und das Chromatin sammelt sich im Nucleolus. Von da aus erfolgt eine diffuse Emission durch die Membran, die zur Bildung von Stauungskuppen führt. Wo die Kernoberfläche von Kuppen freibleibt, bilden sich eigenartige Ausbuchtungen, die nach der Emission wieder verstreichen. Im postemissionalen Keimbläschen verläßt das Chromatin den Nucleolus wieder, dessen achromatischer Restkörper der gewöhnlichen Vacuolisation und schließlichen Resorption verfällt, während die Chromosomen sich rekonstruieren. Im Zelleib wird von der Chromasie an reichlich Dotter gebildet, dessen scholliges Endstadium im Reifei überall von chromatinführendem Cytoplasma durchsetzt wird, das auch die oberflächliche Schicht des Eies ausmacht.

### III. Theoretische Ergebnisse.

Da die vorstehend mitgeteilten Befunde sich denen über die Eibildung bei Medusen und Echinodermen als verwandte Fälle anschließen, so ist es klar, daß ihre theoretische Verwertung in Übereinstimmung mit den früher gewonnenen Deutungen geschehen muß.

Ich verweise vor allem auf die methodologischen Erörterungen, die ich in meiner *Pelagia*- (1910, p. 188 ff.) und namentlich in der Echinodermenarbeit (1911, p. 578 ff.) gegeben habe, ohne deren Berücksichtigung ein Verständnis der Ausführungen nicht möglich ist. Von ihrem weitem Ausbau hoffe ich, daß die phänomenalistische Betrachtungsweise zeigen wird, wieweit überhaupt die auf bestimmte technische und theoretische Mittel angewiesene cytomorphologische Forschung Einsicht in die Lebenserscheinungen zu geben vermag. Doch sollen diese Darlegungen erst unter Beziehung auf ein größeres, der Ontogenesis entnommenes Tatsachenmaterial vorgebracht werden.

Hier sei unter Beschränkung auf eigene Untersuchungen, deren Verhältnis zu den Angaben anderer Autoren in den Literaturbesprechungen meiner Arbeiten angegeben wird, das über das Verhalten des Chromatins im Kern produzierender<sup>1)</sup> Zellen Ermittelte zusammengestellt.

Dazu muß wieder daran erinnert werden, daß das Chromatin als cytomorphologische Substanz nicht mit einem bestimmten physikalisch-chemisch definierten Stoff identifiziert werden darf. Die phänomenalistische Betrachtung ist bemüht festzustellen, wie die bei der Mitose in den Chromosomen lokalisierte Substanz sich in andern Zellzuständen verhält. Bei solchem Verfahren wird über die physikalisch-chemischen Vorgänge nichts ausgesagt, sondern als „Chromatin“ wird ein Kontinuum von Erscheinungen verfolgt, und mit bestimmten (technischen und theoretischen) Mitteln ergibt sich der Verlauf von biologischen Geschehnissen, an denen, wenn sie einmal als solche festgestellt sind, Physik und Chemie sich versuchen mögen. Es besteht natürlich von vornherein die größte Wahrscheinlichkeit, daß unser Chromatin sich dann auf das mannigfaltigste stofflich auflösen wird. Es wird z. B. das extranucleäre Chromatin, etwa die intervittellinen Kondensa des Reifeileibs sich vielleicht physikalisch und chemisch (etwa bei Photographie mit ultravioletten Strahlen oder bei Verdauungsversuchen) ganz anders ausweisen als die Stoffe der Chromosomen einer Mitose oder eines chromatischen Nucleolus. Es werden sich nicht nur bei verschiedenen Zuständen derselben Zelle Unterschiede zeigen, sondern Differenzen der cytomorphologisch analogen Zustände in den Zellgenerationen herausstellen. Ja gerade bei der Inanspruchnahme des Chromatins als Idioplasma ist zu erwarten, daß bei den systematischen Arten diese Substanz sich in physikalisch-chemischer Hinsicht verschieden verhält. Da wird vielleicht der Satz zu Recht bestehen: Die Zellmorphologie gilt überall, die Chemie nur für den speziellen Fall. Gegenwärtig muß jedenfalls gesagt werden, daß die mikrochemischen Ergebnisse, um der Einsicht in das Zellenleben zu dienen, erst der cytomorphologischen Orientierung bedürfen, zu der eben die phänomenalistische Betrachtungsweise führt.

---

1) Um vorläufig über das Problem des Verhältnisses der Zelle zum Organismus zu orientieren, unterschied ich (Echinodermen, 1911, p. 581 f.) zwischen Zellformation, d. h. die Zellen vermehren und ordnen sich zu bestimmt gefügten Aggregaten, und Zellproduktion, d. h. die Zellen erzeugen Stoffe, die in ihnen verbleiben oder von ihnen abgeschieden werden.

Wenden wir uns nach diesem Exkurs den Kernen produzierender Zellen zu:

Durch Abgrenzung einer enchylemareichen Region um die Chromosomen (eine eben vollzogene Teilung angenommen) tritt der Kern in Erscheinung.

Das Chromatin geht in den Assimilations- und Emissionszustand über, und die Nebenprodukte des Kernstoffwechsels erhalten eine bestimmte Lokalisation. Die Art und Weise wie diese Umlagerungen verlaufen, verleihen den Präemissionsstadien ihr Gepräge:

α) An die Telophase der Teilung anschließend zeigen die Chromatinfäden eine polare Anordnung, zerstreuen sich dann im Kernraum, um schließlich in der Bildung mehrerer verschmelzender holochromatischer Nucleolen aufzugehen. Die Excrete<sup>1)</sup> werden in einem besondern achromatischen (dem sog. exzentrischen) Nucleolus deponiert (Oocyte von *Pelagia*).

β) Der Teilung folgt eine polare Anordnung der Chromatinfäden, die sich dann im Kernraum zerstreuen. Es werden anfangs mehrere Nucleolen gebildet, die sich zu einem vereinigen, der weiterhin als merochromatischer Amphinucleolus erscheint, indem sein Außenteil Chromatin, sein Innenteil die Excrete speichert (Oocyten der Echinodermen).

γ) Noch während der an die Teilung sich anschließenden polaren Anordnung der Chromatinfäden erfolgt die Verteilung des Chromatins, das in seiner Gesamtheit in den von Anfang an einzigen Nucleolus verlagert wird. Nach dem Abströmen des Chromatins am Ende der Emission bleibt vom Nucleolus der die Excrete speichernde Restkörper übrig (Amphinucleolus der Oocyten von *Forskalia* und *Agalma*).

δ) Aus der fädigen Lagerung verteilt sich das Chromatin auf dem Liningerüst des Kerns, während die Excrete zu achromatischen Nucleolen zusammentreten. Es kann dabei die Emission schon bei noch fädigem Chromatin einsetzen (Oocyte von *Aequorea*) oder erst nach vollzogener reticulärer Verteilung beginnen (skelettbildende Mesenchymzelle des *Strongylocentrotus*-Pluteus).

Bei der Emission treten, wenn sie von einem als Assimilationszentrum fungierenden Nucleolus aus erfolgt, zentrifugale zur

---

1) Unter Excreten verstehe ich hier ganz allgemein die bei jeder Funktion entstehenden Abbaustoffe.

Kernoberfläche führende Chromatinstraßen auf, die bei reticulär vertheiltem assimilierenden Chromatin nicht erkennbar sind. Beim Passieren des Chromatins durch die Membran sind keinerlei Auflösungen, noch viel weniger Zerreibungen dieses im fixierten Präparat stets deutlich wahrnehmbaren Gebildes zu konstatieren. Es wäre Aufgabe einer mit andern Methoden arbeitenden Untersuchung, festzustellen, in welchem Aggregatzustand die für unser Chromatin in Betracht kommenden Stoffe aus der wohl mit andern Dichtigkeits- und Druckverhältnissen ausgestatteten Kernregion in den Zelleib übertreten. Je nach dem Lageverhältnis der größten Cytoplasmamasse als des Produktionsortes zum Kern geht die Chromatinemission allseitig aus dem Kern, der zentral in der Zelle liegt, oder einseitig aus dem exzentrisch situirten Kern vor sich. (Beide Fälle in den skeletbildenden Mesenchymzellen des *Strongylocentrotus-Pluteus*.) Für uns bieten sich folgende Erscheinungen:

α) Es kommt an der Kerngrenze zur Stauung des wandernden Chromatins, die zur Bildung intranucleärer Kuppen führt. Nach erfolgtem Passieren der Kernmembran häuft sich das Chromatin unter den andern Bedingungen des Zelleibs zu extranucleären Kuppen an, die natürlich ihrer Lage nach mit den intranucleären, die allerdings auch fehlen können, korrespondieren. Erst von den Kuppen aus findet die weitere Verteilung im Zelleib statt. (Innere und äußere Kuppen in den Oocyten der Ascidien und der meisten Medusen, nur äußere Kuppen in den Oocyten von *Aequorea*.)

β) Das Chromatin strömt ohne Kuppenbildung vom Kern in den Zelleib ab. Eine nur minimale Stauung läßt der Kernmembran zahllose Chromatinpartikel dicht eingelagert erscheinen (Oocyten der Echinodermen).

Die Kernvorgänge, die der Emission folgen, sind in Zellen, die noch zu weitem Teilungen schreiten, beherrscht von der Rekonstruktion der Chromosomen. Als solche Fälle kommen für uns die Oocyten in Betracht. Wie ich schon in meiner Ascidienarbeit und für die *Pelagia*-Oogenese (1910, p. 193) ausführte, erblicke ich in der Chromatinemission die Gelegenheit, wo der Kern an den Zelleibvorgängen Anteil nimmt. Das der Emission folgende „Keimbläschen“-Stadium bleibt dann der Integration des in die folgenden Zellgenerationen eingehenden Chromatins reserviert. Die lange Dauer dieses Stadiums (außerdem durch die parallel gehenden Zelleibprozesse bedingt) und die Volumzunahme des Kernes auch noch nach der Emission mag ihren Grund in der Komplikation dieses

Prozesses haben. Die chromosomale Lokalisation einer quantitativ und qualitativ genau bestimmten Substanz in bestimmtem gegenseitigen Lageverhältnis ihrer Teile erfordert eben lange Zeit und großen Raum. Erst mit der Auflösung des Keimbläschens kondensiert sich das Chromatin zu den Teilungschromosomen. Mit dem abströmenden Kernsaft und den Excretnucleolen wird dabei auch noch restliches Chromatin, das in die Chromosomen keine Aufnahme mehr gefunden hat, eliminiert. Im Zelleib verfällt es der Resorption. Die Annahme liegt nahe, es für restierendes, nunmehr funktionsloses Emissionschromatin zu halten. Über andere Fälle als die von Oocyten angeführten verspricht später zu behandelndes ontogenetisches Material Aufklärung. Erwähnt sei nur noch, daß für die skelettbildenden Mesenchymzellen des *Strongylocentrotus-Pluteus* die Möglichkeit einer mehrmaligen Emission zwar besteht, aber eine Erholung zu neuer Teilung (also Chromosomenrekonstruktion) nicht mehr vorkommt. Je nach der Lagerung des Chromatins während der Emission verändert sich das Kernbild während der Chromosomenrekonstruktion in verschiedener Weise.

α) Die holochromatischen Nucleolen verschwinden, wenn das Chromatin sich wieder zu fädigen Bildungen umlagert (Oocyte von *Pelagia*).

β) Die merochromatischen Nucleolen verlieren ihren chromatischen Bestand, und der achromatische Restkörper verfällt derselben deformierenden Vacuolisation wie ein von Anfang an achromatischer Excretnucleolus (Oocyten der Ascidien, Echinodermen, *Forskalia*, *Agalma*).

γ) Wo die Lockerung der Chromatinfäden erst Hand in Hand mit der Emission erfolgt, kehrt das Chromatin nach einem Stadium maximaler Zerstreung am Emissionsende direkt wieder zur Teilungslokalisation zurück (Oocyte von *Aequorea*).

Wie auf Grund dieser Ergebnisse die biologische Theorie des Chromatins vorläufig formuliert werden kann, wenn wir noch sein extranucleäres Verhalten hinzuziehen, habe ich in der Echinodermen-Arbeit (1911, p. 587 ff.) und in meinem Grazer Vortrag skizziert — einem Versuch, die ununterbrochene Erscheinungsreihe „Chromatin“ bei Formation und Produktion der Zellen in sinnvoller Weise wirksam nach Revision aller Darstellungsmittel zu zeigen (s. auch p. 645 f.).

---

Hier seien nur noch einige Worte zur Eibildung der Siphonophoren angefügt:

Es gilt, für das Zusammenwirken von Kern und Zelleib bei der Eibildung die Beteiligung des Kernes zeitlich und ihrer Art nach zu präzisieren. Eine ständige Abhängigkeit der in der Kernregion lokalisierten Substanzen vom Zelleib besteht, solange im Kern Assimilationsvorgänge stattfinden; denn dessen Lage bringt es mit sich, daß die Nährstoffe dem Plasma entnommen werden müssen. Gewisse oben näher behandelte Nucleolenerscheinungen machen es wahrscheinlich, daß die Excrete dieses Stoffwechsels nur dann eine Entfernung aus dem Kern erfahren, wenn diese intracelluläre Abgrenzung beim Eingang zu einer Teilung überhaupt aufgegeben wird. Sie werden dann im Plasma resorbiert bzw. einer endgültigen Entfernung aus der Zelle zugeführt. Hinsichtlich des spätern Schicksals der Eizelle ist es von den Kernsubstanzen das Chromatin, das an der Konstitution des Furchungsplasmas bestimmten Anteil nimmt. Zeitlich ist das Eintreten dieser Wirksamkeit durch die Emission genau festgestellt. Über die Wirkungsweise ermittelt unsere Betrachtung, daß es sich bei der Ausstattung des Eileibes mit Reservestoffen nicht um eine direkte Umwandlung des Emissums in Deutoplasma, sondern um eine Anregung zu solchen Bildungen vom Cytoplasma aus handelt und zwar in einer determinativen Weise, die auch Bezug hat auf den Ausfall der spätern Furchung. Von Interesse ist, daß die früher vielfach für rege Kernaktivität angegebene Bildung amöboider Fortsätze bei der Siphonophorenoocyte mit der Emission zusammenfällt, wobei allerdings auf Rechnung der „Aktivität“ die Emission und erst in zweiter Linie die Lappung (als Nebenerscheinung durch die Emission hervorgerufen) kommt. Von dem Lappenkern ganz verschieden ist die eigenartige Fältelung des Keimbläschens, das sich zur Auflösung vorbereitet. Zwischen Lappung und Fältelung liegt ja gerade jener saftreiche Kern von glatter Oberfläche, der keine aktiven Beziehungen zu den Zelleibvorgängen aufweist und in dem die Rekonstruktion der Chromosomen vor sich geht. Ebenso wenig darf das bei vollendeter Chromosomenintegration im Kern noch vorhandene Restchromatin, wenn es bei Auflösung der Kernmembran in den Zelleib gelangt, mit den Kinetochromidien der Emission verwechselt werden, obwohl es gerade mit diesen gleicher Art (eben restierendes seinerzeit nicht emittiertes Emissionschromatin) sein mag.

Erwähnt sei noch die Möglichkeit einer ganz andersartigen Deutung der Oocytenprozesse, zu der eine flüchtige Betrachtung der Präparate führen könnte. Man könnte annehmen, daß die der Kern-

membran innen oder außen anliegenden Chromatinkuppen einen zeitweiligen Aufenthalt des Kernchromatins darstellen. Hierhin würde das Chromatin zeitweilig verlagert, um zur Rekonstruktion der Chromosomen wieder in während der Verlagerung nach außen der Beobachtung unzugängliche, im Kerninnern persistierende Substrate zurückzukehren. Damit wäre einem aprioristischen Postulat nach individuellen Konstanten Genüge geleistet. Die Art des Zusammenwirkens von Kern und Zelleib erführe eine nähere Aufklärung nicht. Gegen diese Deutung spricht der Verlauf der ganzen Eiwachstumsphase, namentlich die Verteilung des Chromatins der extranucleären Kuppen im Zelleib, die noch dazu andauert, wenn im Kern die Chromosomenrekonstruktion bereits beginnt; die Chromasie des Zelleibs im Anschluß an die Emission; die Kontinuität, die für alles extranucleäre Chromatin bis zu seinem Ursprung aus dem Kerninnern zu verfolgen ist; schließlich die Emission in Zellen, die zu keiner Teilung mehr schreiten (z. B. die skelettbildenden Zellen des Pluteus), bei denen also die Verlagerung des Chromatins nach außen zum Zweck der Chromosomenrekonstruktion ergebnislos wäre.<sup>1)</sup> Nach all dem scheint mir erwiesen, daß diese Deutungsmöglichkeit mit den Untersuchungsergebnissen in keine Harmonie gebracht werden kann.

#### IV. Die Angaben anderer Autoren.

Im Folgenden sind hauptsächlich solche Arbeiten besprochen, die ich bisher noch nicht herangezogen habe. Namentlich sollen die neuesten Erscheinungen, die sich mit den hier berührten Fragen beschäftigen, berücksichtigt werden.

##### 1. Über die Eibildung der Siphonophoren.

Es gibt wenige cytologische Untersuchungen über die Oogenese der Cnidarien. In der *Pelagia*-Arbeit (1910, p. 197 ff.) habe ich das auf unsere Betrachtungen bezügliche von den Befunden und Schlüssen früherer Bearbeiter der Meduseneibildung zusammengestellt.

Über die Eibildung der Siphonophoren ist mir überhaupt keine speziell cytologische Untersuchung bekannt geworden. Die spärlichen Beobachtungen, die gelegentlich anderer Untersuchungen gemacht wurden, stimmen mit meinen genauern Befunden gut überein.

---

1) Wie die Rekonstruktion in den Vorfahren solcher Zellen verläuft, habe ich in der Echinodermenarbeit (1911, p. 568 ff.) gezeigt.

WEISMANN (1883) fällt das gelappte Aussehen der Oocytenkerne gewisser Stadien bei *Hippopodius neapolitanus* KÖLLIKER auf. Er erwägt die Möglichkeit der Schrumpfung, die KORSCHOLT (1890) für unwahrscheinlich erachtet. Von der Eibildung bei *Hippopodius hippopus* FORSKÅL gibt STECHE (1907) gelegentliche Abbildungen und Notizen. Er beobachtet zuerst runde Kerne, dann gelappte mit Chromatin zwischen den Lappen: „Dabei verleiht das Chromatin, das sich am Rande des Kerns als eine fast homogen erscheinende Schicht anordnet, dem ungefärbten Kernplasma eine mehr oder weniger lappig-zackige Gestalt.“ Dann wird Chromatin ausgestoßen, und es erscheinen wieder runde Kerne.

CHUN (1891) findet in den jüngsten Oocyten von *Stephanophyes superba* CHUN einen runden Kern, in den mittlern und größern aber neben dem gewöhnlichen Keimbläschen („Großkern“) einen „Kleinkern“, der später wieder verschwindet. Er hält die Entstehung des Kleinkernes durch Knospung aus dem Großkern für wahrscheinlich und deutet ihn als Stoffwechselkern. Ich habe bei *Forskalia* und *Agalma* nichts dergleichen gefunden. Vielleicht sind aber die S. 628 erwähnten, von den Stauungskuppen kompakt abrückenden Chromatinherde von *Forskalia* mit jenem Kleinkern zu analogisieren. In ähnlicher Weise fand ich bei Ascidien den „Dotterkern“ von *Ciona* aus einer als Ganzes vom Kern abrückenden Chromatinkuppe sich bilden (1909, p. 273).

Vom Nucleolus des reifenahen Keimbläschens der *Physophora hydrostatica* FORSKÅL sagt O. HERTWIG (1878): Er „besteht aus einer dünnen Rindenschicht, die nach innen scharf abgegrenzt ist, und aus einer helleren centralen Substanz. Es hat also den Anschein, als ob der Keimfleck eine große Vacuole in seiner Mitte enthielte“. In fig. 13 auf tab. 9 gibt er eine Abbildung, der meine Fig. 32 von *Agalma* ganz ähnlich ist. In seiner Monographie der Nucleolen beschreibt MONTGOMERY (1899, p. 451—455, fig. 204—212) einen Keimfleck, der wahrscheinlich einer *Rhodalia*-Species angehört, als sehr groß und stark vacuolisiert. Außerdem sollen manchmal kleine Nucleolen vorkommen. Auf diese ist aber wohl, da die Fixation nur in Alkohol geschah und mehrkernige Zellen in Degeneration in den Präparaten sich fanden, kein Gewicht zu legen.

Das reife Ei von *Physophora* ist nach O. HERTWIG (1878) hüllenlos, und sein Zelleib besteht aus einer Rindenschicht feinkörnigen Protoplasmas und einer Markschiicht aus großen gegenseitig sich abplattenden, durch dünne Protoplasmaewände getrennten Dotterele-

menten. Mit der fig. 10 auf tab. 9 stimmt meine fig. 33 von *Agalma* überein.

## 2. Über methodologische Fragen.

In den methodologischen Erörterungen, die ich dem theoretischen Teil meiner Echinodermenarbeit (1911, p. 578 ff.) vorausschickte, bemühte ich mich, die Metaphysik, die zweifellos unsere Zellforschung durchsetzt, zurückzudrängen oder doch wenigstens als solche kenntlich zu machen. Eine ähnliche Aufgabe erwuchs von selbst jenen Autoren, die unsere Wissenschaft in ihrer Gesamtheit darzustellen unternahmen. Es sei nur an die Werke O. HERTWIG'S, M. VERWORN'S und M. HEIDENHAIN'S erinnert. Da es aber bei ihnen mehr ihre philosophische Anschauung vom Leben ist, die sie zu ihren Resultaten führte, als kritische Betrachtung der tatsächlichen Forschungsmittel, so können sie hier nicht gewürdigt werden.

Als metaphysische Cytologie wurde die Annahme individualisierter Gebilde von geringerem morphologischem Werte als die Zelle und die Lehre vom Kerndimorphismus schon früher (Echinodermen, 1911, p. 589) besprochen. Aus den gleichen Gründen kann ich in HARTMANN'S (1910) neuer Annahme einer Polyenergidenatur der Metazoenkerne keinen Fortschritt der Erkenntnis erblicken. Was für Protozoen und die Riesenzelle der Geschwülste (1909) gelten mag, braucht noch kein Licht auf die intracellulären Verhältnisse der Metazoen überhaupt zu werfen. Es wird sich mehr und mehr herausstellen, wie bedenklich es ist, die Protozoen und noch dazu die parasitären Formen in ihren intracellulären Erscheinungen ebenso als prototypisch für die Metazoen hinzustellen, wie sie es für eine nach dem äußern Formwert urteilenden Morphologie (vergleichenden Anatomie) sind und wie es für die Aufstellung eines Stammbaumes der Individualitätsstufen dienlich sein mag.

Am unsichersten in der Zellforschung ist die Stellung der Mikrochemie. Ich bin auf S. 630 darauf zu sprechen gekommen. In seinem inhaltsreichen Werke läßt NĚMEC (1910) dem „Zellmorphologen“ den Vorwurf einer gewissen Leichtfertigkeit im Vertrauen auf seine Färbetechnik merken, der wohl einer revidierten Cytomorphologie gegenüber nicht mehr gemacht werden kann. Man darf NĚMEC nur in dem bestimmten Sinne, daß physikalisch-chemische Untersuchungen überhaupt erst nach phänomenalistisch ermitteltem Verlauf eines Zellprozesses vorgenommen werden können, zustimmen, wenn er sagt (p. 296): „Man muß wohl auch die rein beschreiben-

den, morphologischen Arbeiten über die Zellstruktur hochschätzen, aber dieselben müssen notwendig durch mikrochemische und experimentelle Untersuchungen ergänzt werden, wenn die Cytologie zu unzweideutigen Resultaten gelangen will.“ Übrigens ist seine Methodik vorläufig der unserigen ähnlich. Er kommt, auf fixiertes Material angewiesen, über den von mir (Echinodermen, 1911, p. 580) für die Cytomorphologie formulierten Funktionalstandpunkt nicht hinaus und meint (p. 298), daß „wir Unterschiede, die an fixiertem Material zwischen einzelnen Bestandteilen des Zellinhalts festzustellen sind, als Indizien für Unterschiede, die schon in vivo existiert haben, ansehen können.“ Was uns übrigens an den cellulären Vorgängen frappiert, ist, daß uns für eine gewisse Breite der Erscheinungen, deren Ausdehnung eben die Forschung ermittelt, bei cytomorphologischer Betrachtung stets Gleichartiges entgegentritt, während physikalisch-chemische Differenzen der Zustände und Arten sozusagen selbstverständlich sind. Wenn NĚMEC (p. 331) auch „bewiesen hat, daß sich auf mikrochemischem Wege Unterschiede zwischen Nucleolen und Chromosomen, zwischen diesen und den Chromatinkörpern, zwischen Cytoplasma und der Spindelsubstanz, zwischen dem Kernreticulum und der Kernmembran, zwischen diesem und dem Cytoplasma u. s. w. feststellen lassen“ —, so hat sich uns bei andersartiger Betrachtung z. B. im Chromatin eine biologische Erscheinungsreihe von weitgehender Kontinuität ergeben, innerhalb der sicherlich eine große Mannigfaltigkeit physikalisch-chemischer Prozesse abläuft.

Ähnliches gilt auch für die Ausführungen RŮŽIČKA's (1910 und Früheres), dessen Untersuchungsergebnisse wir nicht antasten, wenn wir seinen theoretischen Standpunkt, den er merkwürdigerweise gern als einen morphologischen formuliert, für keinen die Sachlage klärenden halten können. Unsere Zellforschung treibt keine vergleichende Morphologie im eigentlichen Sinne, aber noch weniger Physik oder Chemie, sondern sie ist zu einer Physiologie mit morphologischen Methoden besonderer Art (sofern sie von technisch Dargestelltem auf Vitales schließt), zu einer eben ihr eigenen Betrachtungsweise gezwungen. Ich spreche ganz allgemein von Phänomenalistik, um die Forderung der Befreiung von metaphysischem, historisch erworbenem Ballast zum Ausdruck zu bringen.

### 3. Über das Verhalten des Chromatins.

Über das Verhältnis des Chromatins zu den Nucleolen in der Oocyte eines Seesternes äußert sich JORDAN (1910). Sofern er chromatische Nucleolen, enge Beziehungen des Chromatins der Chromosomen zu diesen sowohl bei ihrer Bildung wie bei der Rekonstruktion der Chromosomen annimmt, stimmen mit seinen Befunden meine auf breiterer Basis gewonnenen Resultate überein.

Die Randnucleolen, die JÖRGENSEN (1910) im Oocytenkern von *Proteus* kurz nach dem Bukettstadium auftreten sah, bleiben während des ganzen Kernwachstums der Kernmembran dicht angelagert. Ihre Auflösung in fädige chromatische Substanz während der Chromosomenrekonstruktion ist mit größter Bestimmtheit auszuschließen. Überhaupt muß JÖRGENSEN „bei *Proteus* jeden morphologischen Zusammenhang zwischen Randnucleolen und Chromatinsträngen auf das entschiedenste leugnen“. JÖRGENSEN hält diese Nucleolen für Speicher von Stoffwechselprodukten während des Kernwachstums und vermutungsweise (im Zusammenhang mit seinen Anschauungen über die Dotterbildung, auf die wir noch zu sprechen kommen) für Lieferanten von Fermenten, die zu Plasmawachstum und Dotterbildung in Beziehung zu bringen seien. Ich würde die Randnucleolen von *Proteus* demnach JÖRGENSEN's ersterer Annahme folgend den Excretnucleolen einreihen. Das Chromatin erfährt von dem Bukettstadium aus eine Zerstäubung. Die Rekonstruktion der Richtungsspindelchromosomen wird eingehend geschildert. Sie findet während des Hauptwachstums von Kern und Eileib statt.

Mit MOROFF, der seine Erfahrungen, soweit sie Metazoen betreffen, aus der Oogenese der Copepoden (1909) geschöpft hat, stimme ich ziemlich überein, wenn er (1910, p. 76) sagt: „Der morphologische Ausdruck der aus dem Kern auswandernden Stoffe sind aber die Chromidien, deren Form und vor allem Färbungsvermögen vom Grad ihrer chemischen Umwandlung abhängt.“ Er wird aber ein Opfer seiner methodologischen Unsicherheit, indem er in den Nucleolen nur mehr Fabriken trophischen Chromatins und in den Zelldifferenzierungen Umwandlungsprodukte des Chromatins erblickt. Der Nucleolus kann nur als topographischer Begriff gebraucht werden. Es gibt Nucleolen, die gar keine substantiellen Beziehungen zum Chromatin aufweisen. Eine eindeutig-substantielle Erklärung der Nucleolenphänomene ist unmöglich (siehe *Pelagia*, 1910, p. 201 ff.). Gegen die Auffassung der Zellprodukte als Chromatinumwandlungen

spricht die Beobachtung, namentlich die Verschiedenheit der Produkte und bei der Eibildung das Fortbestehen der „Chromidien“ nach der Dotterbildung (Medusen, Echinodermen).

Dem Austritt chromatischer Substanz aus dem Kern hat BUCHNER (Centriol, 1910) an der Hand der Literatur eine Studie gewidmet, in der er zu folgendem Schluß kommt: Das Centriol (oder das in vielen Fällen durch diesen Körper repräsentierte Kraftzentrum) löst im Bukettstadium die Kernmembran auf. Der so aus dem Kern heraus entstehende Diffusionsstrom gibt den Chromidien Gelegenheit zum Austritt aus dem Kern. — Bei derlei handelt es sich aber sicher um keine Erscheinung von allgemeiner Bedeutung. Ich habe bei meinen Objekten beim Chromatinaustritt, der auch nicht bei polar orientiertem Kern beobachtet wurde, weder eine Wirksamkeit des Centriols noch eine Lösung oder gar eine Zerreiung der Kernmembran beobachten können (siehe auch S. 623). Wahrscheinlich kommt der Abstoung von Chromatinfadenenden im Bukettstadium eine andere Bedeutung als unseren Kinetochromidien zu.

Als Kinetochromidien dürfen wohl folgende Erscheinungen chromatischer Substanzen in Anspruch genommen werden, deren genetische Beziehung zum Kern der Zelle, in der sie gefunden werden, und deren Wirksamkeit bei der produktiven Leistung des Zellleibes von den Autoren angegeben wird:

ERHARD (1910) identifiziert die HOLMGREN'schen „Trophospongien“ in den Lebergangzellen der Schnecke mit Chromidien. In den Nebenhodenzellen der Maus wird durch die Tätigkeit des Chromatins im Zellplasma Secret gebildet.

Nach ISSAKOWITSCH (1910) nehmen die dem Kern entstammten Chromidien der Zellen der Randdrüsen bei der Siphonophore *Porpita* an der excretorischen Tätigkeit Anteil, indem sie zusammen mit dem Plasma, in dem sie sich befinden, durch eine chemische Umwandlung den Schleim liefern.

KUSCHAKEWITSCH (1910) findet Chromidien in den Nährzellen der Hodenanlage des Frosches.

In den Fettzellen, Önocten und Pericardzellen der Musciden kommt nach POPOFF (1910) Chromatinausscheidung des Kernes vor. Die Chromidien werden im Plasma verteilt und umgeformt. Regressive Metamorphose führt zu Fett- und ähnlichen Bildungen. POPOFF fügt diesen Fall dem in seinen Zellstudien ausgeführten Theoriengebäude ein.

GOLDSCHMIDT (1910) hält das Tigroid der Ganglienzellen von

*Ascaris* für Chromatin, dessen Kernabstammung er wahrscheinlich macht, und sagt im Sinne der neuern Formulierung der Chromidialapparatlehre: „Das Tigroid ist nicht eine Besonderheit der Ganglienzellen, sondern der spezifische Ausdruck einer allen Zellen zukommenden allgemeinen Gesetzlichkeit.“ Er findet wie ich das Chromatin stets den Wabenwänden einer Plasmastruktur im Sinne BÜTSCHLI's eingelagert.

Die Chromidien, die HIRSCHFELDER (1910) gelegentlich aus verschiedenen Zellen der Rotatorien erwähnt, dürften ihrer ganzen Beschreibung nach nur für die verschiedenen Drüsenzellen Geltung bewahren. Die Kopf- und Nervenzellen besitzen ein „intracelluläres Balkenwerk“, dessen Fäden die Chromidien gern anliegen. Dazu weist der Autor selbst auf die Fixationsschwierigkeiten bei Rotatorien hin. Solche „funktionelle“ Chromidialapparate sind verdächtig. Sie sind meistens eine Funktion schlechter Fixierung.

NĚMEC (1910) findet Chromidien (für botanische Objekte von TISCHLER, DERSCHAU, SCHILLER angegeben) eigentlich nur in den Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen von *Pritchardia robusta*. Vergeblich sucht er sie in Meristemen (wo ich ihr Fehlen im voraus vermutete, *Pelagia*, p. 194). Er denkt auch immer an den Austritt von Nucleolen durch die zerreißende Membran oder glaubt an mikrochemisch identifizierbare gelöste Substanzen. Gegen beides sind auf Tatsachen und methodologischen Erwägungen beruhende Bedenken geltend zu machen, die ich S. 638 schon anführte.

Schließlich muß noch auf Angaben eingegangen werden, die sich in den Arbeiten von JÖRGENSEN (1910) und BUCHNER (*Sagitta* 1910) finden.

Eine Chromatinemission, wie sie bei unsern Objekten in den Oocyten vorkommt, findet sich nach JÖRGENSEN (1910) bei *Proteus* nicht. Er lehnt daher die auf der Anwesenheit reichlichen Chromatins im Zelleib fußenden allgemeinen Theorien der Dotterbildung von POPOFF (Depressions-theorie) und GOLDSCHMIDT (Chromidialapparat) ab, muß aber allerdings die für Copepoden von MOROFF (1909) und Ascidien von mir (1909) genauer geschilderten Verhältnisse anerkennen. Für *Proteus* vermutet JÖRGENSEN die Teilnahme des Kernes an der Dotterbildung durch Abgabe gelöster, mit unsern Methoden nicht darstellbarer Stoffe, läßt also das Problem der Kooperation von Kern und Plasma offen. Will man den Fall von *Proteus* und wohl auch andern Amphibien nicht einstweilen dahin gestellt sein lassen und sollten sich nicht doch noch von den nach den Angaben allerdings als Excretspeicher anzu-

sprechenden, aber doch immerhin mit chromatischen Farbstoffen tingierbaren und bei ihrer Entstehung zu den Chromatinfäden in Beziehung stehenden Randnucleolen substantielle Beziehungen zu den Zelleiberscheinungen auffinden lassen, so wäre bei dem im Bukettstadium aus dem Kern polar austretenden Chromatin nach weitem Anknüpfungen Umschau zu halten. Schon in den Oogonien findet JÖRGENSEN Mitochondrien unbekannter Herkunft (p. 453), zu diesen treten dann in den jungen Oocyten von den Chromosomenenden (bei polarer Anordnung der Chromatinfäden im Kern) in großem Quantum abfließende chromatische Massen (p. 467). Dieses „Chromidium“ entzieht sich nun zwar nach einiger Zeit mit Einsetzen der ersten Fettspeicherungen der Beobachtung (p. 547 ff.), bildet aber in andern Fällen doch „eine Art ‚Kristallisationszentrum‘ für die neuanschließenden Fettschollen“ (p. 561). JÖRGENSEN verwehrt es nun allerdings anzunehmen, daß „der aus dem Kern als ‚Chromidium‘ ausgestoßene Anteil trophischer Kernsubstanz zur Aktivierung des Eiplasmas dient, sondern er degeneriert zu Fett“ (p. 603). Er will es lieber dem nach der Chromatinzerstäubung im Kern „neu anschließenden Oxy-Trophochromatin“ Stoffe liefern lassen, „denn wir sehen dieses neue Chromatin regelmäßig auf der Polseite des Kerns entstehen, wo im Plasma das Chromidium liegt usw.“ (p. 603). JÖRGENSEN'S ganze Untersuchung ist durchsetzt von chemischen Betrachtungen, die aber meines Erachtens in der gegenwärtigen Zellforschung den Chemiker wohl noch weniger befriedigen können als manchen Biologen. Hält man sich bloß an die cytomorphologisch wirklich vorliegenden Erscheinungen, so mögen vielleicht doch Beziehungen des Chromatins zu den Zellvorgängen gefunden werden. Diesem bei meiner Unkenntnis des Objekts (die mich auch eine andere Deutungsmöglichkeit der Befunde unterdrücken läßt) unmaßgeblichem Urteil darf ich doch die sichere Behauptung anschließen, daß trotz JÖRGENSEN'S umfangreichem Bericht noch weitere Untersuchungen der Amphibieneibildung wünschenswert erscheinen.

Das Ergebnis von BUCHNER'S (1910) Untersuchung der Keimbahn der Sagitten ist kurz folgendes (p. 270): „Eine Epithelzelle rückt in die Oocyte, degeneriert hier unter den Erscheinungen der Hyperchromasie und bildet einen chromatischen Körper, der [nach Abschluß der Reifung und Befruchtung bei der Furchung] stets nur in eine Tochterzelle gelangt. Auf späteren Stadien zerfällt er zu Chromidien, wobei sich Beziehungen zur Sphäre finden. Die Chromidien gelangen nur in das Plasma der Urgeschlechtszellen und verschmelzen

viel später — wenigstens im Ovar — mit dem Kern der Wirtszelle, in dem sie eine den Nucleolen entsprechende Rolle spielen.“ Entstammte der Keimbahnkörper dem Oocytenkern und lägen nicht seine eigenartigen Beziehungen zu dem Kern der Oocyten nächster Generation vor, so reihte sich der Fall von *Sagitta* dem an, was ich über die Bedeutung des Oocytenchromatins für die Furchung ermittelte (Echinodermen, 1911, p. 585 ff.). In Anschauung seines Ursprungs aber wird es überhaupt nicht gut sein, den Keimbahnkörper als Chromidium zu bezeichnen; denn wenn dieser Terminus nicht wenigstens für Gebilde reserviert bleibt, deren genetische Beziehungen zum Chromatin der Kerne, in denen sie gefunden werden, nachzuweisen sind, wird er bald alle Faßbarkeit verlieren oder Sonderbezeichnungen für verschiedene Chromidiensorten erfordern. Die Beziehung des Keimbahnkörpers zum Oocytenkern nächster Generation drängt die naheliegende Vorstellung, es handle sich um eine an sich bedeutungslose Begleitung der Keimbahn durch einen Fremdkörper, zurück und führt BUCHNER zur Annahme seines trophogamen Modus der Keimbahnbestimmung, den er durch lehrreiche Vergleiche aus der Literatur, die freilich meist jetzt dringend eine Neuuntersuchung verlangen, den gewohnten Anschauungen zu nähern sucht. „Es ist das Wahrscheinlichste anzunehmen, daß aus dem allgemeinen Fall der Versorgung des Eis mit Nährstoffen sich der spezielle abgeleitet hat, der noch dazu eine besondere Ausstattung der Geschlechtszellen mit solchen bezweckt“ (p. 281). Für *Sagitta* stellt BUCHNER eine Chromatinemission, wie ich sie z. B. in vorstehenden Untersuchungen wieder bringe, in Abrede. Er leitet ja vielmehr die chromatischen „Randkörper“ des Kernes von dem zerfallenen Keimbahnkörper her. Er „weiß keinen theoretischen Grund und sieht keine morphologischen Belege dafür, daß einerseits die Chromatinbrocken untergehen, andererseits neue im Kern entstehen. Der Kern enthält die zarten Fäden, an denen nie etwas von einer tropfenförmigen Substanzabstoßung zu beobachten ist, nie liegen überhaupt im Innern des Kernes Nucleolen und nie finden sich beide Bildungen ‚Mitochondrien‘ und ‚Randnucleoli‘ zugleich“ (p. 259). Dazu will ich mir die Bemerkung erlauben, daß ich bei *Aequorea* auch bei noch fädiger Lagerung des Caryochromatins die Emission einsetzen sah (S. 617 und Fig. 5 vorliegender Abhandlung) und daß nach ELPATIEWSKY (1910), dessen ausführliche Darstellung mir noch nicht vorliegt, der Keimbahnkörper nur noch bei der ersten Urgeschlechtszellenteilung deutlich zu sehen ist: „Von diesem Moment an fängt der

besondere Körper an blaß zu werden und allmählich zu verschwinden, d. h. wie es scheint sich aufzulösen. Bei der folgenden Teilung, die 4 Urgeschlechtszellen gibt, gelingt es nur selten, seine Anwesenheit in Form der sich färbenden Körner zu konstatieren.“<sup>1)</sup>

#### 4. Über Plastosomen.<sup>2)</sup>

Unter diesem Terminus von MEVES seien hier Gebilde zusammengefaßt, die im Zelleib vorkommen und deren Kernabstammung ihre Autoren leugnen (autonome Gebilde des Zelleibs) oder doch unsicher lassen. Welcher Art die Beziehungen der Plastosomen zu unserm Chromatin sind, ist nur von Fall zu Fall zu entscheiden. Merkwürdig ist, daß bei den Wirbellosen ein genetischer Zusammenhang beider Erscheinungen leichter nachweisbar zu sein scheint als bei den Vertebraten. So leitete ich z. B. die Mitochondrien der reifen Eier und der Furchung von Medusen und Echinodermen von Kinetochromidien her, während von den sich namentlich auf Wirbeltiere beschränkenden Plastosomenforschern immer wieder jede Kernbeziehung in Abrede gestellt wird.

Als Struktur des Protoplasmas nimmt MEVES (1910) die Chondriosomen in Anspruch, wenn er sagt: Die FLEMMING'schen Fila, die Bioblasten ALTMANN's und die Chondriosomen sind ein und dieselbe Substanz, die bald in Form von Körnern, bald in der von Fäden auftritt. SAMSSONOW (1910) schließt sich ihm ganz an.

RETIUS (1910) will die Filartheorie FLEMMING's für die Echinodermeneier bestätigen. Ich glaube aber, daß ihm extranucleäre ag-

1) Anm. b. d. Korr. (April 1911).

Aus den eingehenden Darstellungen, die STEVENS (1910) und namentlich ELPATIEWSKY (1910) von der Eibildung bei *Sagitta* geben, sind für unsere Betrachtung folgende wichtige Ergebnisse zu entnehmen: Die chromatischen Einlagerungen der Kernmembran der Oocyte [BUCHNER's „Randkörper“] entstammen dem Chromatin des Oocytenkerns selbst. Auch der Keimbahnkörper läßt sich aus Substanzen des Oocytenkerns herleiten. Fremdzelliges Material hat weder zu den „Randkörpern“ noch zum Keimbahnkörper Beziehungen. — Damit scheint der Fall *Sagitta* seine Ausnahmestellung zu verlassen.

2) Anm. b. d. Korr.

Von Januar bis April 1911 unternahm ich zahlreiche Versuche zur Klärung der Beziehungen von extranucleärem Chromatin und Plastosomen etc., die die völlige Heterogenität beider Erscheinungen ergaben. Näheres darüber und über die daraus zu ziehenden Folgerungen wird in Bälde andernorts mitgeteilt.

glutinierende Chromatinpartikel vorlagen, auf die ich in meiner Echinodermarbeit (1911) näher eingegangen bin.

GIGLIO-TOS u. GRANATA (1908) treiben die Konstanzidee intracellulärer Erscheinungen sehr weit, indem sie Analogien zwischen den „Chromatomen“ des Kernes und den „Chondriomen“ des Zelleibes konstruieren.

Die Homologie tierischer und pflanzlicher Chondriosomen darzutun bemühen sich DUESBERG u. HOVEN (1910): Les chondriosomes des cellules végétales sont les homologues des chondriosomes des cellules animales et par conséquent de nature cytoplasmique. Gegen TISCHLER und DERSCHAU wollen sie feststellen, daß diese Gebilde nie dem Kern entstammen.

Allzuviel Heterogenes subsumiert KOROTNEFF (1910) unter dem Mitochondrienbegriff.

Zur ZOJA-MEVES'schen Behauptung der Einführung männlicher Mitochondrien ins Ei bei der Befruchtung, die ich (1911) für die Echinodermen ablehnen muß, ist interessant, daß LAMS (1910) beim Meerschweinchen das Spermatozoon samt Schwanz ins Ei dringen läßt. Dieser bleibt bei der ersten Teilung in einer Blastomere: une des cellules seulement ayant son vitellus constitué de cytoplasme à la fois femelle et mâle.

Zahlreich sind die Arbeiten über die Anteilnahme der Plastosomen an der Produktion der Zelle. Verschiedene Funktionszustände von Mitochondrien beschrieben CHAMPY (1909), NAGEOTTE (1909) und POLICARD (1909).

Ihre Rolle bei der Spermatogenese der Katze beschreibt LEPLAT (1910).

REGAUD (1909) sagt von Drüsenzellen: Dans les cellules qui fabriquent des grains de ségrégation — les chondriosomes sont la matrix de ces grains. Ihm schließt sich HOVEN (1910) an.

Die Umwandlung von Mitochondrien in Dotter behauptet RUSSO (1910).

LAMS (1910) sagt vom Ei des Meerschweinchens: Le cytoplasme est bourré d'éléments mitochondriaux, qui interviennent dans l'élaboration des véritables boules graisseuses.

PENSA (1910) findet mit den spezifischen Methoden färbbare Mitochondrien in Phanerogamenzellen, die nach einer Reihe von Umwandlungen assumono l'aspetto di corpi clorofillari tipici.

HOVEN (1910) schließt sich MEVES an: Les neurofibrilles se forment aux dépens des chondriosomes.

## 5. Über die Vererbungssubstanz.

Durch die Durchforschung der Beziehungen des Chromatins zu den Zellenvorgängen erscheint die Frage nach der Lokalisation der Stoffe, an die die Erbfähigkeit gebunden ist, in neuem Licht. Im wesentlichen gewinnt dadurch die alte Auffassung, dem Chromatin eine besondere Rolle zuzuschreiben, nachdem sie in den letzten Jahren einigermaßen erschüttert zu sein schien, wieder besondere Stärke. Meine Anschauung formulierte ich (ausführlicher in *Echino-dermen*, 1911, p. 587 ff.) kurz folgendermaßen: Wir sehen bei der Geschlechtszellenbildung, Befruchtung, Furchung und Organbildung die chromatische Substanz sowohl in bezug auf die Einzelzelle wie auf das Verhältnis der Zelle zum Organismus eine besonders auffällige Rolle spielen, die wir biologisch am einfachsten so deuten, daß wir die Erscheinungen dem Chromatin als der Substanz von regulativer Bedeutung untertan darstellen. Die Kooperation von Kern und Zelleib löst sich dann in die Beziehungen der determinierenden Substanz zu den determinierten auf, und die Zellbestandteile erscheinen direkt oder als Hilfsapparate an den Prozessen beteiligt. Der Kern erscheint als der Apparat, der der Entfaltung der Chromatinfunktionen dient. Der Ruhekern grenzt sich als distinktes Gebiet im Cytoplasma ab, damit von hier aus, den Fall einer produzierenden Zelle angenommen, das Chromatin in gesetzmäßiger Weise zum Zelleib in Beziehung trete. Gelegentlich der Emission findet die Beeinflussung des Cytoplasmas durch das Chromatin statt, indem die Kinetochromidien in den Zelleib gelangen. Hier findet dann vom Cytoplasma aus die produktive Leistung statt. Bei der reinen Zellvermehrung verhält sich das Caryochromatin in der Weise passiv, als keine der Emission entsprechenden Aktivitätsäußerungen zu konstatieren sind. Durch die Mitose wird das Chromatin in exakter Weise halbiert und so durch die Zellgenerationen transportiert. Ein besonderer Fall von Zellformation ist die Furchung durch die Anteilnahme der Chromatinkondensa des Zelleibes. Sie ist lehrreich deswegen, weil sie das Hinübergreifen eines Zellindividuums in Produktion (der Oocyte) auf die sich anschließende Zellformation (die Furchung) zeigt. Ich zog dann die Ergebnisse der Bastardbefruchtung und die experimentelle Beeinflussung der Furchung in den Kreis solcher Betrachtung.

Hier sei zunächst die Frage aufgeworfen, ob nicht BOVERI'S

*Ascaris*-Befunde (Früheres und 1910) mit vorstehenden Ausführungen zu vereinigen wären. Hinsichtlich der Diminution der Chromosomen kommt BOVERI bekanntlich zur Annahme folgender Wechselwirkung von Kern und Plasma in der Ontogenese: Es ist zunächst das differente Protoplasma, das entscheidet, ob Urchromosomen erhalten bleiben oder Diminution zu somatischen Chromosomen statthat. Dann aber ist es wieder rückwirkend das Chromatin des Kerns, das die Zellen zu Fortpflanzungszellen oder Somazellen macht. — Es wäre nun das *Ascaris*-Ei auf das Verhalten etwaigen extranucleären Chromatins zu untersuchen. Drückt sich die Heteropolie des Eies in einer derartigen Konstitution des Furchungsplasmas aus, so ordnen sich die Erscheinungen in das oben skizzierte Schema der Formation auf Grund des determinierenden Emissums einer frühern Produktionsphase, hier der Eibildung, ein. Die Konstitutionsdifferenz der Blastomeren entscheidet dann, ob Diminution statthat oder nicht. In der Weise befindet sich eben im Zelleib ein Mosaik, daß bei normaler Entwicklung die Teilung bestimmtermaßen vor sich geht. Künstliche Umlagerung des determinativen Mosaiks gibt eine Teilung in Teilstücke veränderter Potenz, sofern nicht vor der Teilung noch eine regulierende Umlagerung des Mosaiks in den Normalzustand statthat.

RŮŽIČKA (1909) und NĚMEC (1910) erscheint die Inanspruchnahme des Chromatins als Vererbungssubstanz zweifelhaft, weil sie mit mikrochemischen Methoden keine Kontinuität finden können. RŮŽIČKA sagt (p. 49): „Es handelt sich bei der Vererbung um keine Kontinuität einer ‚Erbmasse‘, sondern um die Kontinuität einer Erbfähigkeit, die auf einer besonderen chemischen Konstitution und dem durch sie unter gewissen äußeren Bedingungen ermöglichten Stoffwechsel beruht“. Dieser Chemismus muß aber doch irgendein materielles Substrat haben. Berücksichtigt man dazu meine obigen Ausführungen über das Verhältnis der Mikrochemie zur Cytomorphologie (p. 630), so ist es nicht schwer, RŮŽIČKA auf O. HERTWIG'S Standpunkt der „morphologischen Vererbungstheorie“ in dem vorhin skizzierten Ausbau zurückzuführen. NĚMEC und RŮŽIČKA legen großen Wert auf GODLEWSKI'S Echinidenbastarde (1906). Nachdem aber ich das Verhalten des Chromatins gerade in diesem Tierstamm genau dargelegt habe (Echinodermen, 1911) und von BALTZER (1910) die Elimination des väterlichen Chromatins bei Bastarden von mütterlichen Artcharakteren nachgewiesen worden ist, bilden GODLEWSKI'S Ergebnisse nicht nur keinen Einwand gegen unsere Auf-

fassung des Chromatins als Idioplasma, sondern sie stützen sie vielmehr in ausgezeichneter Weise.

Auch ein anderer Experimentalforscher, CORRENS (1909), kommt zu dem Ergebnis, „daß der Kern der Keimzelle allein und nicht auch ihr Plasma wirksam ist, und daß er eine andere Eigenschaft überträgt als sein Plasma besitzt“. Dazu würde ich für Metazoen die Präzisierung machen: Das Kernchromatin (bei Befruchtung von amphimiktischer Zusammensetzung) kommt in der Ontogenese zur Wirkung, sobald die von der Eileibkonstitution beherrschte Furchungsphase abgelaufen ist und die organogenetischen Prozesse einsetzen.

So genügt das Caryochromatin auch der Forderung, die DEMOLL (1910) auf deduktivem Wege für eine Erbsubstanz stellt: „Wir haben zu erwarten, daß die Entwicklung vom Ei bis zur Urkeimbahnbiophoren geleitet wird.“ Wir haben „weiter zu erwarten, daß in den somatischen Zellen die erste Aktivierung von Biophoren erst etwa zur Zeit, da die Urkeimzelle gebildet wird, erfolgt, daß demnach in dieser ersten Entwicklungsphase lediglich der mütterliche Typus zur Entfaltung gelangen kann“. Ich fand an den ersten Entwicklungsvorgängen, d. h. an der Furchung, nur „Biophoren“ teilnehmen, die den „Iden“ des mütterlichen Keimmaterials entstammten. Die Eibildung erweist sich als die Vorentwicklung, die in der Furchung zur Ausführung kommt, dann erst wird andern eventuell bei der Befruchtung induzierten innern Faktoren Wirkungsmöglichkeit gegeben. Wenigstens beim Seeigel liegen die Dinge so. In welcher Breite die Verallgemeinerung zu Recht besteht, werden weitere Untersuchungen lehren.

Jena, Dezember 1910.

---

## Verzeichnis der zitierten Literatur.

- BALTZER, 1910, Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5, p. 497—621, tab. 25—29.
- BOVERI, 1910, Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ ungleicher Chromosomenteilung, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 3, p. 131—214, tab. 11—16, 24 Textfigg.
- BUCHNER, 1910, Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5, p. 215—228, 23 Textfigg.
- , 1910, Die Schicksale des Keimplasmas der Sagittin in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, p. 233—288, tab. 17—22, 19 Textfigg.
- CHAMPY, 1909, A propos des mitochondries des cellules glandulaires et des cellules rénales, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 66, S. 185—186.
- , 1909, Mitochondries et corps chromatoides des spermatogonies des anoures, *ibid.*, Vol. 66, p. 215—217.
- , 1909, Sur la structure de la cellule absorbante de l'intestin, *ibid.*, Vol. 67, p. 629—630.
- CHUN, 1891, Die canarischen Siphonophoren etc. I., in: Abh. Senckenberg. nat. Ges. Frankfurt, Vol. 16, p. 551—627, tab. 1—7.
- , 1895, Die canarischen Siphonophoren etc. II., *ibid.*, Vol. 18, p. 57—140, tab. 1—5.
- CORRENS, 1909, Zur Kenntniss der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung, in: Ztschr. Abst. Vererbung., Vol. 2, p. 331—340.
- DEMOLL, 1910, Zur Lokalisation der Erbanlagen, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Physiol., p. 133—168.

- DUESBERG et HOVEN, 1910, Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales, in: *Anat. Anz.*, Vol. 36, p. 96—100, 5 Textfigg.
- ELPATIEWSKY, 1910, Die Urgeschlechtszellenbildung bei *Sagitta*, *ibid.*, Vol. 35, p. 226—239, 19 Textfigg.
- , 1910, Die Entwicklungsgeschichte der Genitalprodukte bei *Sagitta*. I. Die Entwicklung der Eier, in: *Biol. Zeitschr. Moskau*, Vol. 1, p. 333—367, tab. 1—3.
- ERHARD, 1910, Studien über „Trophospongien“. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Sekretion, in: *Festschr. R. HERTWIG*, Vol. 1, p. 133—166, tab. 8—9.
- GIGLIO-TOS und GRANATA, 1908, I mitocondri nelle cellule seminali maschili di *Pamphagus marmoratus*, in: *Biologica Torino*, Vol. 2, p. 1—115, tab. 1—2, 28 Textfigg.
- GODLEWSKI, 1906, Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie, in: *Arch. Entw.-Mech.*, Vol. 20, p. 579—644.
- GOLDSCHMIDT, 1910, Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megaloccephala* III., in: *Festschr. R. HERTWIG*, Vol. 2, p. 254—354. tab. 17—23, 29 Textfigg.
- HAECKEL, 1880, Das System der Medusen, Jena, p. 1—672, tab. 1—40.
- , 1888, Report on the Siphonophorae, in: *Rep. sc. Res. Challenger, Zool.*, Vol. 28, p. 1—380, tab. 1—50.
- HAECKER, 1892, Die Furchung des Eies von *Aequorea Forskalea*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 40, p. 243—263, tab. 13—14, 5 Textfigg.
- HARTMANN, 1909, Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilung etc., in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 29, p. 481—487 und 491—506, 11 Textfigg.
- , 1910, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden, in: *Festschr. R. HERTWIG*, Vol. 1, p. 349—396, tab. 27—30, 3 Textfigg.
- HIRSCHFELDER, 1910, Beiträge zur Histologie der Rädertiere, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 96, p. 209—335, tab. 9—13, 9 Textfigg.
- HOVEN, 1910, Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion, in: *Anat. Anz.*, Vol. 37, p. 343—351, 7 Textfigg.
- , 1910, Sur l'histogenèse du système nerveux périphériques chez le poulet et sur le rôle des chondriosomes dans la neurofibrillation, in: *Arch. Biol.*, Vol. 25, p. 427—492.
- HERTWIG, O., 1878, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Dritter Teil, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 4, p. 177—213, tab. 9—11.
- HERTWIG, O. u. R., 1878, Der Organismus der Medusen, Jena, 70 p., 3 tab.
- ISSAKOWITSCH, 1910, Die Randdrüsen von *Porpita mediteranea* ESCH. Ein

- Beitrag zur Chromidienlehre, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, p. 303—322, tab. 24, 2 Textfigg.
- JORDAN, H. E., 1910, The relation of nucleoli to chromosomes in the egg of *Cribrella sanguinolenta* LÜTKEN, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5, p. 392—405, 9 Textfigg.
- JÖRGENSEN, 1910, Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von *Proteus anguineus*, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, p. 438—634, tab. 33—45.
- KOROTNEFF, 1910, Histologische Beobachtungen über die Mitochondrien, sowie die Struktur und Entwicklung der Muskelfasern einiger Wirbellosen, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5, p. 406—421, 23 Textfigg.
- KORSCHULT, 1890, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Anat., p. 1—154, tab. 1—6.
- KÜHN, 1910, Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen, *ibid.*, Vol. 30, Anat., p. 43—174, tab. 4—11, 16 Textfigg.
- KUSCHAKEWITSCH, 1910, Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 2, p. 61—224, tab. 3—13, 3 Textfigg.
- LAMS, 1910, Recherches sur l'œuf d'Arion empiricorum FÉR. Acad. R. Belgique, Mém. (2), Vol. 2, 144 pp., 9 tabb.
- , 1910, Recherches sur l'œuf de Cobaye (*Cavia cobaya*) etc., in: Verh. 2. internat. Anat.-Kongress [Brüssel].
- LÉPLAT, 1910, La spermiogenèse chez le chat (*Felis catus domesticus*), in: Arch. Biol., Vol. 26, p. 401—426.
- MEVES, 1910, Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasma. Beobachtungen an weißen Blutzellen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 75, p. 642—658, tab. 26.
- MONTGOMERY, 1899, Comparative cytological studies with especial reference to the morphology of the nucleolus, in: Journ. Morphol., Vol. 15, p. 265—582, tab. 21—30.
- MOROFF, 1909, Oogenetische Studien, I. Copepoden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 2, p. 433—493, tab. 34—36.
- , 1910, Über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei *Thalassicola*, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, p. 73—122, 65 Textfigg.
- NAGEOTTE, 1909, Mitochondries du tissu nerveux, in: CR. Soc. Biol., Paris, Vol. 66, p. 825—828.
- , 1909, Mitochondries et grains spumeux dans les cellules nerveuses, *ibid.*, Vol. 67, p. 130—132.
- , 1909, Mitochondries et neurocératine de la gaine de myéline, *ibid.*, Vol. 67, p. 472—475.
- NĚMEC, 1910, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, Berlin, 532 pp., 5 tab., 119 Textfigg.

- PENSA, 1910, Alcune formazioni endocellulari dei vegetali, in: *Anat. Anz.*, Vol. 37, p. 325—333, 5 Textfigg.
- POLICARD, 1909, Sur la structure des mitochondries, in: *CR. Soc. Biol. Paris*, Vol. 66, p. 100—101.
- , 1909, Notes histo-physiologiques sur la cellule hépatique. I. Les Formations filamenteuses de la cellule hépatique de la grenouille; modification pendant la digestion, *ibid.*, Vol. 66.
- , 1909, Notes histo-physiologiques sur la cellule hépatique. II. Sur certaines formations colorables par l'hématoxyline ferrique dans la cellule hépatique des mammifères, *ibid.*, Vol. 66, p. 465—467.
- POPOFF, 1910, Ein Beitrag zur Chromidialfrage. Nach Untersuchungen an Musciden, in: *Festschr. R. HERTWIG*, Vol. 1, p. 19—48, tab. 4—6, 2 Textfigg.
- REGAUD, 1909, Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein, in: *CR. Soc. Biol. Paris*, Vol. 66, p. 1034—1036, 4 Textfigg.
- RETZIUS, 1910, Zur Struktur des Protoplasmas, besonders in den Eiern von Echinodermen, in: *Ark. Zool.*, Vol. 6, p. 1—29, tab. 1—2.
- RICHTER, 1907, Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 86, p. 557—618, tab. 27—29. 13 Textfigg.
- RUSSO, 1910, Sui mutamenti che subiscono i mitocondri ed i materiali deutoplasmici dell' oocite di coniglia in diversi periodi di inanizione, in: *Arch. Zellforsch.*, Vol. 5, p. 173—181, tab. 13.
- RŮŽIČKA, 1909, Über Erbsubstanz und Vererbungsmechanik, in: *Ztschr. allg. Physiol.*, Vol. 10, Sammelref. 1—55.
- , 1910, Das Chromatin und Plastin in ihren Beziehungen zur Regsamkeit des Stoffwechsels, in: *Festschr. R. HERTWIG*, Vol. 1, p. 49—72.
- SAMSSONOW, 1910, Über die Beziehungen der Filarmasse FLEMMING's zu den Fäden und Körnern ALTMANN's usw., in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 75, p. 635—641, tab. 25.
- SCHAXEL, 1909, Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidien bei Metazoen, in: *Arch. Zellforsch.*, Vol. 4, p. 265—308, tab. 19—21, 1 Textfigg.
- , 1910, Die Eibildung der Meduse *Pelagia noctiluca* PÉR. et LÈSS. Untersuchungen über die morphologischen Beziehungen der Kernsubstanzen untereinander und zum Cytoplasma, in: *Festschr. R. HERTWIG*, Vol. 1, p. 167—212, tab. 10—13, 2 Textfigg.
- , 1911, Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 76, p. 543—607, tab. 19—23, 8 Textfigg.
- , 1911, Die Bedeutung des Chromatins nach Untersuchungen an Meta-

zoenzellen. Vortrag geh. auf dem 8. internat. Zool.-Kongreß in Graz am 17. August 1910.

STECHE, 1907, Die Genitalanlagen der Rhyzophysaliden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 86, p. 134—171, tab. 9—11, 3 Textfigg.

—, 1908, Die Entwicklung der Genitaltrauben bei Physalia, in: Zool. Anz., Vol. 32, p. 638—641.

STEVENS, 1910, Further studies on reproduction in Sagitta, in: Journ. Morphol., Vol. 21, p. 279—319.

TSCHASCHIN, 1910, Über die Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vögelebryonen, in: Anat. Anz., Vol. 37, p. 597—607, 8 Textfigg. und p. 621—631.

WEISMANN, 1883, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena, 295 pp., 24 Taf.

---

### Erklärung der Abbildungen.

Da die Reproduktion auf lithographischem Wege die Abbildungen im Vergleich zu den Originalen stets einigermaßen schematisiert erscheinen läßt, wurden diese Figuren durch mechanisches Verfahren (Lichtdruck) wiedergegeben. Den Lithographien gegenüber sind sie infolge ihrer Einfarbigkeit weniger instruktiv. Das Chromatin ist schwarz gehalten; im übrigen suchte ich mit Nuancen auszukommen.

Gezeichnet wurde mit Hilfe ZEISS'scher Instrumente (Optik, Zeichenapparat, Zeichentisch) auf der Höhe des Objektisches. Die Figuren sind in der Originalgröße reproduziert.

Im Folgenden gelten die Abkürzungen:

Ap = Homogene Apochromat-Immersion, n. A. 1,3, 2 mm,

Ob = Objektiv,

Oc = Okular,

Co = Kompensationsokular.

#### Tafel 31.

Fig. 1—12. *Aequorea discus*. Fig. 13—18. *Forskalia contorta*.

Fig. 1. Ap, Co 18. Oogonie zwischen Zellen des subumbrellaren Ectoderms des Ovarialstreifens.

Fig. 2. Ap, Co 18. Oogonienmitose.

Fig. 3. Ap, Co 18. Junge Oocyte mit fädigem Chromatin.

Fig. 4. Ap, Co 18. Lockerung der Chromatinfäden und Auftreten des Nucleolus.

Fig. 5. Ap, Co 18. Weitere Lockerung der Chromatinfäden. Beginn der Emission.

Fig. 6. Ap, Co 18. Fadenlagerung des Chromatins noch erkennbar, Chromatinemission.

Fig. 7. Ap, Co 18. Flockig-fädige Lagerung des Caryochromatins. Der Nucleolus rückt in die Kernmitte. Die Oocyte nähert sich im Ovar der Entodermseite.

Fig. 8. Ap, Co 18. Weitgehendste Verteilung des Caryochromatins. Späte Emission. Ausbreitung des Chromatins im Zelleib.

Fig. 9. Ap, Co 18. Ende der Emission. Das Caryochromatin kehrt unter der Kernoberfläche zu fädiger Lagerung zurück. Nucleolus mit chromatinfreiem Hof im Kerninnern. Die Oocyte liegt der Entodermseite des Ovars an. Chromasie des Zelleibes.

Fig. 10. Ap, Oc 4. Reconstruction der Chromosomen unter der Oberfläche des Keimbläschens. Vacuolisation des Nucleolus.

Fig. 11. Ap, Oc 4. Ausschnitt aus der nahezu reifen Oocyte. Das Keimbläschen ist an die Zelloberfläche getreten und seine Auflösung wird durch Fältelung seiner Membran eingeleitet. Die Chromosomen liegen nahe der Außenseite (in dem  $4\ \mu$  dicken Schnitt nur teilweise enthalten). Der Nucleolus ist von großen Vacuolen aufgetrieben.

Fig. 12. Ap, Co 18. Ausschnitt aus dem reifen Eileib. Dem achromatischen Cytoplasma sind chromatische Condensa und spärlicher Dotter eingelagert.

Fig. 13. Ap, Co 18. Mitose und Ruhestadien von Oogonien aus der weiblichen Geschlechtsknospe.

Fig. 14. Ap, Co 18. Chromatinfäden nach der Teilung. Erscheinen des Nucleolus. (Ansicht senkrecht zur teilenden Ebene).

Fig. 15. Ap, Co 18. Junge Oocyten, Tochterzellen derselben Oogonie. Beginn der Lockerung der Chromatinfäden. (Ansicht senkrecht zur teilenden Ebene).

Fig. 16. Ap, Co 18. Das Chromatin verläßt die Fadenlagerung, um sich im Nucleolus anzusammeln. (Ansicht senkrecht zur teilenden Ebene).

Fig. 17. Ap, Co 18. Etwas späteres Stadium als Fig. 16. Chromatinanreicherung im Nucleolus. (Ansicht parallel zur teilenden Ebene).

Fig. 18. Ap, Co 18. Beginn der Emission bei noch rundem Kern von glatter Oberfläche.

### Tafel 32.

#### Fig. 19—25. *Forskalia contorta*.

Fig. 19—21. Ap, Co 12. Drei Emissionsstadien. Alles Chromatin im Nucleolus, von dem es in zentrifugalen Bahnen zur Membran strömt. Zwischen den Stauungskuppen bildet der Kern allmählich wieder verstreichende Ausbuchtungen.

Fig. 22. Ap, Co 12. Stadium nach der Emmission. Der Chromatingehalt des Nucleolus geht zurück. Im Kernraum zeigen sich erste Spuren fädiger Chromatinansammlungen. Der Kern erhält wieder eine nahezu glatte Oberfläche. Chromasie des Zelleibes.

Fig. 23. Ap, Co 12. Keimbläschen mit entchromatisiertem Nucleolus und sich rekonstruierenden Chromosomen (nur in An- und Ausschnitten von  $4\ \mu$  Dicke), deren axiale dichteste Substanz allmählich in die den Kernraum erfüllenden feinsten Partikel übergeht.

Fig. 24. Ap, Co 12. Eileibreifung: locker verteiltes Chromatin und erste Dotterspuren.

Fig. 25. Ap, Co 12. Späteres Stadium der Eileibreifung: Chromatincondensa und größere Dotterschollen außer den kleinen Dotterspuren.

### Tafel 33.

#### Fig. 26—33. *Agalma rubra*.

Fig. 26. Ap, Oc 4. Frühes Emissionsstadium. Geringe Lappung des Kernes.

Fig. 27. Ap, Oc 4. Mittleres Emissionsstadium.

Fig. 28. Ap, Oc 4. Ende der Emission. Im Nucleolus erscheinen chromatinfreie Gebiete. Die radiäre Anordnung des abströmenden Chromatins verwischt sich.

Fig. 29. Ap, Oc 4. Weitere Entchromatisierung des Nucleolus. Im Kern erscheint das Chromatin wieder in fädiger Lagerung. Chromasie des Zelleibes mit „Chromidialnetzen“. Die Einbuchtungen der Oberfläche rühren von dem anliegenden medusoiden Gonophor her.

Fig. 30. Ap, Oc 2. In dem Ausschnitt des Zelleibes beginnende Dotterbildung.

Fig. 30—32. Ap, Oc 2. Keimbläschen mit Nucleolus in Vacuolation und sich rekonstruierenden Chromosomen.

Fig. 33. Ap, Oc 4. Ausschnitt aus dem Zelleib des reifen Eies. Die großen gegeneinander abgeplatteten Dotterschollen sind durch cytoplasmatische Wände, denen chromatische Kondensa eingelagert sind, voneinander getrennt.



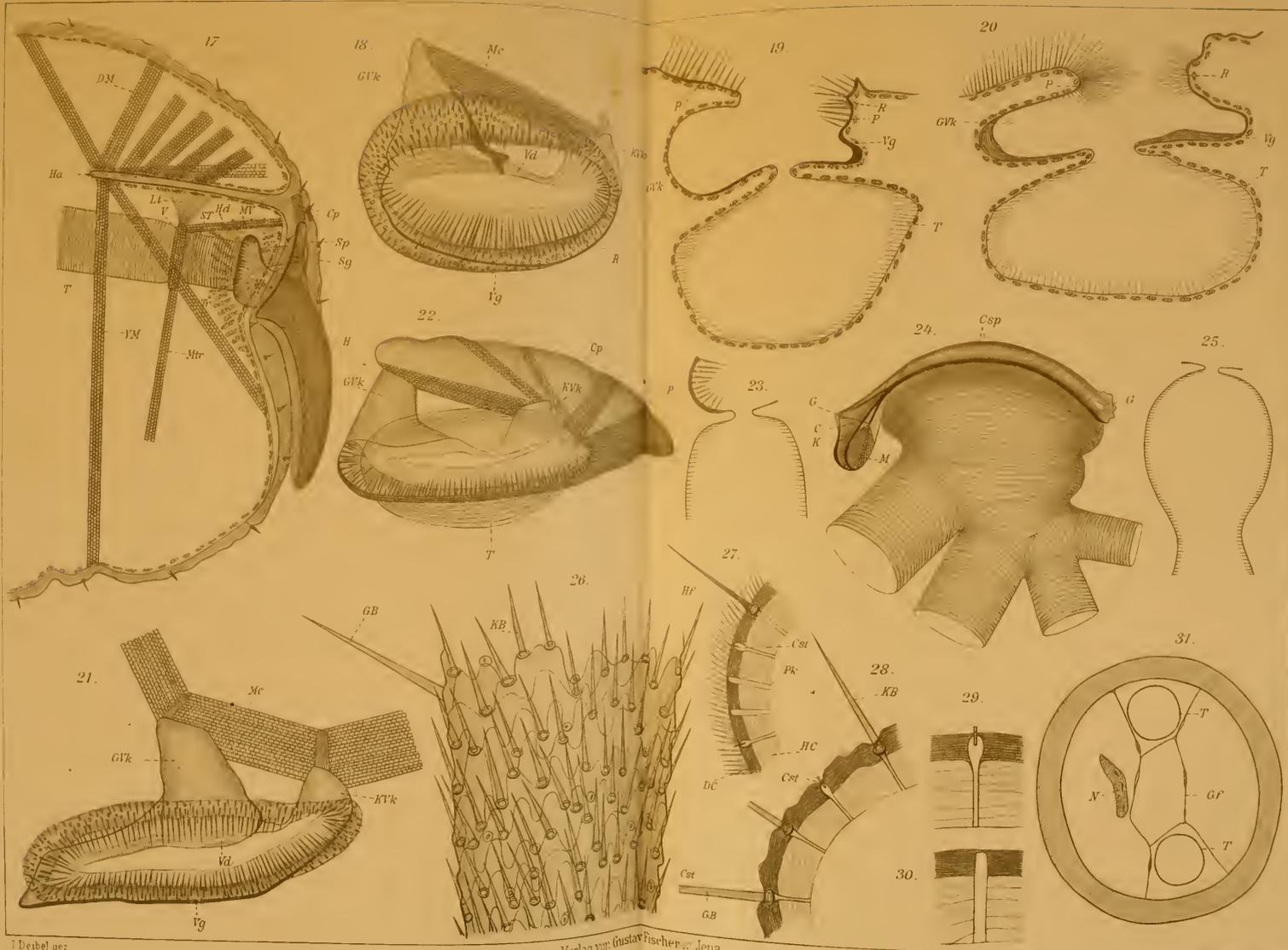




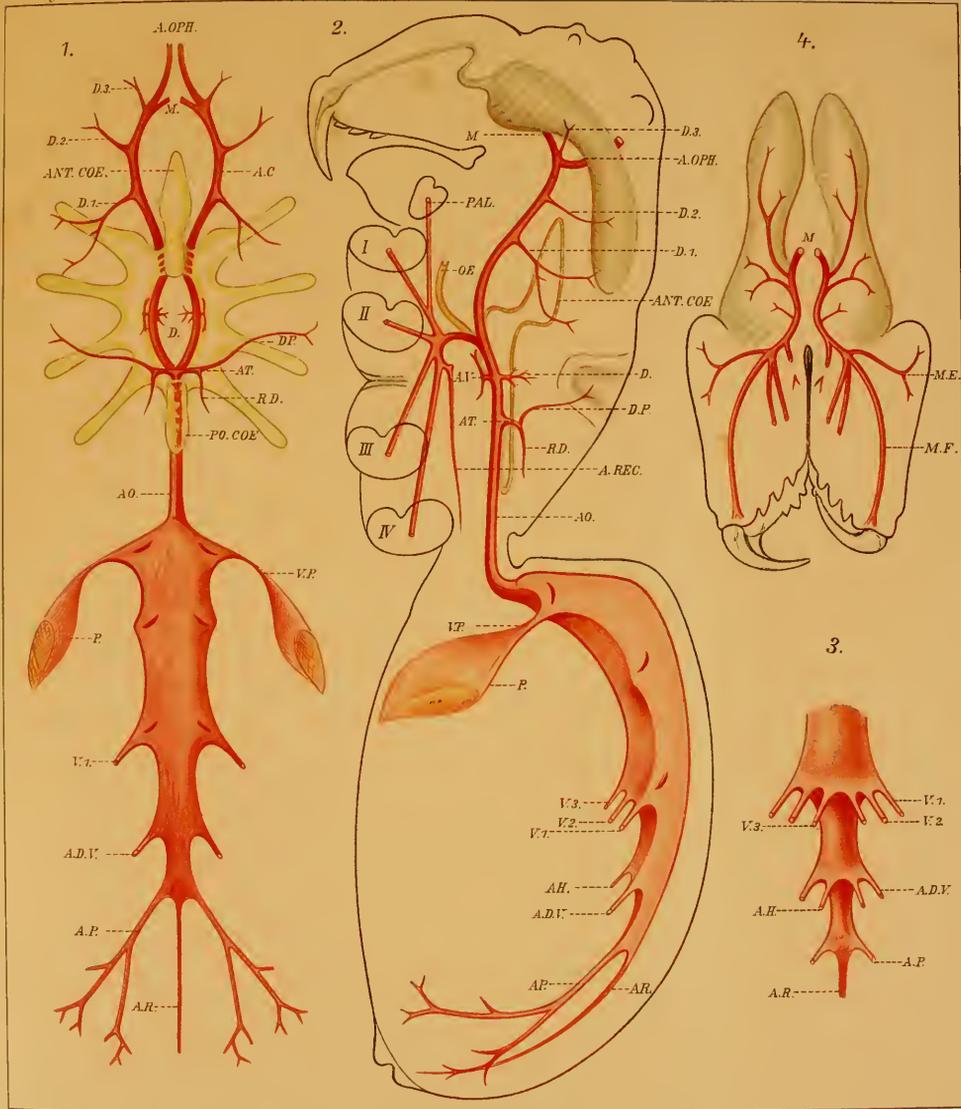
















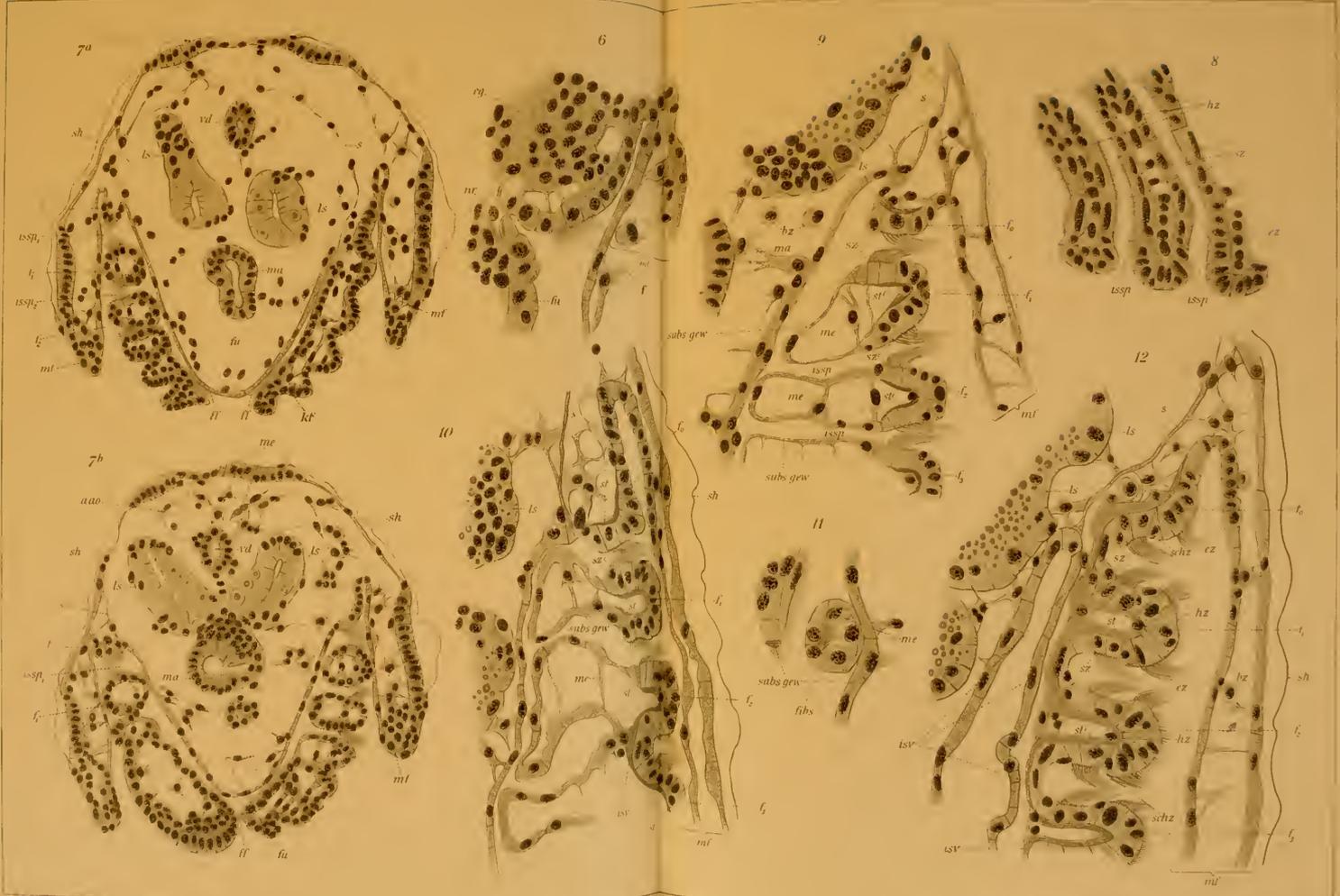
















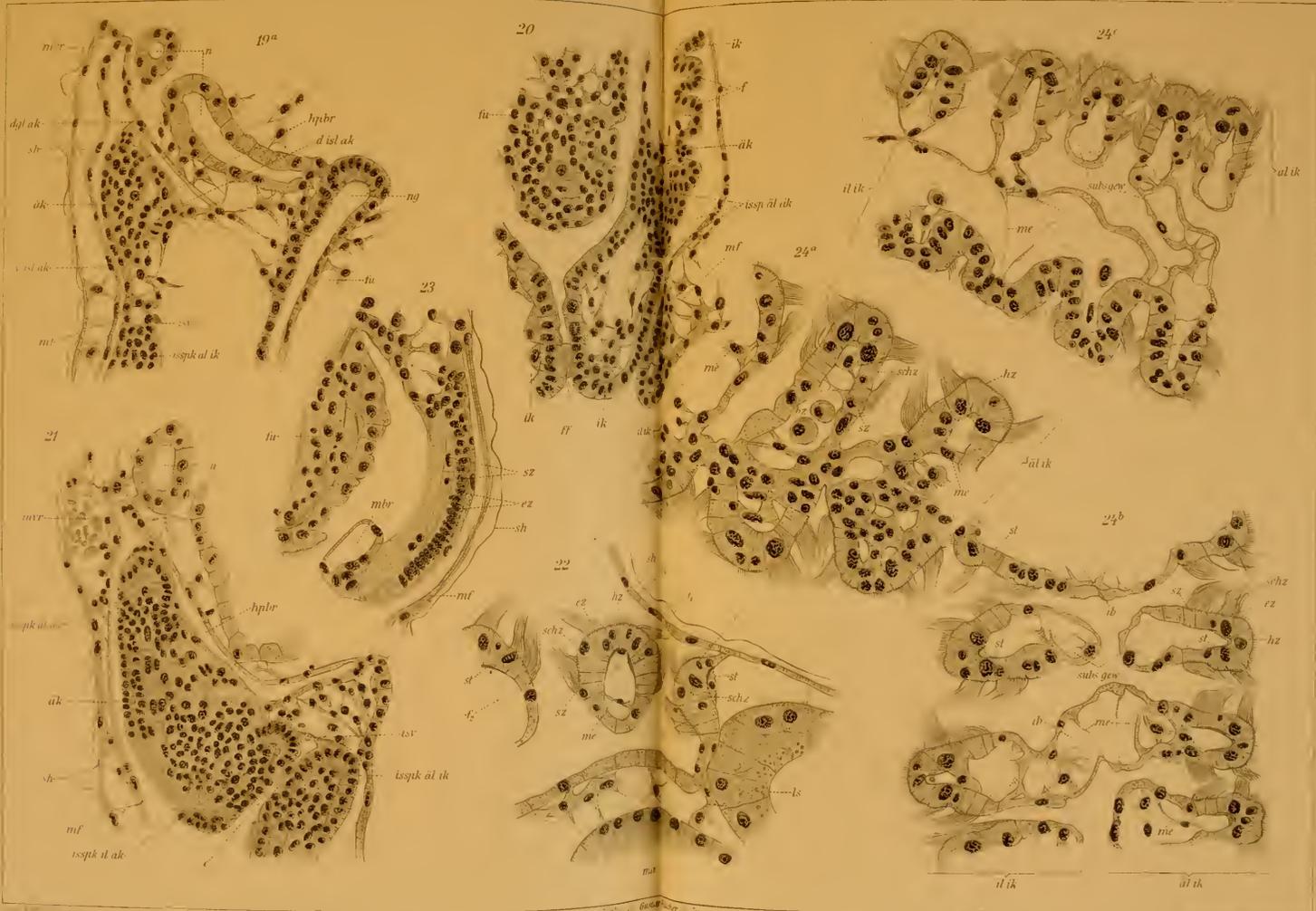








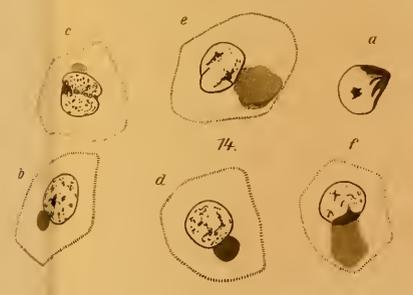
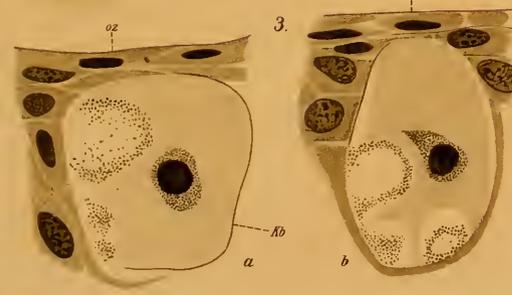
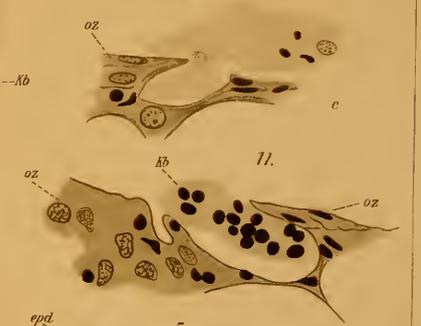
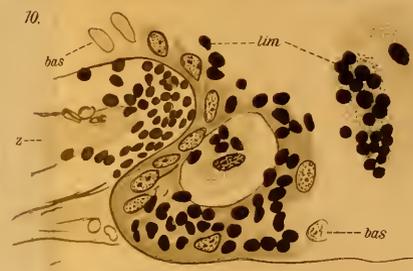
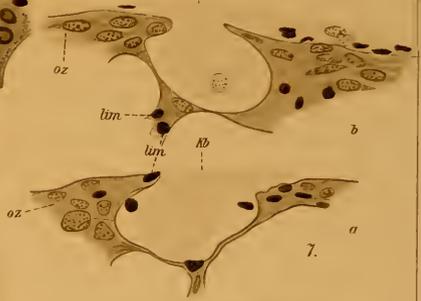
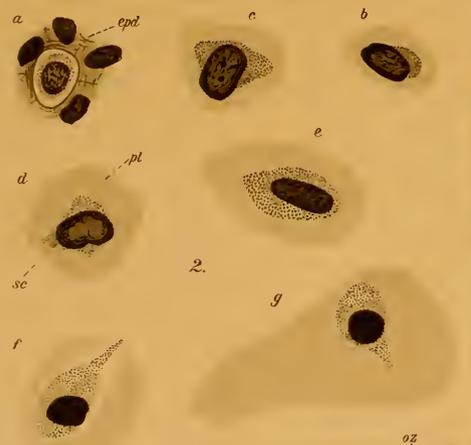
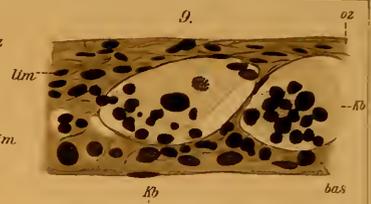
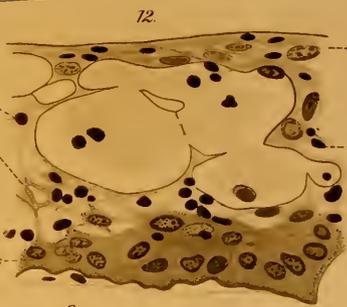
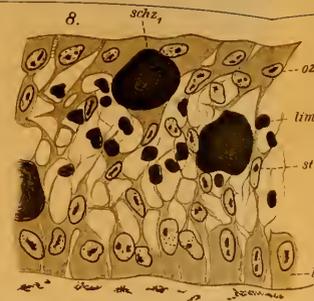
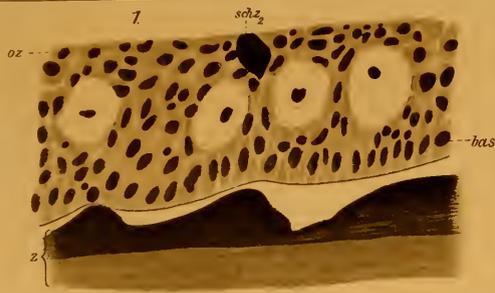


















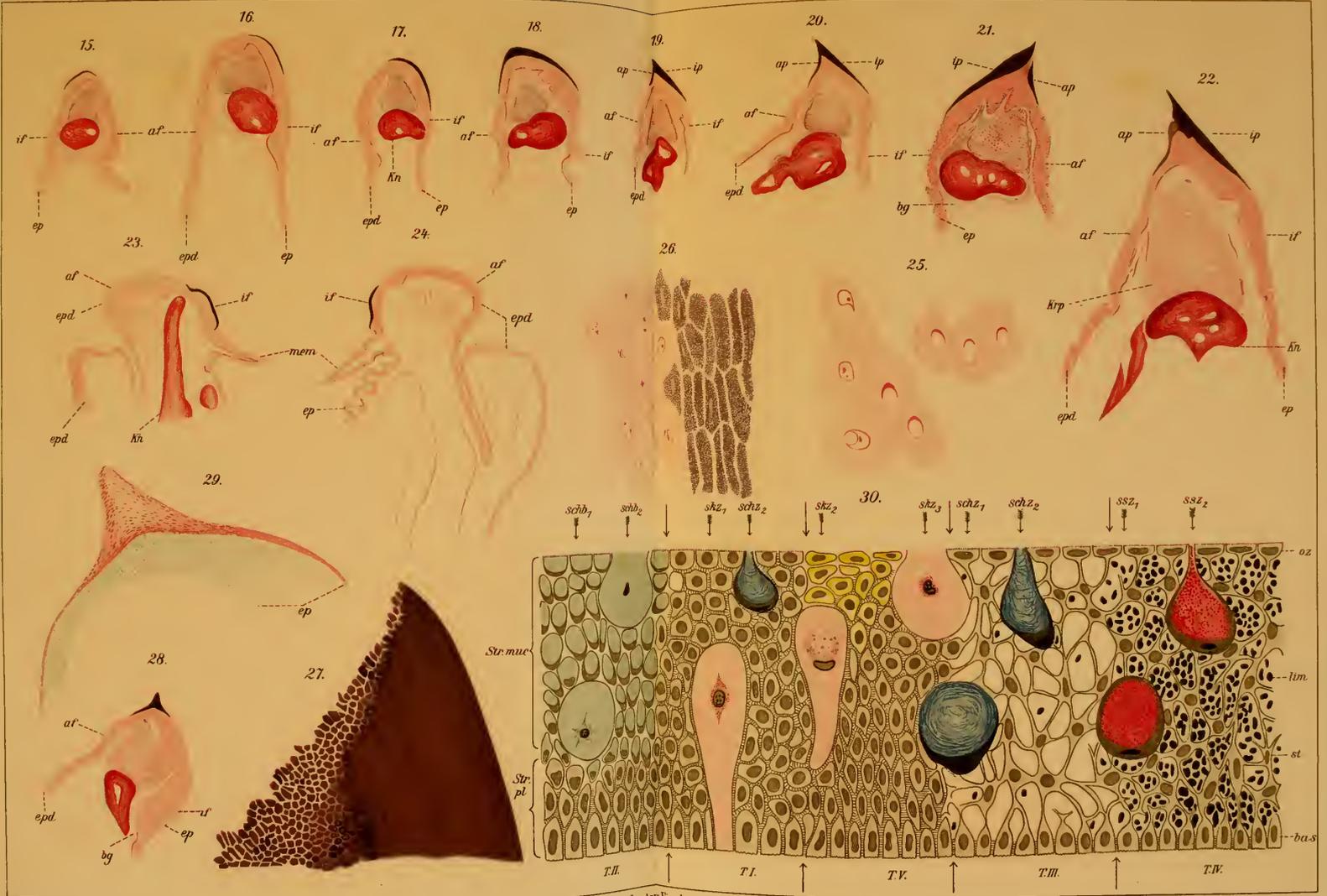










Fig. 31.



Fig. 33.



Fig. 32.

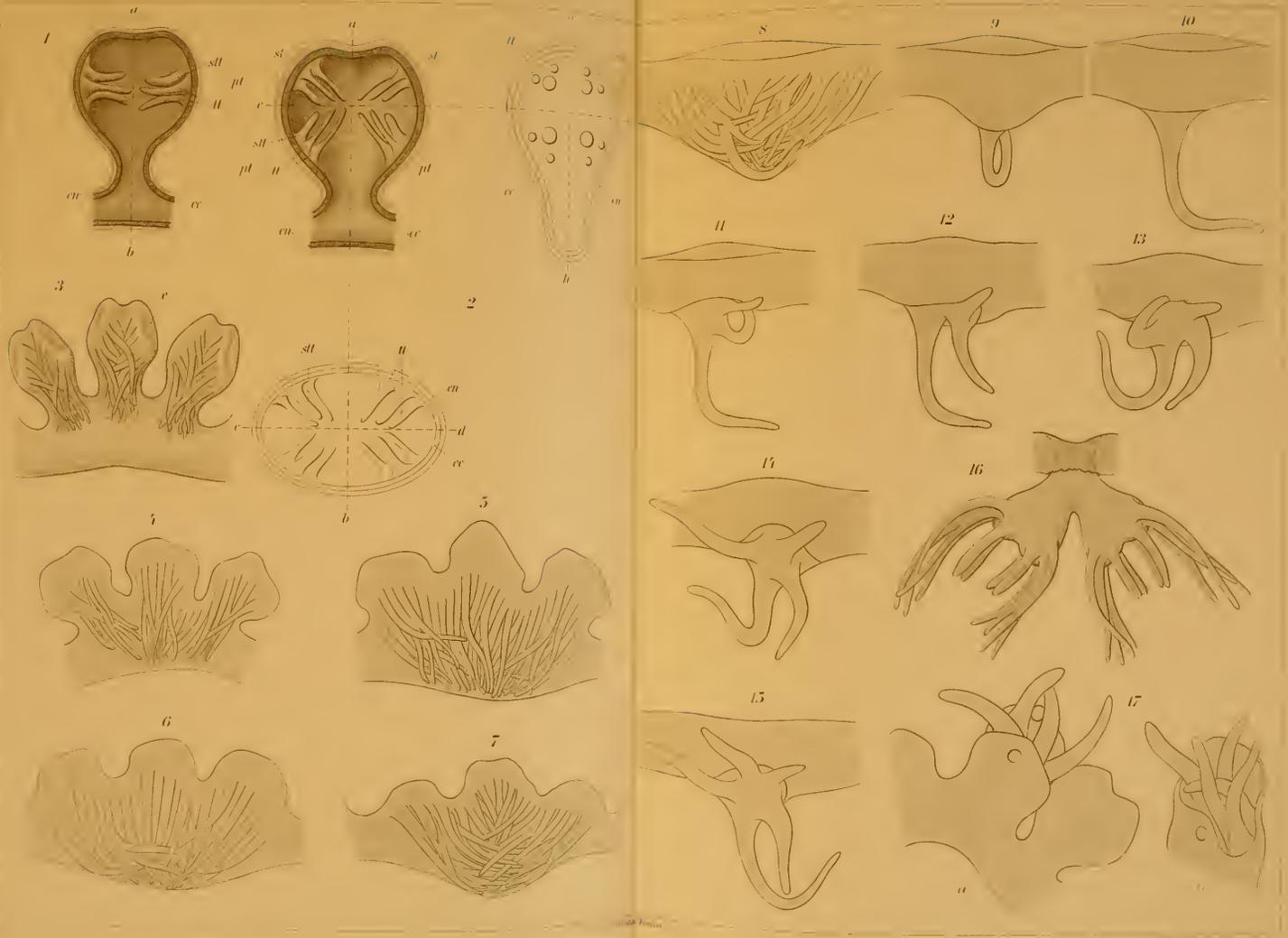


Fig. 34.





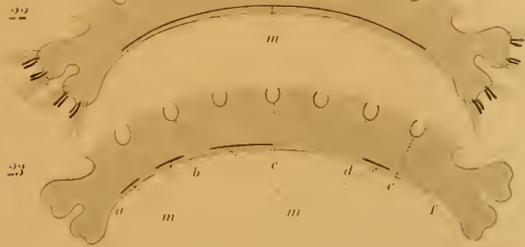
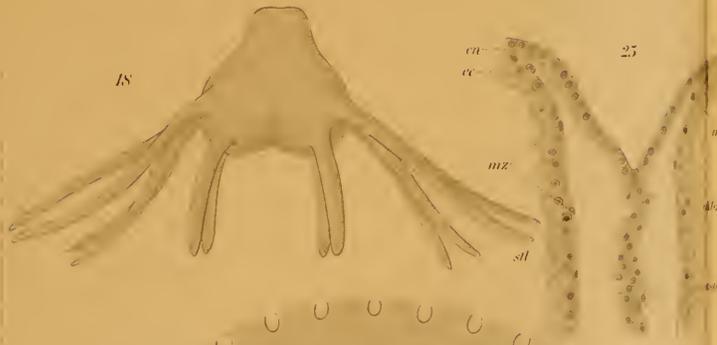








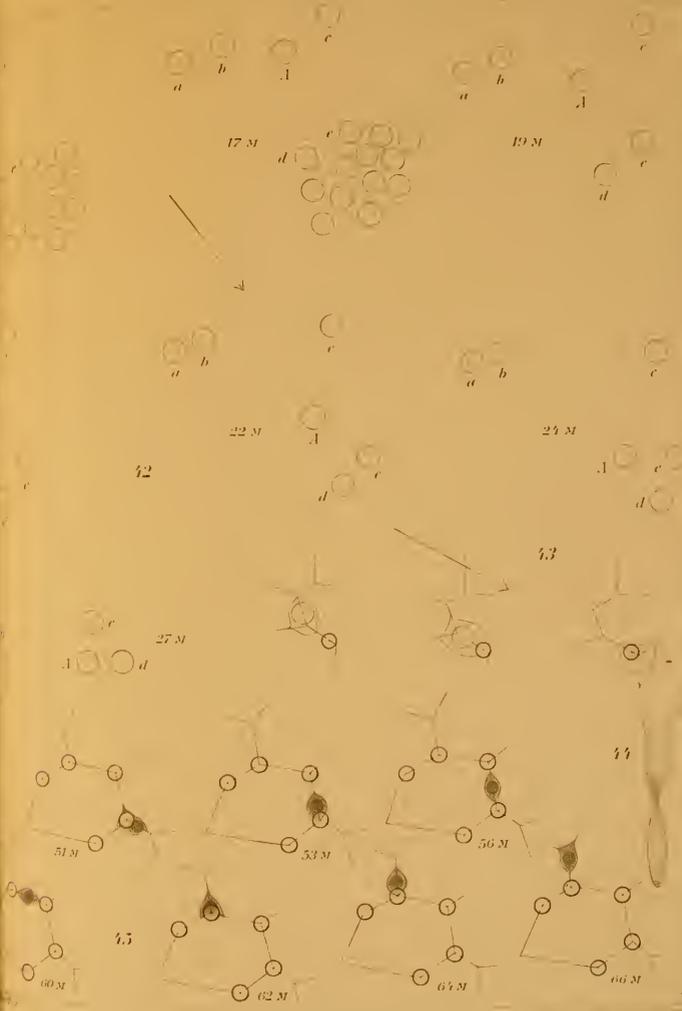
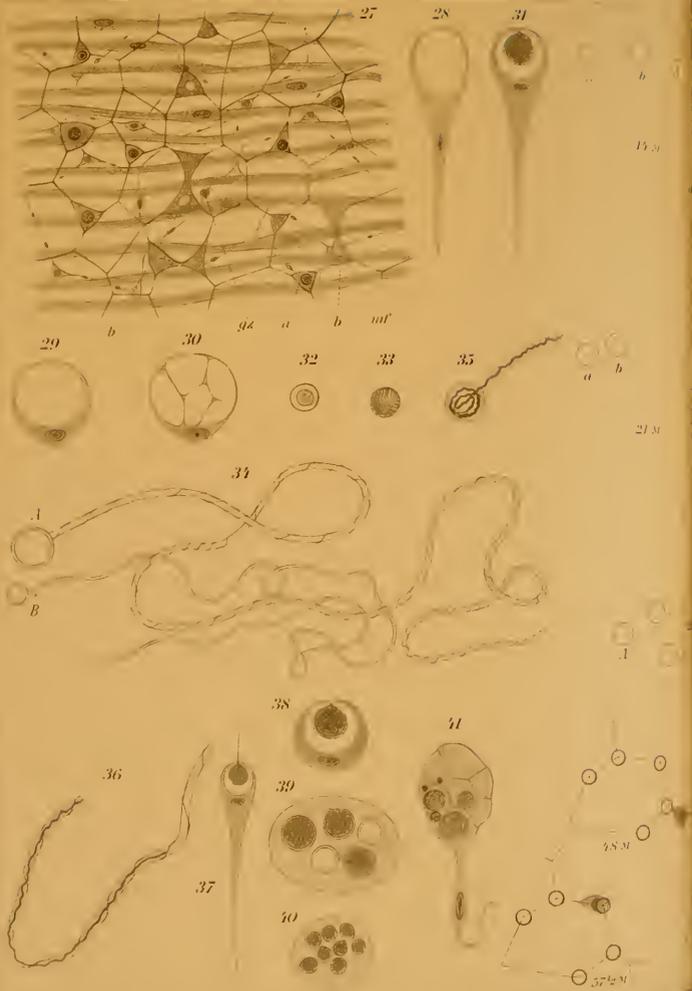








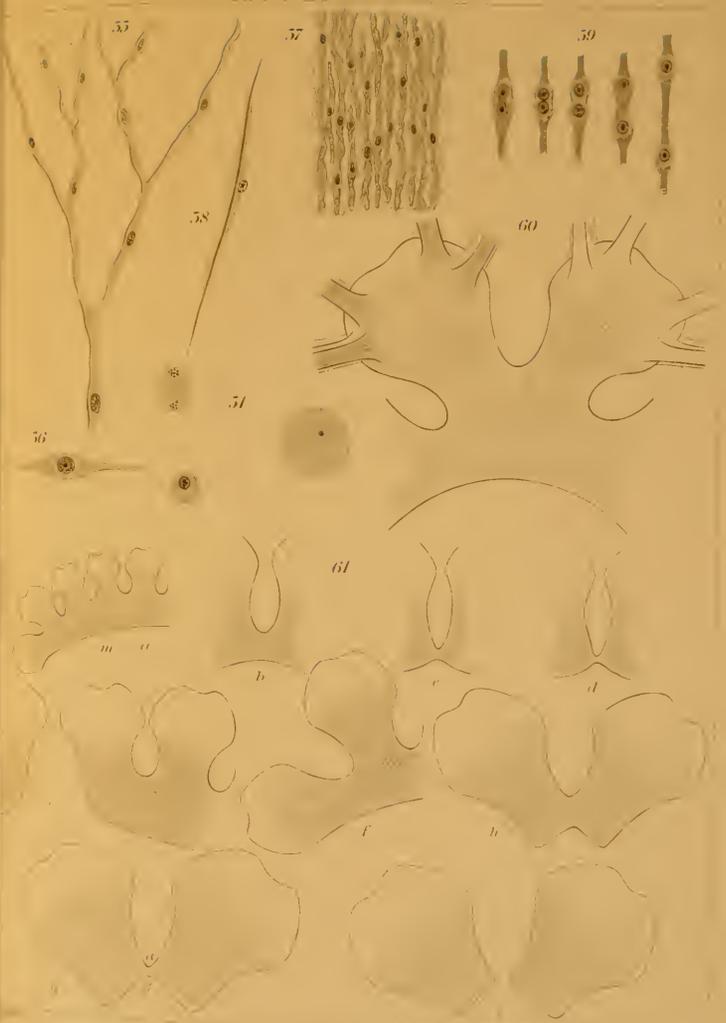
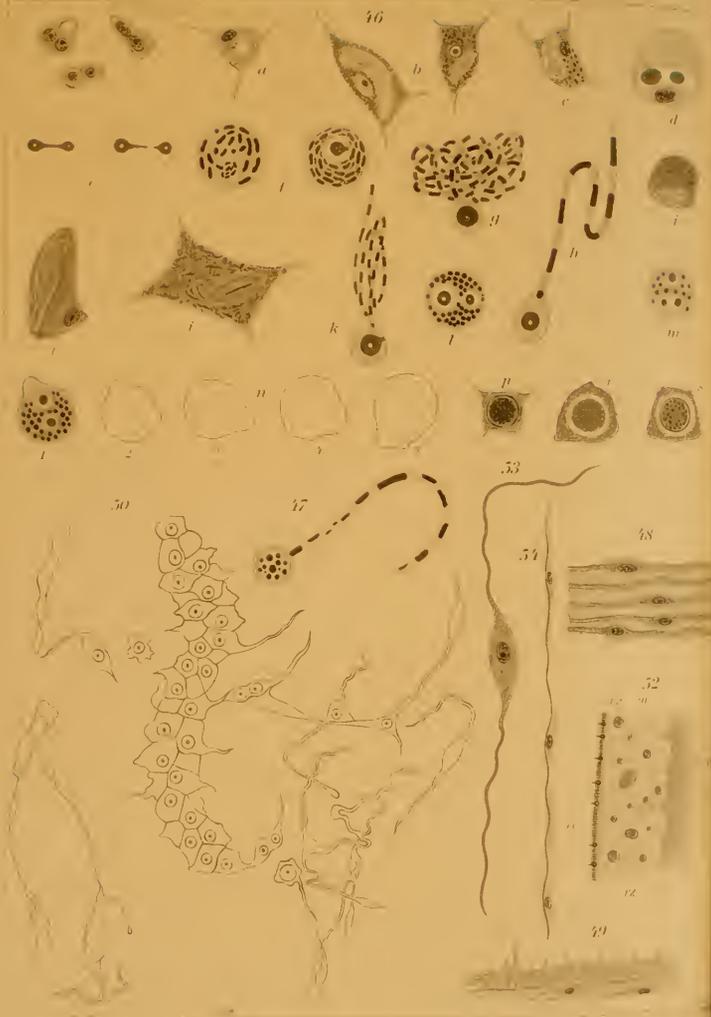
















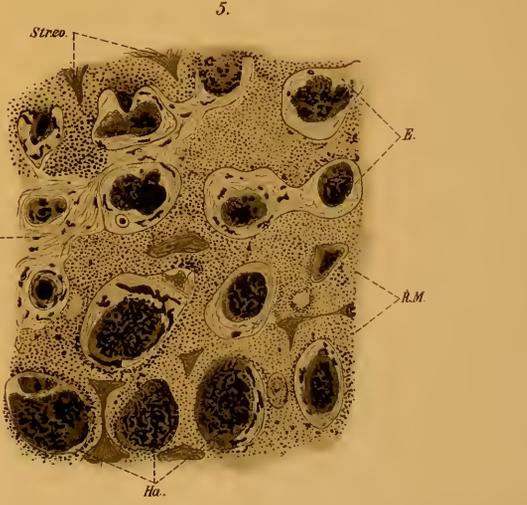
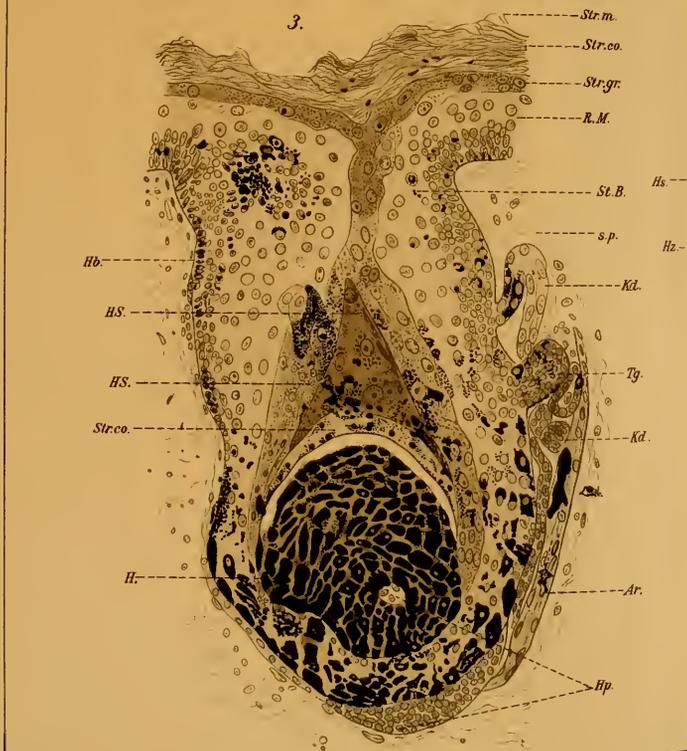
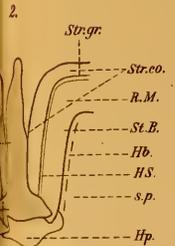
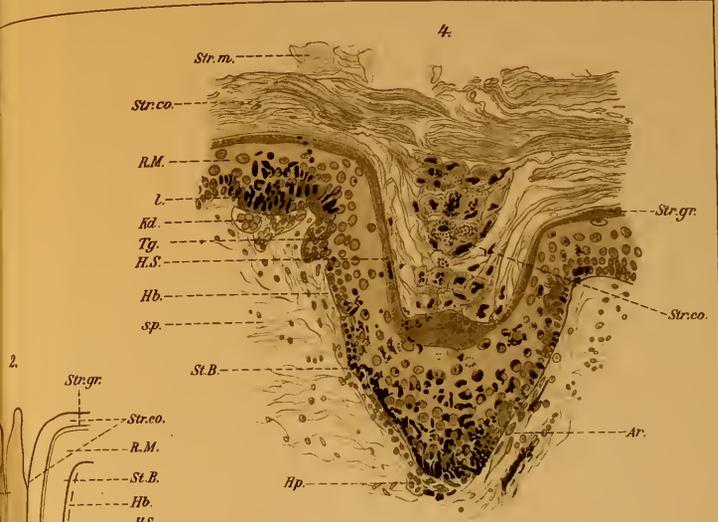
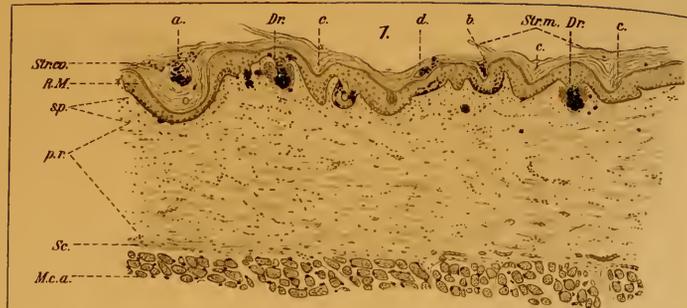








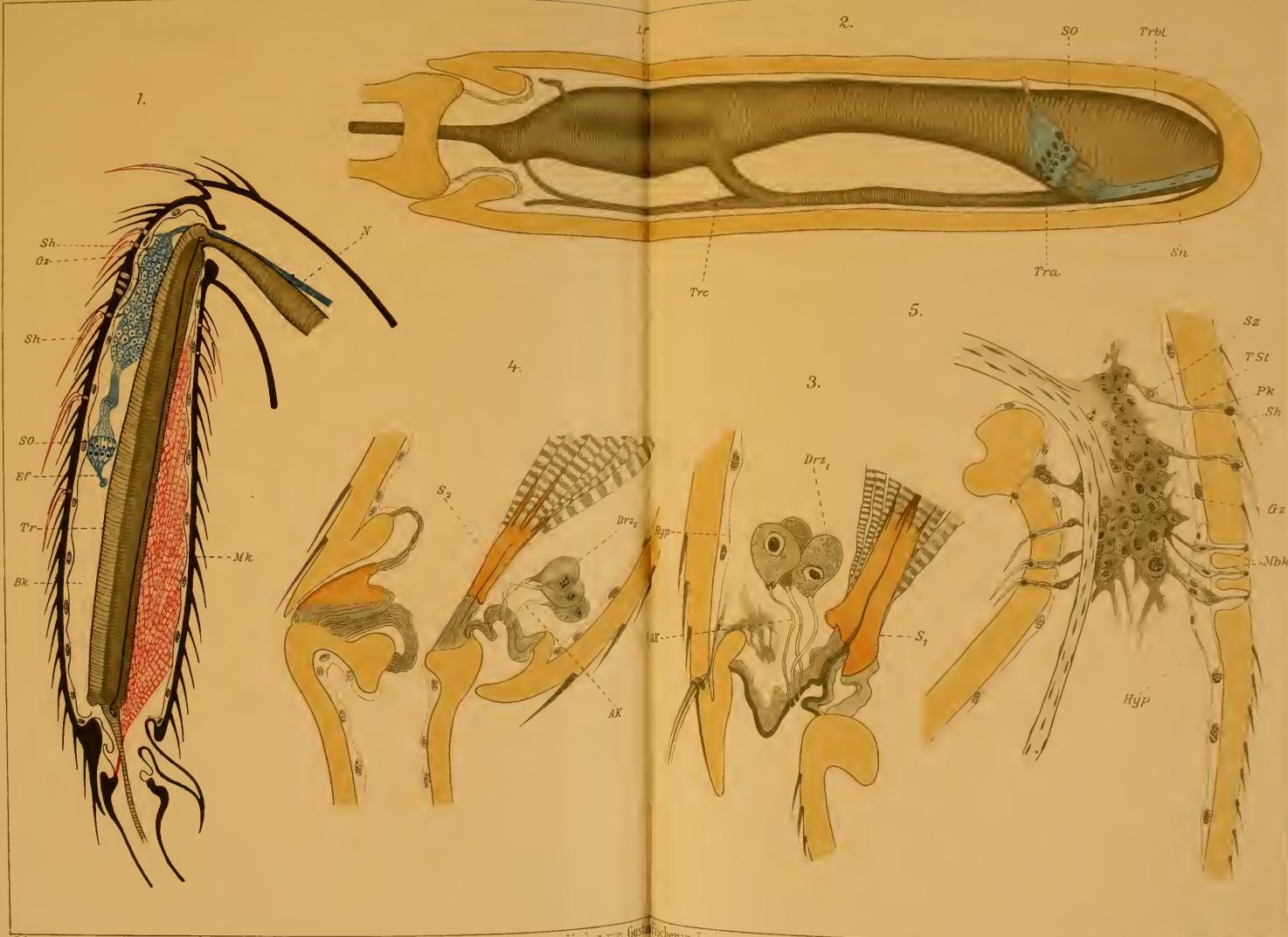








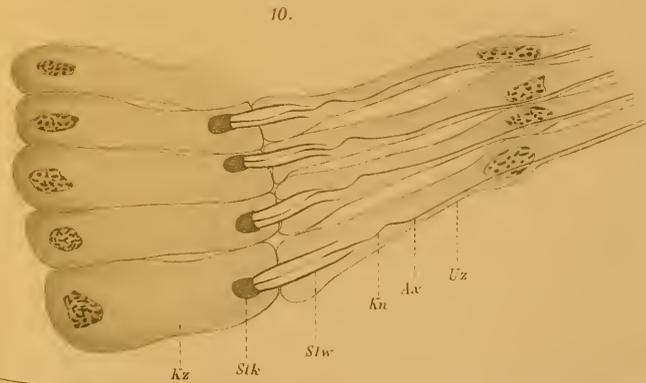
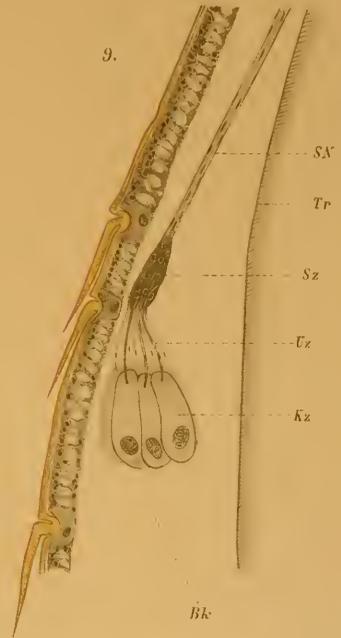
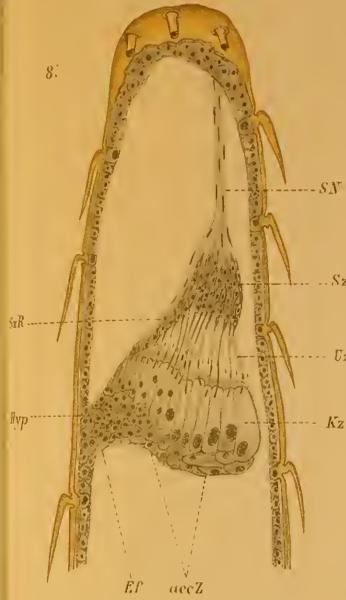
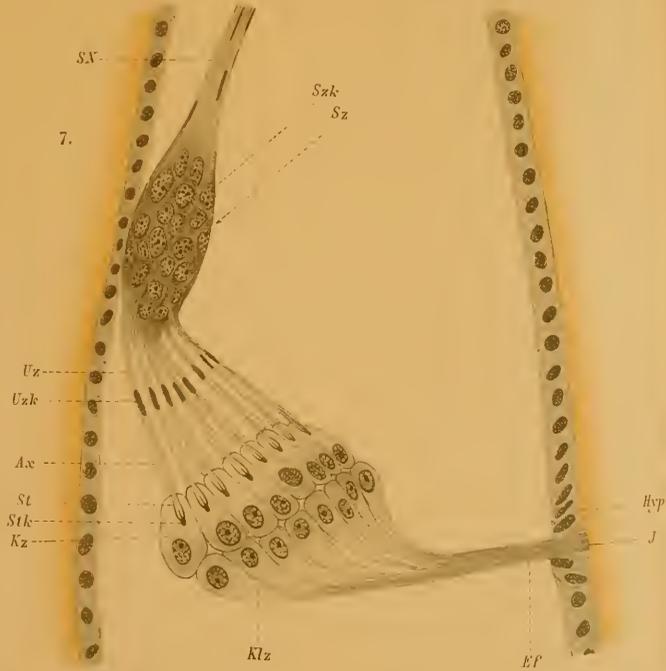
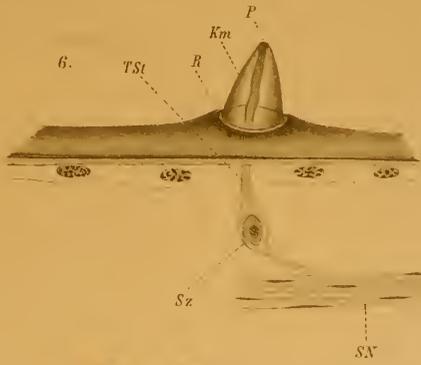








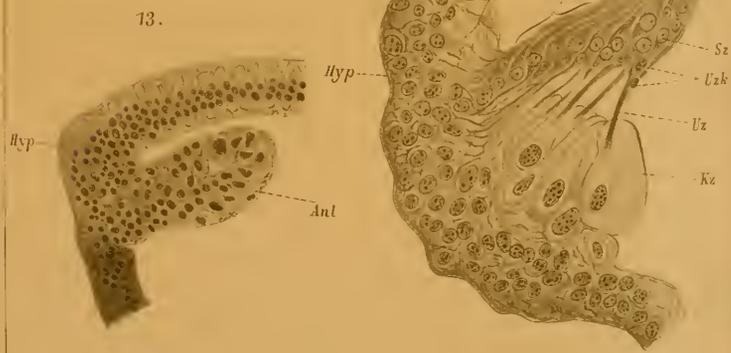
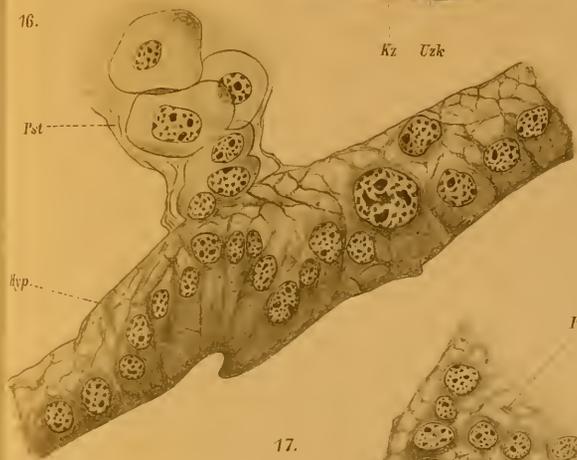
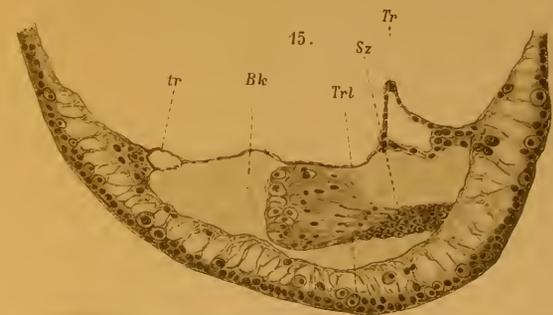
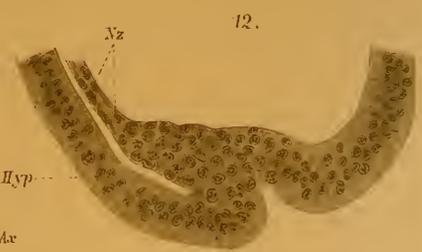
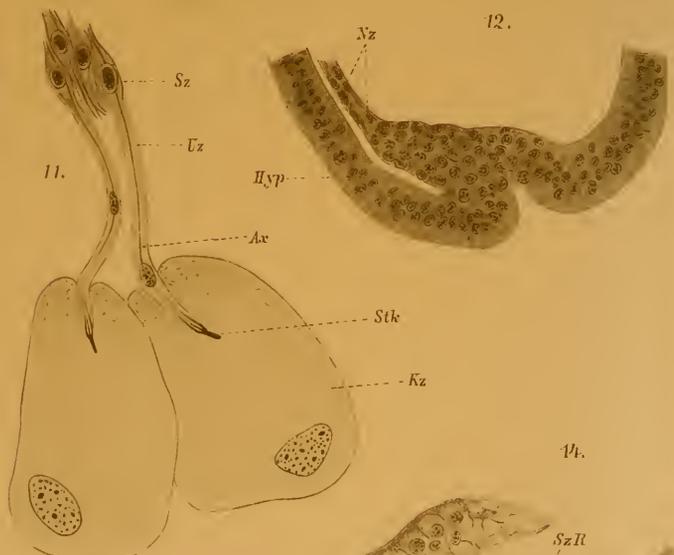














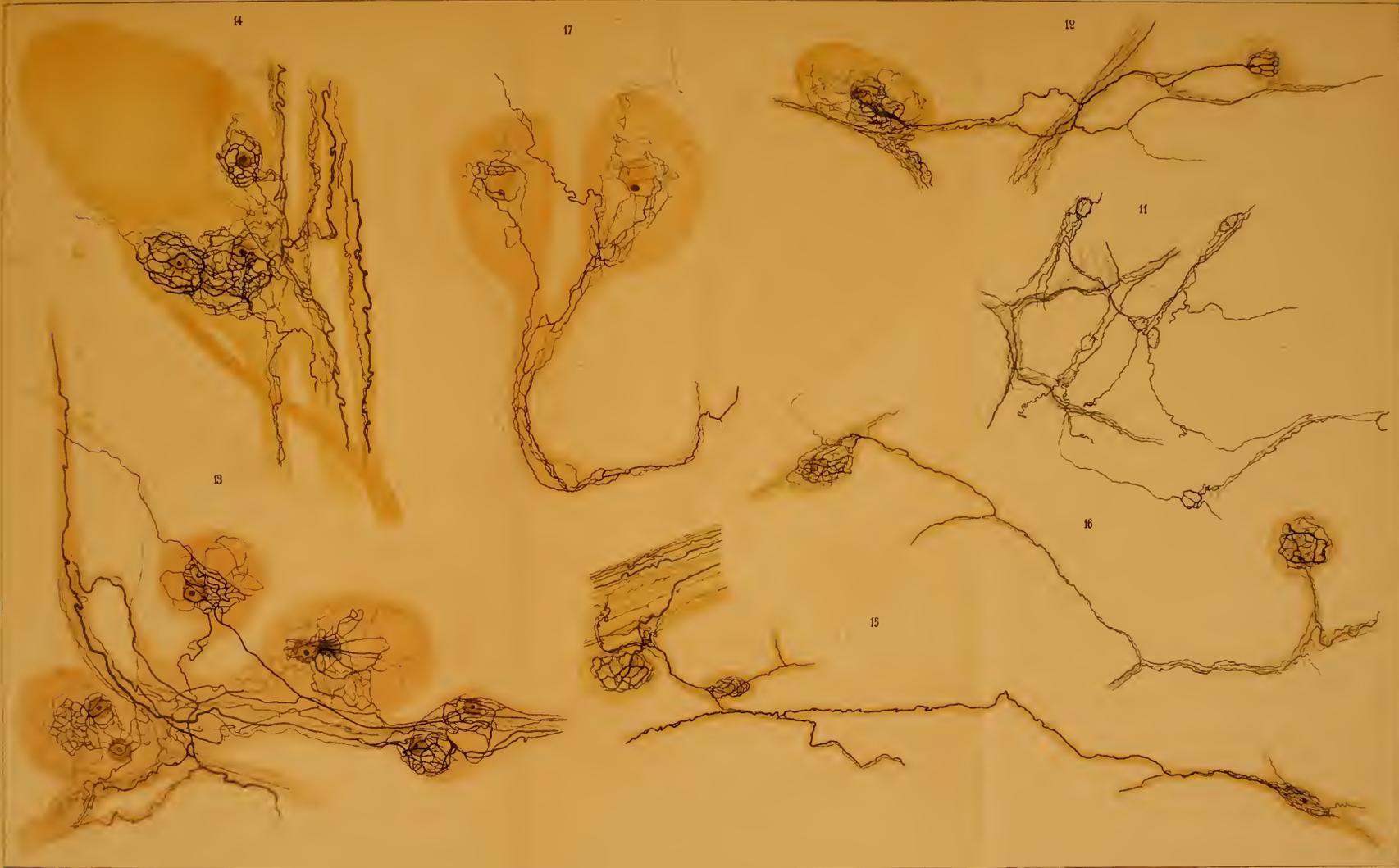


St. del.

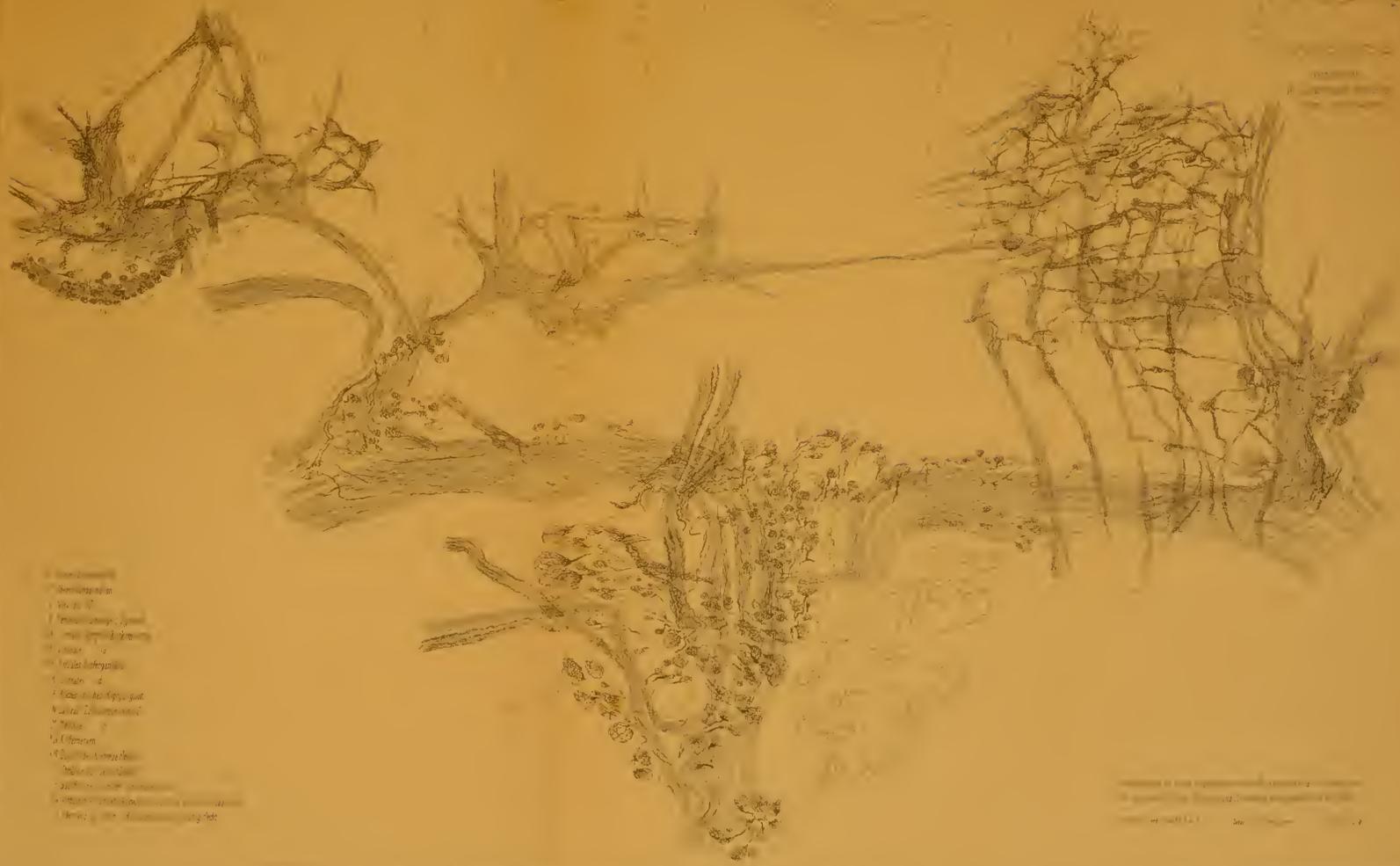
Verlag von Gustav Fischer in Jena

...Taschlerische ...









- 1. ...
- 2. ...
- 3. ...
- 4. ...
- 5. ...
- 6. ...
- 7. ...
- 8. ...
- 9. ...
- 10. ...
- 11. ...
- 12. ...
- 13. ...
- 14. ...
- 15. ...
- 16. ...
- 17. ...
- 18. ...
- 19. ...
- 20. ...

...  
 ...  
 ...

del



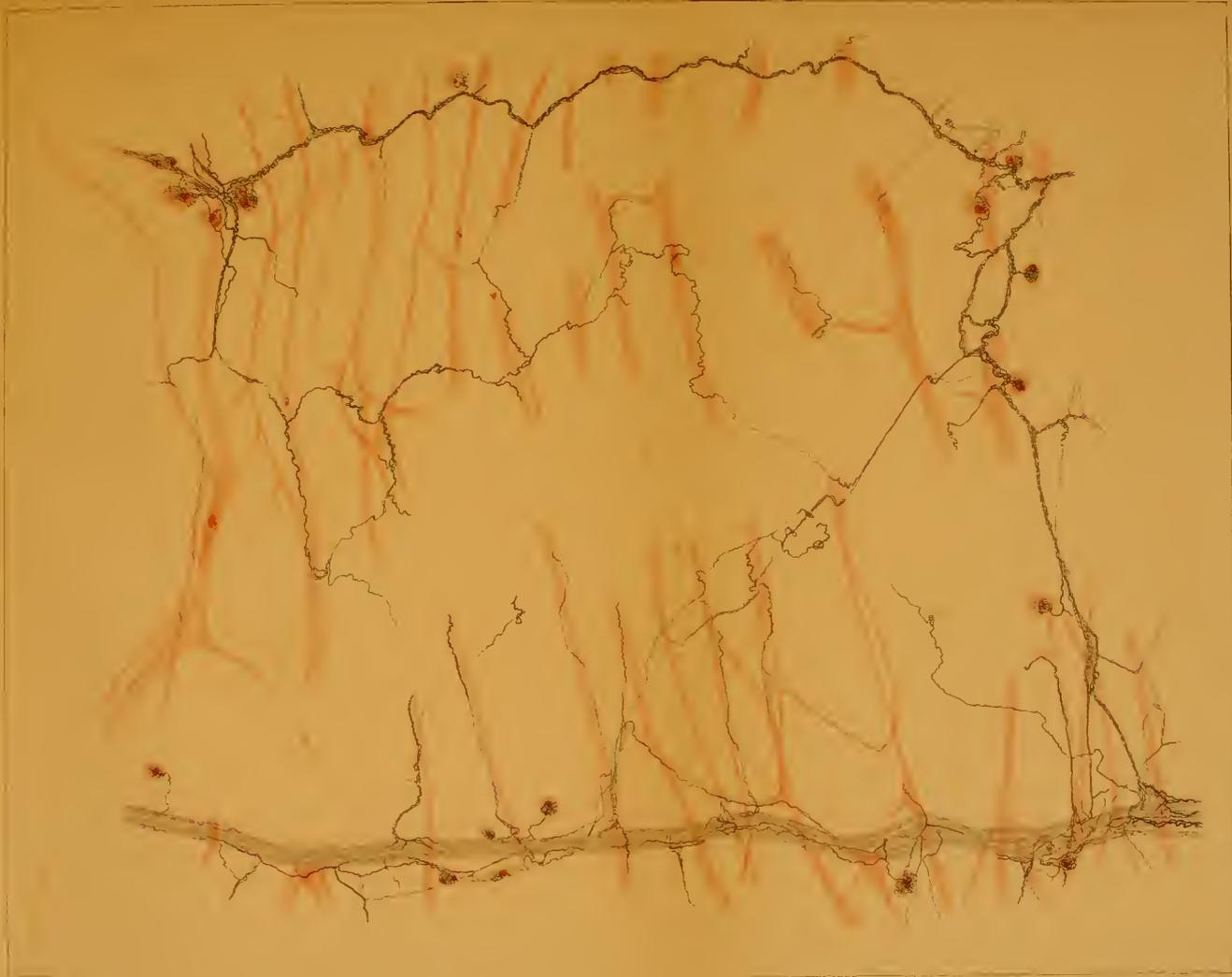










Fig. 1.



Fig. 2.

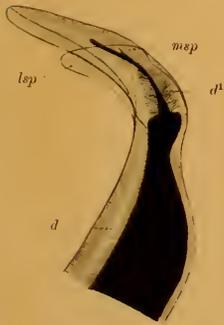


Fig. 7.

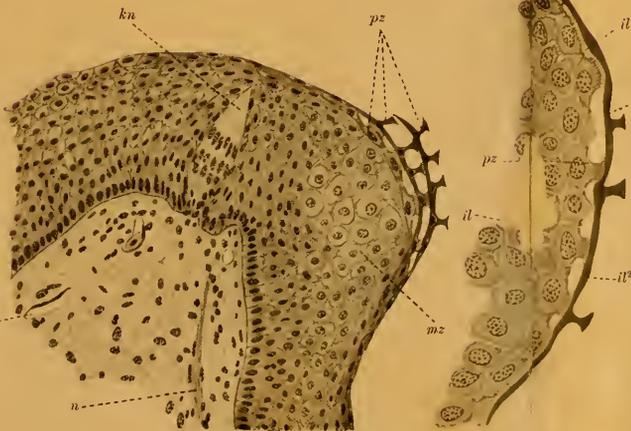


Fig. 3.

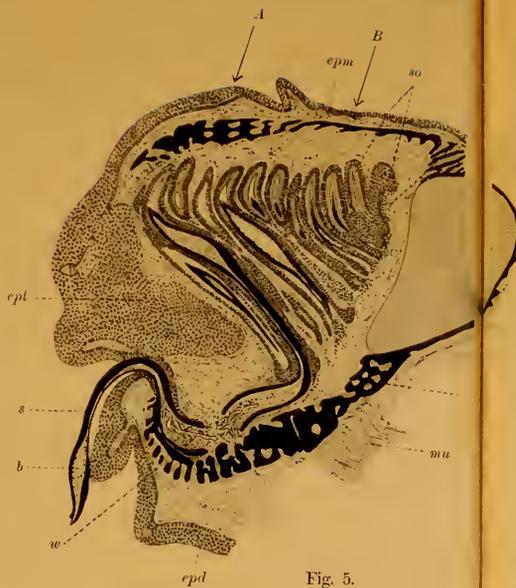


Fig. 5.

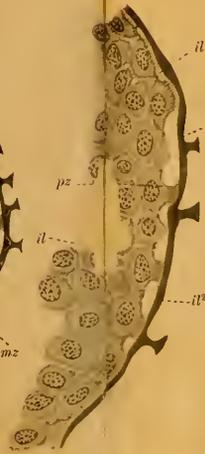


Fig. 4.

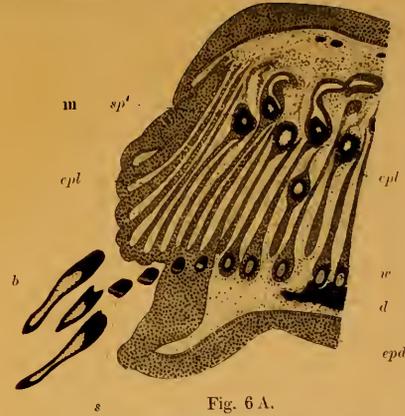


Fig. 6 A.

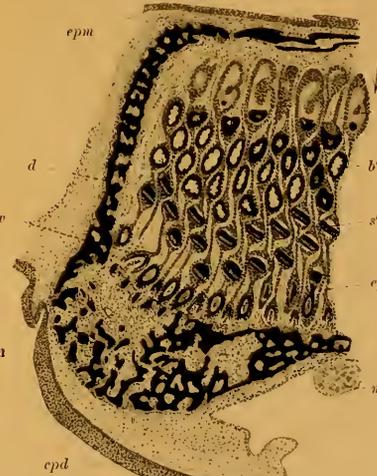


Fig. 6 B.



Fig. 8 A.



Fig. 8 B.



Fig. 9 A.



Fig. 9 B.



Fig. 9 C.







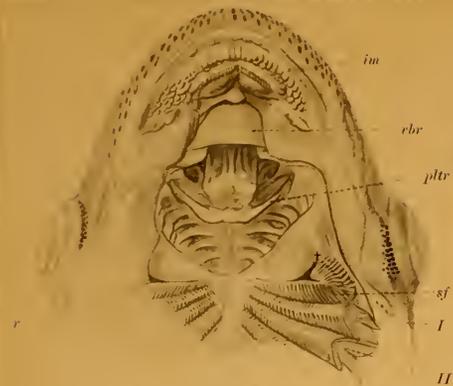


Fig. 10 A.



Fig. 11.

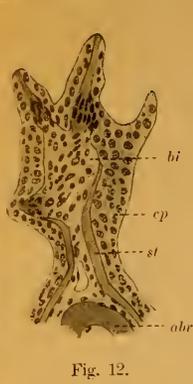


Fig. 12.

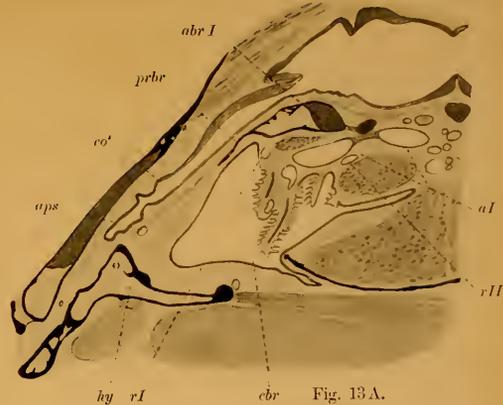


Fig. 13 A.

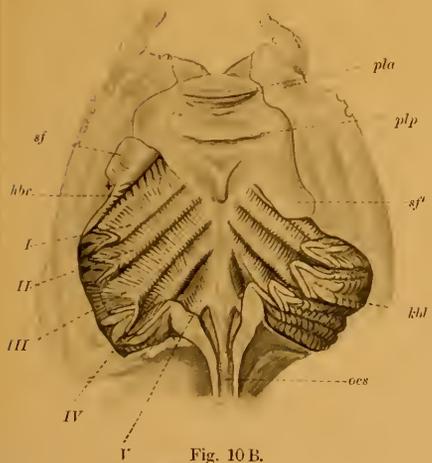


Fig. 10 B.



Fig. 17.

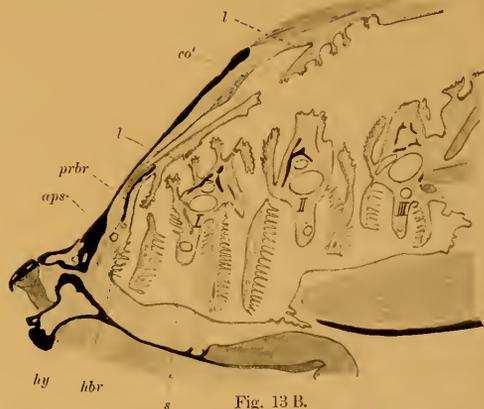


Fig. 13 B.

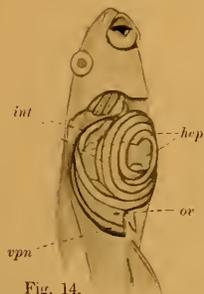


Fig. 14.

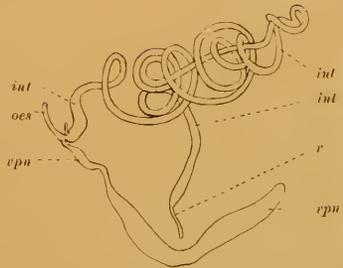


Fig. 15.



Fig. 16.

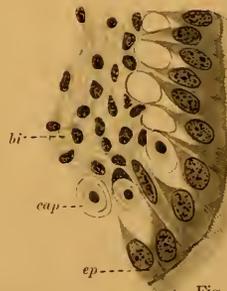
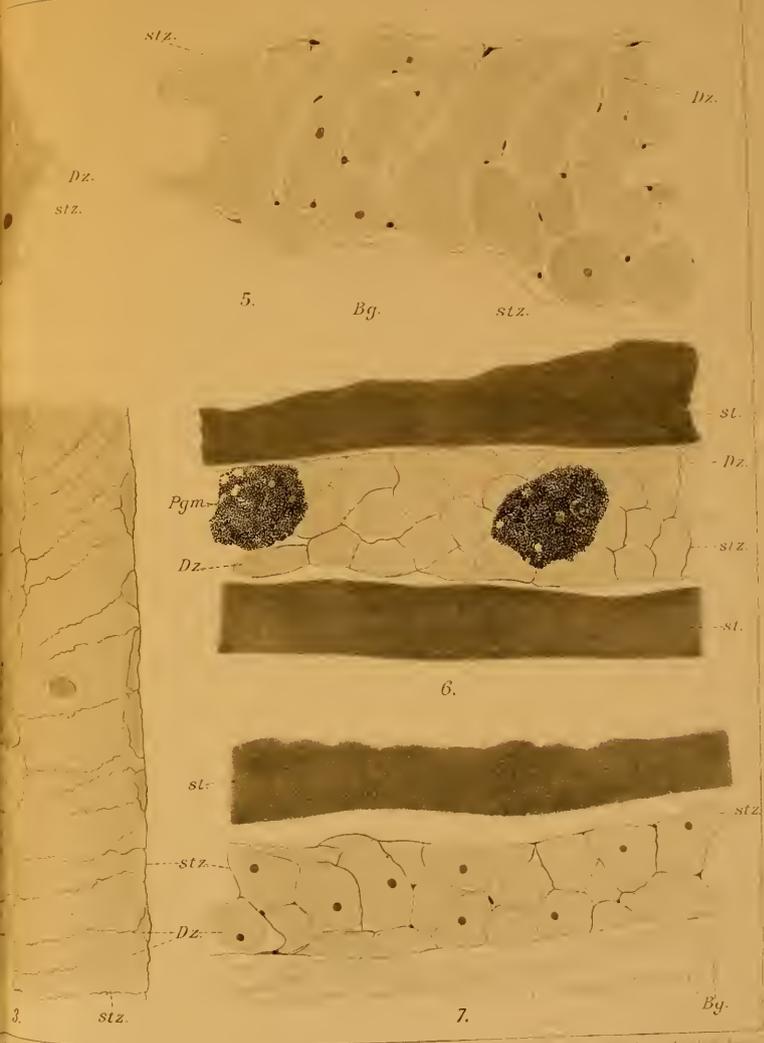
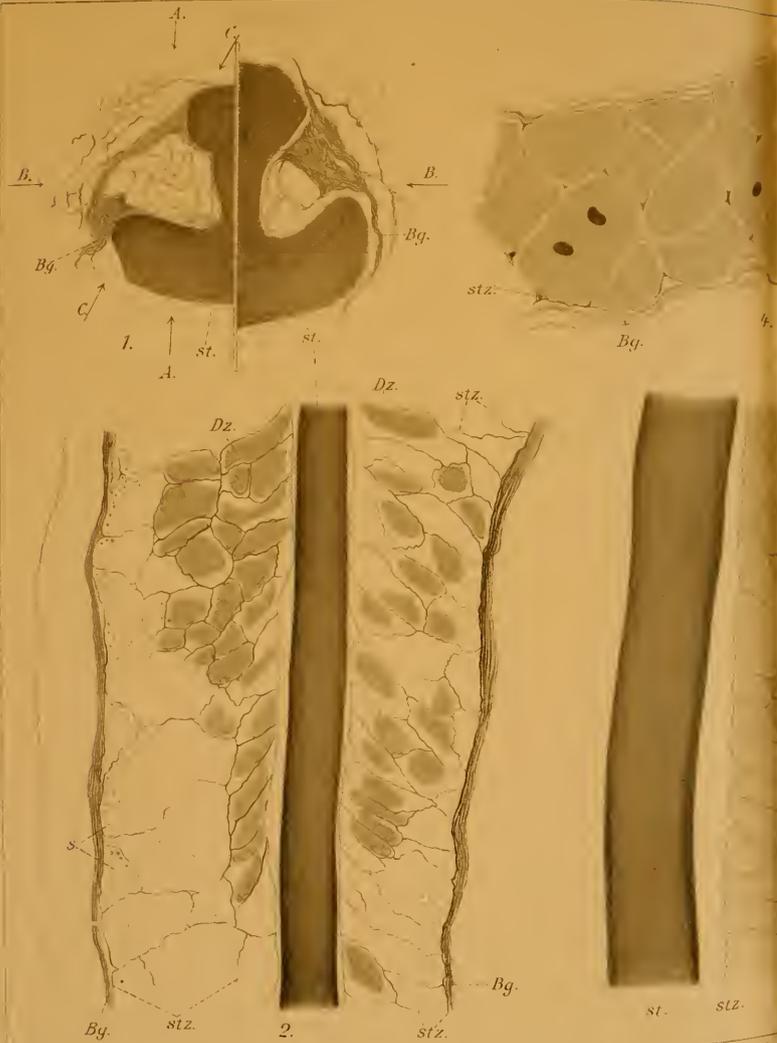


Fig. 18.

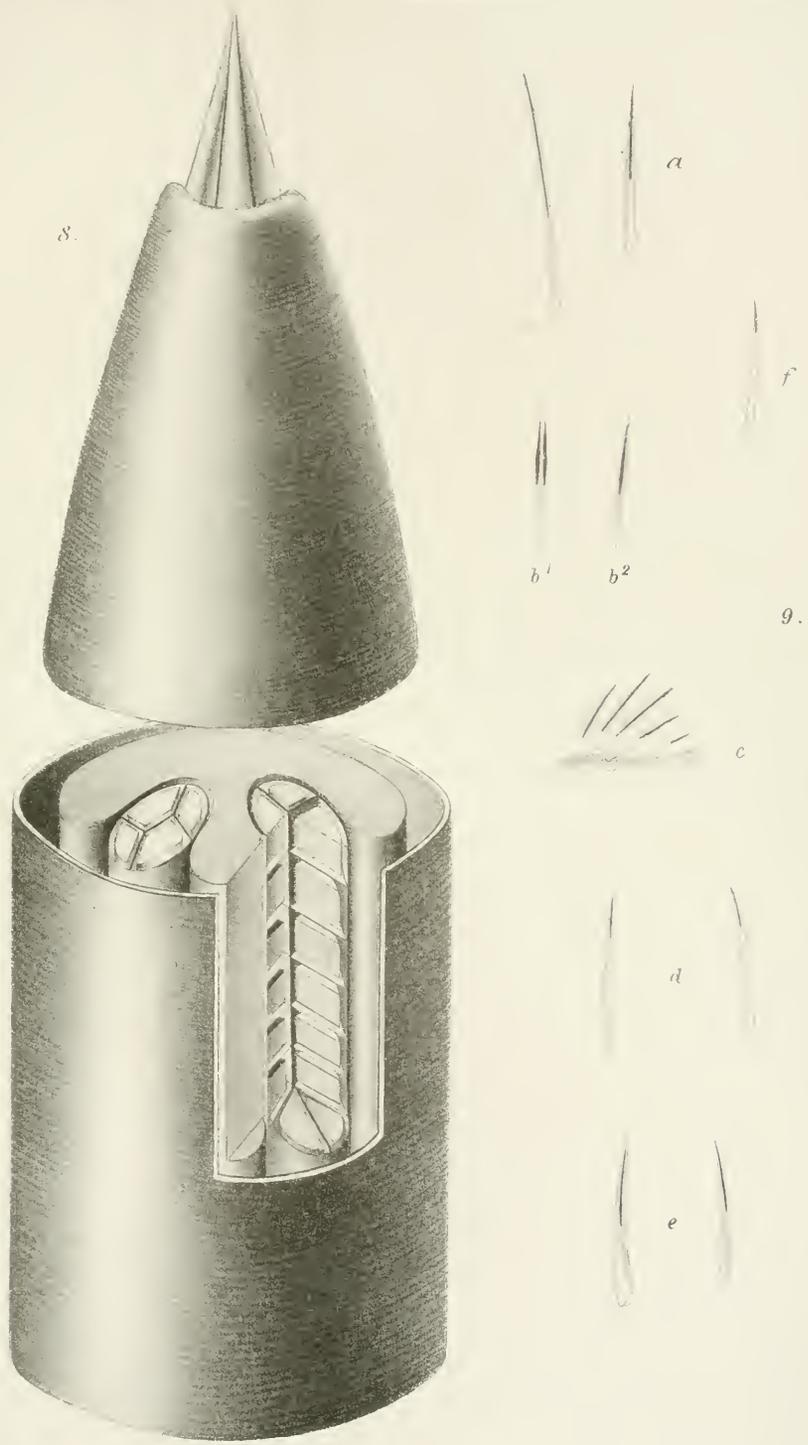








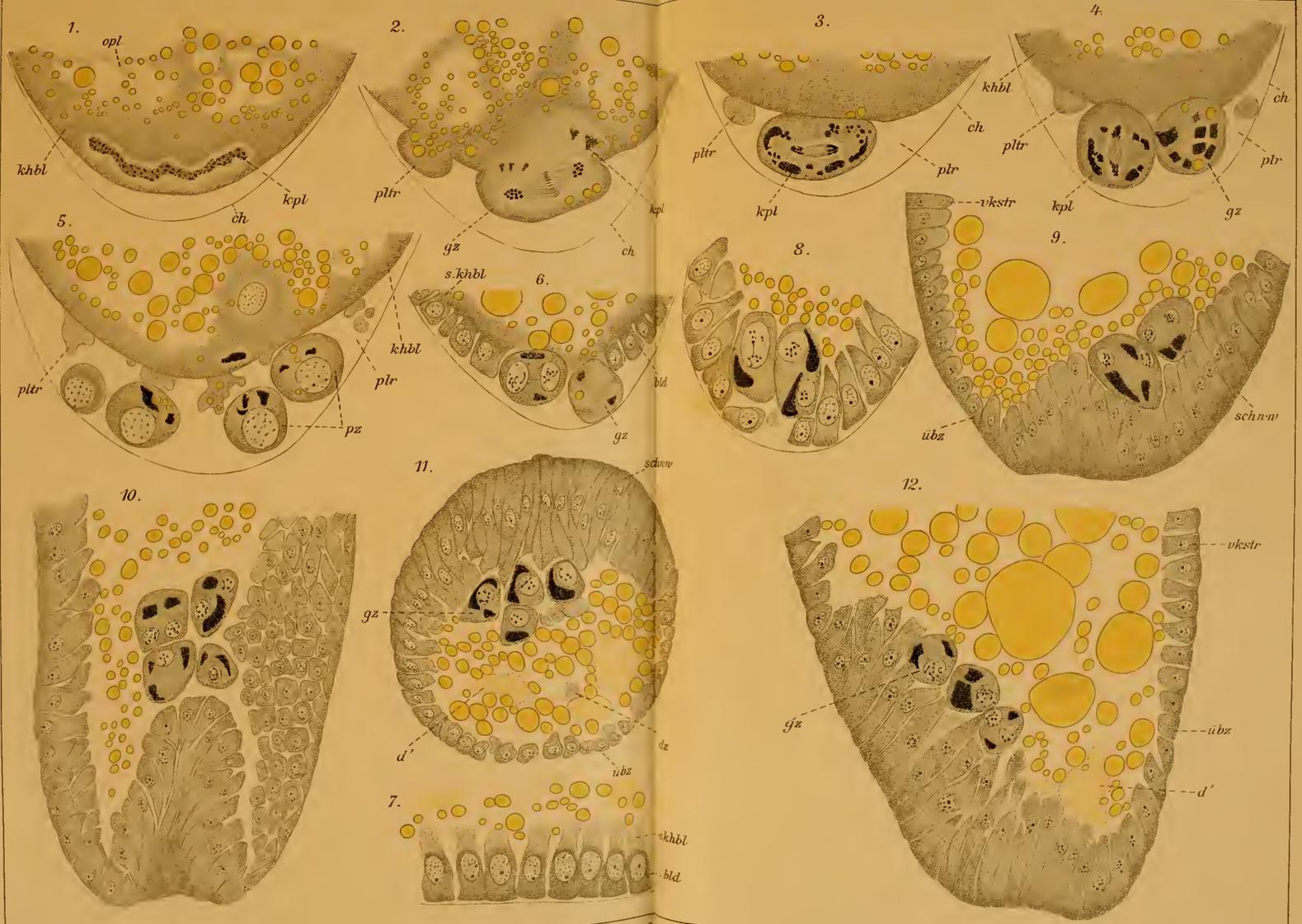








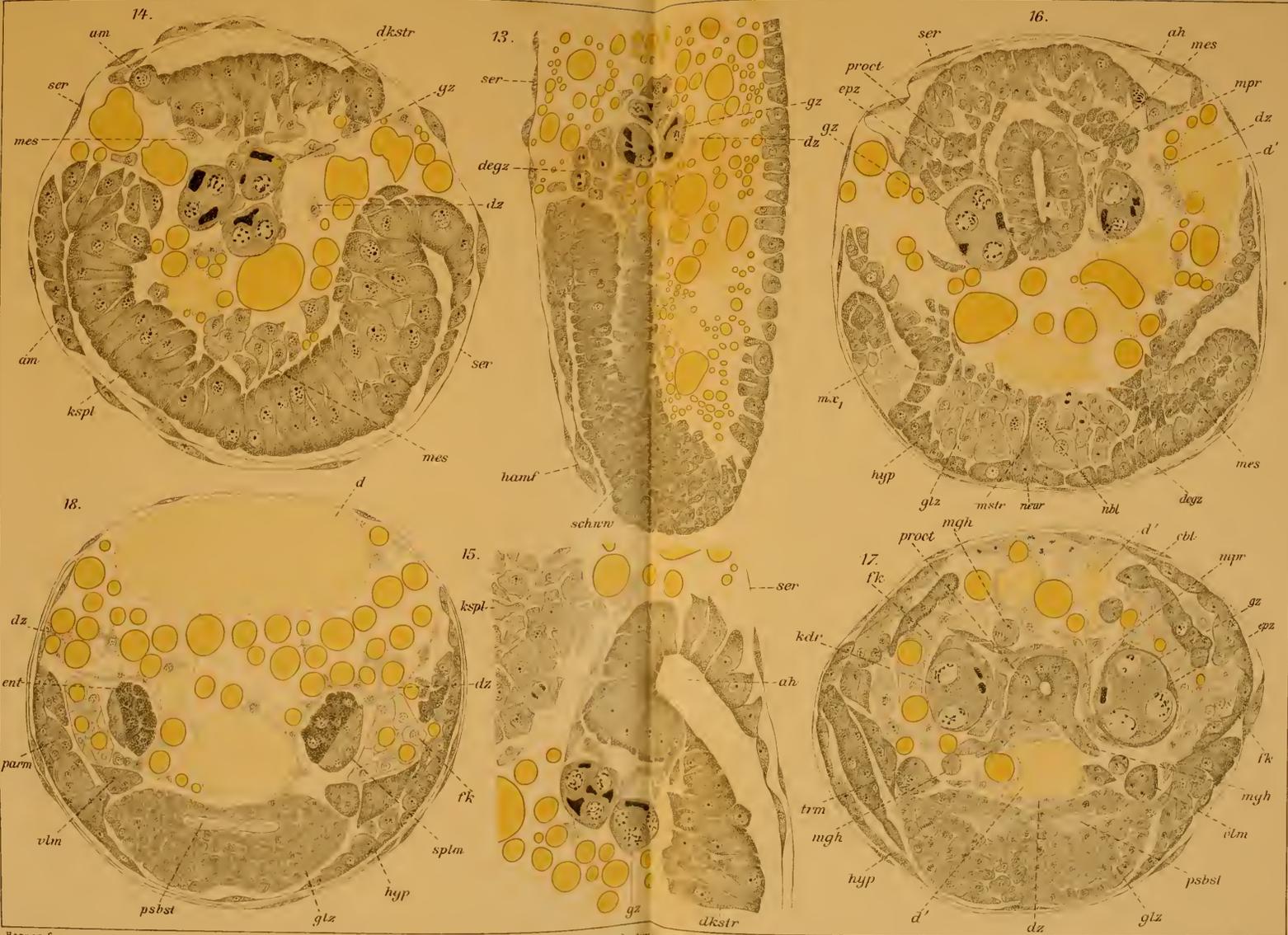












Häpser fec.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

F. Wiese, Lith. Jena







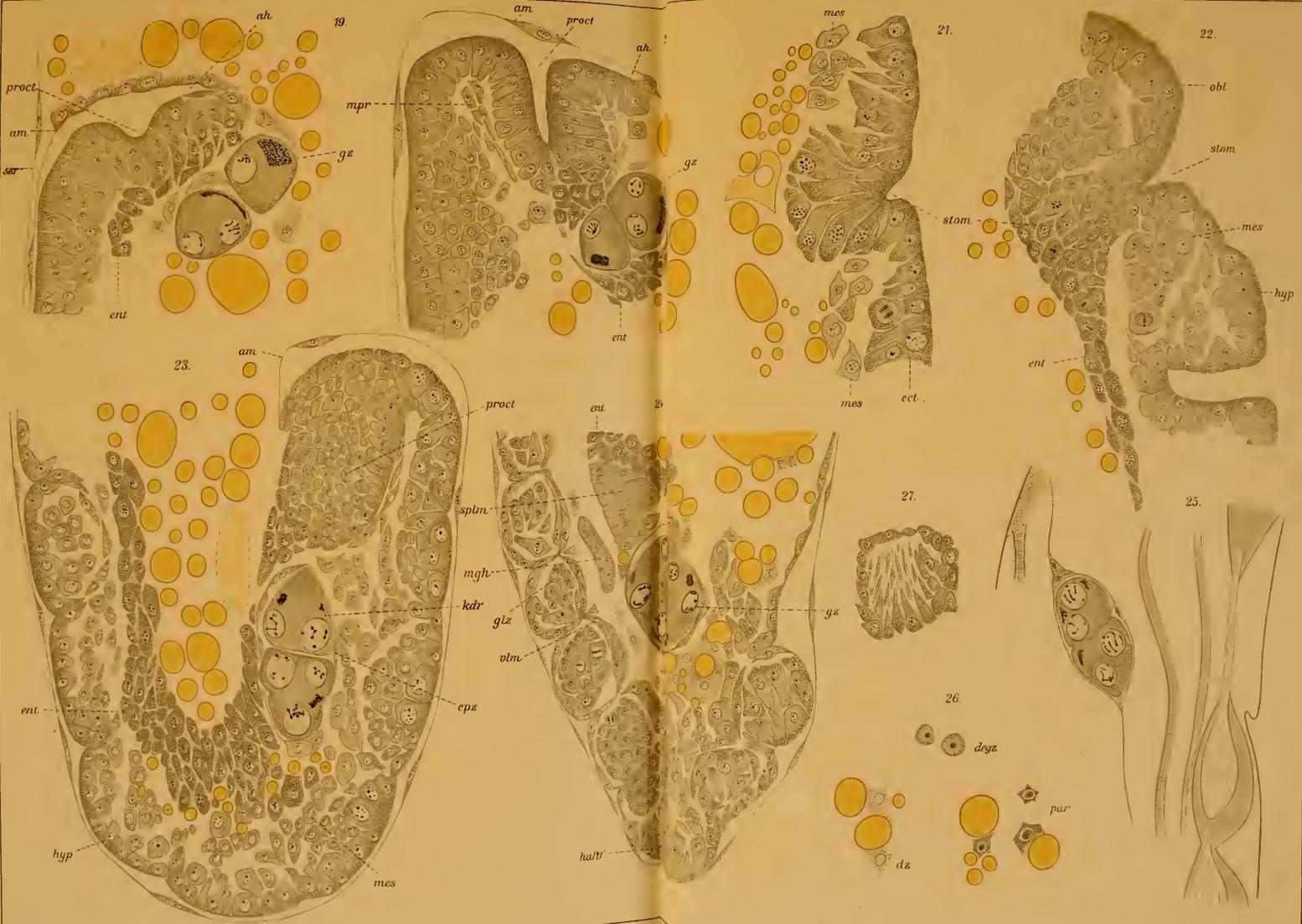










Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.

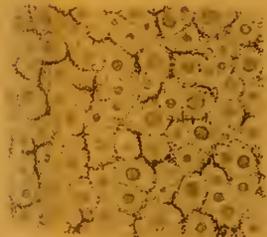


Fig. 12.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 13.

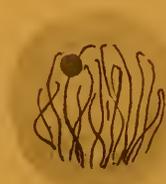


Fig. 14.

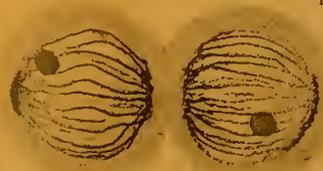


Fig. 15.



Fig. 18.









Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.

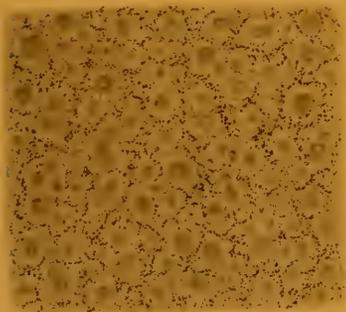


Fig. 24.



Fig. 23.

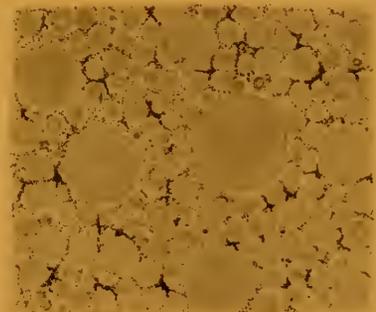


Fig. 25.









Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 29.



Fig. 30.



Fig. 31.



Fig. 32.



Fig. 33.











MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04638

161

